

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: 137 (1957)

Rubrik: Discours d'introduction du Président annuel et Conférences principales

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: 16.01.2026

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

A.

Partie scientifique

Discours d'introduction du Président annuel
et Conférences principales

Communications faites aux séances de sections

Wissenschaftlicher Teil

Eröffnungsrede des Jahrespräsidenten
und Hauptvorträge

Vorträge, gehalten in den Sektionssitzungen

Partita scientifica

Discorso inaugurale del Presidente annuale
e Conferenze principali

Comunicazioni fatte alle sedute delle sezioni

Leere Seite
Blank page
Page vide

Discours d'ouverture du Président annuel de la S.H.S.N.

par

JEAN-G. BAER (Neuchâtel)

Fantômes et fossiles vivants

Mesdames, Messieurs,

Au nom de la Société neuchâteloise des sciences naturelles et du Comité annuel, j'ai la très grande joie de vous souhaiter la bienvenue dans le Pays de Neuchâtel et, notamment, dans son chef-lieu où, pour la cinquième fois en 120 ans la Société Helvétique des Sciences Naturelles élit son domicile provisoire. Mais je n'aurai garde d'oublier que nous devons l'honneur de votre présence, principalement aux hommes qui fondèrent, il y a 125 ans la Société des sciences naturelles de Neuchâtel et dont les travaux illustrèrent la science suisse, à ces naturalistes enthousiastes qui nous ont précédés et dont je voudrais évoquer quelques noms.

Il n'y avait pas encore d'Académie à Neuchâtel en 1837 lors de la première réunion en notre ville de la Société Helvétique des Sciences Naturelles et, dix-huit ans plus tard, lorsque l'assemblée annuelle siégea à La Chaux-de-Fonds, non seulement l'Académie avait été inaugurée, mais encore elle avait déjà fermé ses portes à la suite des événements politiques de 1848 faisant de la Principauté prussienne, un canton suisse.

La réunion à Neuchâtel en 1837 avait été particulièrement brillante et resta inscrite de façon durable dans l'histoire des sciences. Son président fut LOUIS AGASSIZ qui venait de s'établir à Neuchâtel et qui saisit cette occasion pour exposer la synthèse des travaux de DE CHARPENTIER, de VENETZ et ses propres observations sur l'extension des glaciers, embrasant ainsi dans une même vue d'ensemble la signification des roches polies et striées et celles des blocs erratiques. On sait combien ces hypothèses devaient susciter de contradicteurs, aussi aux dires d'un témoin, la séance de la section de géologie fut fort animée et parfois houleuse, l'opposition y étant menée par LEOPOLD VON BUCH.

En 1866, avait lieu la deuxième réunion à Neuchâtel, peu avant que la « République ne s'acquittât d'une dette envers la Monarchie en créant la Deuxième académie, réparant ainsi la lourde faute commise dix-huit ans auparavant ». Le président annuel fut LOUIS COULON, fils du fonda-

teur de la Société des sciences naturelles de Neuchâtel, de la Caisse d'Epargne, du Musée d'histoire naturelle et un des animateurs de la vie scientifique neuchâteloise qui avait joué un rôle prépondérant dans l'établissement d'AGASSIZ en notre ville. Son fils, le président annuel, à son tour directeur du Musée d'histoire naturelle, avait été durant 53 ans sans interruption, président de la Société des sciences naturelles. Il entretenait une correspondance considérable avec les nombreux Neuchâtelois établis dans les différentes parties du monde, grâce à quoi il réussit à rassembler une collection d'oiseaux jugée, à l'époque, une des plus importantes de Suisse. LOUIS COULON prit, en outre, une part notable dans le financement et l'organisation du voyage au Pérou de J.-J. DE TSCHUDI.

Il vaut encore la peine de signaler que durant l'Assemblée générale de 1866, se tenait également à Neuchâtel, le premier Congrès international d'archéologie et de préhistoire dont les membres s'étaient rendus sur place pour examiner les palafittes ainsi que les objets de l'âge du bronze lacustre. Cette fois, ce fut le nom du village d'Auvernier qui venait se graver dans l'histoire des sciences, à côté de ceux de Valangin et d'Haute-rive, bien connus des géologues.

Beaucoup d'entre vous ont encore connu MAURICE DE TRIBOLET qui présida la troisième assemblée générale à Neuchâtel, en 1899. Passionné d'histoire neuchâteloise, il avait retracé le mouvement scientifique dans notre région au XIX^e siècle, en faisant ressortir combien l'industrie horlogère avait stimulé l'étude des sciences exactes, tandis que le pays neuchâtelois, par sa structure, ses vallées et ses montagnes, avait éveillé l'imagination des géologues et l'activité des botanistes.

Vingt et une années plus tard, à l'occasion de la quatrième assemblée dans notre ville, EMILE ARGAND venait confirmer la remarque faite par son prédécesseur. Toutefois, l'envergure d'esprit de notre regretté collègue lui permettait, sans autre, de dépasser les limites restreintes du pays neuchâtelois, de même que celles de la Suisse et de l'Europe, pour aborder en une synthèse magistrale, le problème des plissements précurseurs des grands mouvements orogéniques du Tertiaire.

A cette même assemblée, CHARLES-EDOUARD GUILLAUME exposait ses recherches sur les aciers au nickel qui lui valurent, la même année, le Prix Nobel de physique et qui devaient révolutionner l'horlogerie en introduisant le spiral compensateur libéré de l'erreur secondaire. Le directeur des Poids et Mesures de Sèvres n'avait pas oublié l'atelier familial de Fleurier auquel il rendit en terminant cet hommage: «Qu'il me soit permis maintenant de jeter un regard en arrière et de scruter les pensées qui hantaient, voici un peu plus de quarante ans, l'esprit d'un jeune étudiant de l'Académie de Neuchâtel. Un germe y levait, bien fragile, fortifié seulement par l'immense espoir d'apporter un jour un élément de progrès à l'industrie vitale de son pays.

Le cycle, alors timidement ouvert, se clôt aujourd'hui. C'est pour moi la source d'une joie profonde, de l'apporter tout entier, ici même, à mes maîtres d'autrefois, et de l'offrir, comme un hommage de pieuse

reconnaissance, à la mémoire de tous les chers disparus qui ont guidé mes premiers pas.»

Mesdames, Messieurs,

En face de la structure actuelle de la Terre, le biologiste se trouve, inévitablement, devant un fait accompli, en présence de circonstances et de conditions auxquelles les organismes sont adaptés et se maintiennent en un équilibre dynamique où paraît rarement l'âpre lutte pour l'existence. L'histoire de la biosphère nous parle des bouleversements géologiques qui ont créé, modifié ou détruit les milieux dans lesquels s'est perpétué la vie. Mais en dépit de la destruction massive d'animaux, certaines espèces ont réussi à survivre. Mêlées à des faunes plus récentes, elles y font figure d'ancêtres.

De même que l'affleurement providentiel d'une couche géologique permet au tectonicien de vérifier sa théorie ou, mieux encore, d'échafauder de nouvelles hypothèses sur les nappes de charriage et sur l'époque de leur déferlement, les eaux douces souterraines deviennent accessibles à l'investigation dans les puits ou au hasard d'un débordement fortuit au fond d'une grotte. Plusieurs de ces nappes ont révélé l'existence d'organismes souvent archaïques, jamais abondants et dont l'ordre de grandeur ne dépasse que rarement le millimètre. Transparents, dépourvus de tout pigment et seul visible l'intestin, rempli de vase, ils passent sous la loupe tels des fantômes. Enfin, parmi ces formes il existe certaines espèces que l'on doit qualifier de fossiles vivants.

L'investigation de la faune des eaux souterraines en Suisse, est relativement récente, car, à part quelques observations faites à Neuchâtel, au siècle dernier, par PAUL GODET et PHILIPPE DE ROUGEMONT, ce n'est qu'au début de ce siècle qu'elle fut entreprise de façon méthodique, à l'instigation de ZSCHOKKE. A Bâle, ce furent d'abord les frères GRAETER, puis P.-A. CHAPPUIS qui ouvrirent la voie, suivis quelques années plus tard, à Neuchâtel, par THEODORE DELACHAUX.

Les formes nouvelles de Crustacés copépodes et ostracodes découvertes dans les eaux phréatiques furent supposées, autrefois, avoir échappé aux glaciations pléistocènes en se réfugiant dans le domaine souterrain qui aurait ainsi joué le rôle de nunatacks inversés. Cependant, la découverte à peu d'années de distance, dans le Jura neuchâtelois, de deux formes, l'une un Crustacé et l'autre, une Archiannelide, permettait d'envisager une origine beaucoup plus lointaine de cette faune phréatique.

On admet habituellement que les deux conditions essentielles du biotope souterrain sont, la température basse de l'eau qui est généralement comprise entre 4° et 10° C, et l'obscurité. Mais cela ne semble être vrai qu'en partie, car l'action de ces deux facteurs ne s'exerce pas de façon directe sur les organismes puisqu'il est parfaitement possible d'en faire l'élevage, en laboratoire, à une température comprise entre 18° et 20° C, et en pleine lumière. Il est probable que la sténothermie froide réduise l'intensité du métabolisme et retarde la vitesse de reproduction comme semble

le démontrer la faible densité des populations habitant ce biotope. L'obscurité empêche, naturellement, le développement d'organismes autotrophes et inhibe la multiplication bactérienne, mais la lumière ne semble pas gêner les espèces aveugles qui se rencontrent également dans les puits ou au fonds de certains lacs où règne une lumière diffuse. Il est fréquent, en outre, de trouver dans ce biotope des espèces ayant conservé, à des degrés divers, un certain nombre de caractères larvaires, mais qui possèdent, néanmoins, des organes reproducteurs fonctionnels, mais il est encore prématuré, toutefois, de discuter cette néoténie ou d'en supputer la cause. On comprend que les animaux vivant dans les eaux souterraines soient, en majorité, carnivores et souvent cannibales. Il y aurait d'ailleurs intérêt à analyser la composition des vases impalpables renfermant souvent des amibiens et des rotifères qui se déposent au fond de l'eau ou se rencontrent dans l'intestin de la plupart des espèces.

C'est en 1913 que CHAPPUIS retrouva dans un puits près de Bâle, le crustacé *Bathynella natans* Vejdowsky, une espèce mal connue jusqu'à, décrite d'après un seul échantillon qui avait été découvert, trente ans auparavant, dans une conduite d'eau à Prague. L'étude détaillée de ce minuscule Crustacé mesurant un peu plus d'un millimètre de long, a permis de confirmer qu'il devait être classé parmi les Syncarides. Cette découverte importante était du plus grand intérêt parce que ce groupe de Crustacés ne renfermait que trois genres vivant en Australie et en Nouvelle-Zélande dans les eaux froides de hautes altitudes, ainsi que plusieurs genres fossiles du Carbonifère et du Permien d'Europe et d'Amérique du Nord.

Quelques années plus tard, DELACHAUX découvrait une nouvelle espèce de Bathynelle dans la Grotte-de-Vert, située dans les gorges de l'Areuse. Malheureusement, un éboulement a détruit ce gîte unique et je n'ai jamais réussi jusqu'ici à retrouver l'espèce dans le canton. Cependant, KUENZI en a observé, fortuitement, un seul exemplaire dans une conduite d'eau près de Schwarzenburg, en 1919.

La rareté d'une espèce, comme c'est si souvent le cas, est due à ce que personne ne l'a recherchée de façon systématique dans son véritable biotope. Etabli en Roumanie, à Cluj, CHAPPUIS ne tarda pas à y retrouver *Bathynella* et créa, plus tard, le nouveau genre *Parabathynella* pour loger des échantillons recueillis dans une grotte en Yougoslavie. Partant de l'observation que beaucoup de nappes phréatiques se trouvent en dessous de cours d'eau de surface, CHAPPUIS a creusé des trous au bord des rivières en vue d'atteindre la nappe souterraine. De nombreux représentants de la faune aquatique endogée s'y découvrent, souvent en abondance et cette méthode simple a permis à plusieurs chercheurs de découvrir une quantité de formes animales nouvelles. Des Bathynelles ont été retrouvées dans les graviers de l'Inn près de Samedan, dans le delta de la Verzasca non loin de Locarno ainsi que dans les graviers de l'Aar à Turgi. Je l'ai cherchée, sans succès, dans les graviers de l'Areuse ainsi que dans ceux de la Sarine et de la Singine près de Laupen. Cependant, l'espèce type est observée en Allemagne, en Angleterre, en France, en

Alsace et en outre, plusieurs espèces ou sous-espèces nouvelles sont signalées dans l'Allier et dans les Pyrénées, puis en Espagne. Déjà signalée en Roumanie ainsi que dans les Balkans, la *Bathynella* vient d'être découverte, chose inattendue, au Japon. D'autre part, le genre *Parabathynella* qui avait été signalé pour la première fois dans les Balkans, s'est révélé avoir des représentants au Portugal, en Andalousie, aux Baléares, en Malaisie, au Japon et à Madagascar. Un genre très voisin, *Thermobathynella* Capart vient d'être découvert au centre de l'Afrique, avec deux espèces, l'une sur les bords du lac Tanganyika et l'autre, au Congo belge dans une résurgence dont la température est de 55° C. On voit donc que l'hypothèse que ces Crustacés phréatiques seraient des rémanents de l'époque glaciaire est infirmée de façon définitive.

En 1920, encore dans la Grotte-de-Vert, DELACHAUX ramène au jour *Troglochaetus beranecki* Delachaux, une minuscule Annelide polychète, proche parente d'une espèce vivant dans le golfe de Naples. La présence d'une Annelide polychète en eau douce fut saluée par les zoologistes compétents comme une des découvertes les plus importantes de l'époque. Mesurant à peine plus d'un demi-millimètre ce ver a été classé parmi les Archiannelides, c'est-à-dire, un groupe artificiel dans lequel ont été rassemblées plusieurs genres de Polychètes ayant le seul caractère commun d'avoir conservé, à des degrés divers, certaines structures ou organes larvaires. Ce sont des formes néoténiques, se développant, les unes selon le mode classique avec larve trochophore et métamorphoses partielles, tandis que les autres, dont *Troglochaetus* qui est hermaphrodite, évoluent directement sans larves et sans métamorphoses.

Disparu de la Grotte-de-Vert l'année suivante, le Troglochète a été retrouvé dans un puits à Thielle, mais en disparaissait également vers 1930. Il n'a plus jamais été revu, ni dans la Grotte-de-Vert ni dans aucun des puits qui existent encore dans la région.

Ailleurs qu'en Suisse, le Troglochète fut signalé, en compagnie de *Bathynella* dans des puits soit dans des grottes, en Alsace et dans la vallée du Rhin jusqu'à Bonn ainsi que dans la vallée du Main. Son apparition isolée a en outre été signalée en Silésie et, récemment encore, dans le nord de la Hongrie. Par contre, il n'a jamais été observé ni seul ni en compagnie de *Bathynella*, dans les eaux souterraines des Balkans ou dans celles du sud-ouest de l'Europe. Classé parmi les Nérillidés à côté des genres *Nerilla* Schmidt, *Nerillidium* Remane et *Mesonerilla* Remane, *Troglochaetus* Delachaux s'y trouve être le seul représentant de la faune dulçaquicole, mais partage, cependant, avec ces genres de nombreux traits morphologiques communs. Toutefois, au point de vue biologique, les espèces marines habitent un biotope très particulier, compris entre les interstices du sable grossier des plages de la zone périodiquement recouverte par les marées ou par le déferlement des vagues. Il s'agit, par conséquent, d'un habitat souterrain, mais dans lequel les conditions écologiques sont loin d'être constantes. La température de l'eau y demeure liée à celle de la surface du sable et variera avec la durée et l'intensité de l'ensoleillement tandis que la salinité de l'eau interstitielle sera tantôt

faible par suite de pluies ou autre apport d'eau douce ou tantôt élevée, par évaporation. On comprend que la faune qui habite ce très curieux biotope possède une plasticité physiologique considérable qui lui permet de s'adapter à ces conditions. La répartition spatiale de cette faune est déterminée par la grosseur des grains de sable, elle sera donc essentiellement horizontale et, au point de vue géographique, très étendue. Deux espèces découvertes en Méditerranée ont été retrouvées, l'une sur la côte Atlantique du Brésil et l'autre, sur la côte du sud-ouest de l'Afrique ainsi que sur la côte Pacifique de l'Amérique du Nord (Etat de Washington). Il est d'ailleurs probable que des recherches effectuées de façon systématique, feront découvrir ces Nérillidés dans toutes les plages actuelles, baignées autrefois par l'ancienne Tethys.

Les Crustacés représentent un élément important de la faune phréatique marine et leur étude a livré une riche moisson de formes nouvelles. Plusieurs de celles-ci sont directement apparentées à des espèces, découvertes originellement, dans les eaux douces phréatiques d'Europe et je n'en citerai que quelques-unes des plus importantes.

De nombreux genres d'Isopodes et même, des familles entières, sont connues des eaux souterraines de Nouvelle-Zélande, d'Australie, d'Afrique, de Corse et d'Europe centrale. Cependant, les genres *Microcerberus* Karaman et *Microcharon* Karaman, découverts originellement dans les eaux souterraines yougoslaves et retrouvés depuis en Transylvanie et en Corse, sont représentés par des espèces vivant dans les eaux phréatiques marines de la Méditerranée ainsi que dans celles de l'Atlantique près de Roscoff. Une espèce de *Microcerberus* habite même les sables du Brésil.

Parmi les Amphipodes, le genre *Ingolfiella* Hansen, découvert par 3000 m de fond dans le détroit de Davis entre le Groenland et l'Amérique du Nord, est représenté dans les eaux douces souterraines de Yougoslavie et du Congo, ainsi que dans la faune littorale de Malaisie. Inversement, le genre *Bogidiella* Hertzog, signalé pour la première fois dans un puits en Alsace habite aussi les eaux phréatiques de Yougoslavie, de Dalmatie et d'Amazonie ainsi que les eaux souterraines saumâtres et salées de la Méditerranée orientale et du Brésil. CHAPPUIS et DELAMARE ont trouvé dans les sables du Liban, l'isopode *Microcerberus* associé à l'amphipode *Bogidiella* et la même association mais représentée par des espèces différentes, a été observée par REMANE au Brésil.

Le genre *Niphargus* Schiödte, un des premiers Crustacés phréatiques découverts, ne paraît exister qu'en Europe. C'est aussi un des seuls genres dont le nombre des espèces et des sous-espèces est élevé et ce degré de spéciation semblerait indiquer l'apparition de ce genre, en eau douce, à une époque relativement récente. Il ne faut toutefois pas perdre de vue que le nombre élevé des espèces peut également être dû à la sollicitude que les spécialistes ont voué à ce genre!

Tous les représentants de la faune interstitielle marine ne sont pas nécessairement représentés dans les eaux souterraines continentales.

C'est en particulier le cas pour l'ordre des *Mystacocarides*, découvert en 1943 par PENNAK et ZINN, près de Woods Hole (Massachusetts) dans le sable humide, à 15 cm de profondeur et à 1 m de distance du bord de la mer à marée haute. Cet ordre nouveau est actuellement représenté par un seul genre contenant trois espèces dont une, sur la côte Atlantique de l'Amérique du Nord, une sur le pourtour du bassin occidental de la Méditerranée et la côte Atlantique sud de l'Angola, et la troisième espèce qui vit par 25 m de fond au large de la côte du Chili.

Je m'en voudrais d'insister longuement sur les caractères morphologiques du genre *Derocheilocharis* Pennak et Zinn, mais il vaut la peine de signaler que ce curieux Crustacé entomostracé peut être considéré comme une larve nauplius néoténique; interprétation qui se trouve d'ailleurs confirmée par l'étude de son développement. DELAMARE vient de préciser les conditions écologiques dans lesquelles on trouve l'espèce européenne. Elle se rencontre seulement dans le sable fin dont les grains ont un diamètre maximum de 200 μ et dont les interstices ne sont pas trop remplis de limon ou d'argile. L'espèce n'habite que la zone non soumise au mouvement des vagues; elle est particulièrement abondante à la limite de la zone de déferlement. Il est, en outre, intéressant de constater sa quasi-insensibilité aux variations de salinité, puisque l'espèce s'adapte sans difficultés aussi bien à une eau oligohyaline ne renfermant que 2 g/l qu'à une eau hyperhyaline contenant 40 g/l. D'autre part, la température peut varier sans inconvénients de 10° à 25° C.

Mesdames, Messieurs,

Vous allez sans doute penser que je délaisse les grottes humides et froides du Jura pour m'abandonner dans le sable chaud des plages marines. Mais ces résultats nouveaux permettront d'envisager l'origine de la faune phréatique d'eau douce sous un angle inédit. Certains auteurs, en effet, lui accordent une origine marine, relativement récente, tandis que d'autres y reconnaissent les restes d'une faune d'eau douce très ancienne et, pratiquement, autochtone. Les deux hypothèses, cependant, se heurtent à la même difficulté que seuls les documents paléontologiques permettraient de surmonter et qui reviendrait à poser le problème de l'origine de chaque élément de cette faune, pris isolément. Toutefois, pour autant que ces documents existent, leur lecture n'acquerra sa véritable signification qu'à la lumière de l'histoire générale de la biosphère. Personne n'oserait affirmer que l'âge et partant, l'origine de la faune phréatique, soient les mêmes pour toutes les espèces qui la composent.

Parmi les Crustacés, les Syncarides ont inscrit leur passé dans la houille où la majorité des espèces paraît avoir habité l'eau douce, mais deux d'entre elles, néanmoins ont été découvertes dans les sédiments marins du bassin westphalien. Ces Crustacés, seraient par conséquent, de très anciens habitants des eaux douces. Pour JEANNEL, «La Bathynelle est un fossile vivant de l'âge préjurassique; ses ancêtres sont venus de la Gondwanie, alors que l'Australie était encore reliée au massif asiatique

et leur dispersion est contemporaine de celle des *Eucalyptus* et des premiers Marsupiaux.»

On sait aujourd'hui que plusieurs genres de Crustacés phréatiques sont représentés, à la fois, par des espèces marines et des espèces dulçaquicoles et il n'y a pas de raison pour admettre que cela n'ait pas toujours été ainsi. L'interprétation des documents fossiles de façon trop dogmatique et sans envisager les potentialités physiologiques des espèces, conduira, inévitablement, à des conclusions trop absolues.

Parmi les Syncarides récents, seules les Bathynelles n'ont pas d'yeux et sont endogées tandis que les représentants des autres familles ont les yeux normalement développés et habitent les eaux de surface. Les genres *Thermobathynella* et *Parabathynella* se rencontrent en Afrique et à Madagascar, deux blocs gondwaniens demeurés à l'abri de transgressions marines. Mais ailleurs, *Parabathynella* ainsi que *Bathynella*, habitent des régions qui furent recouvertes, à plusieurs reprises, par les mers épi-contininentales et l'on conçoit difficilement pour quelle raison, leur seul habitat phréatique les eût protégées d'extinction ?

Aucun Syncaride n'a été découvert, jusqu'ici, dans le sable marin et aucune expérience n'est venue éprouver l'éventuelle euryhalinité des espèces. Malgré que les documents paléontologiques semblent plaider en faveur d'une très grande ancienneté, en eau douce, des espèces, il faut encore compléter nos connaissances et, surtout, étendre les recherches à d'autres parties du monde.

Les Mystacocarides et les Isopodes psammiques doivent certainement avoir une origine marine. Leur distribution géographique actuelle sur les rives présumées de l'ancienne Tethys occidentale, laisserait supposer que leurs ancêtres s'y trouvaient déjà vers la fin du Mésozoïque. Il est, en outre, possible que des formes microscopiques apparentées soient, un jour, retrouvées dans les grands fonds marins, car il existe une certaine analogie qui n'est peut-être pas uniquement de la convergence, entre quelques Isopodes psammiques et des espèces vivant par 10 000 m de fond dans l'océan.

Parmi les Annelides, le Troglochète paraît s'être adapté à l'eau douce, secondairement, vu que sa répartition géographique correspond assez bien à l'extension d'un bras de la transgression méditerranéenne survenue au milieu du Tertiaire. L'absence du Troglochète dans les Balkans dont les grottes sont pourtant si riches en Crustacés divers, ainsi que des eaux phréatiques du sud-ouest de la France et de l'Espagne peut s'expliquer lorsqu'on sait que ces régions étaient déjà émergées à l'Eocène. Elle fournirait ainsi un argument supplémentaire pour réfuter l'hypothèse d'une origine dulçaquicole du Troglochète.

La découverte d'une microfaune aquatique, interstitielle, des sables entraînera une révision des idées que l'on se faisait sur la faune des puits et des eaux souterraines. Notamment, la rareté de certaines espèces pourrait s'expliquer parce qu'elles habitent, normalement, l'eau interstitielle et qu'elles sont entraînées, fortuitement, par siphonage ou par inondation, dans les puits et les grottes. Elles y retrouvent un milieu

écologique assez semblable et se mêlent à la faune habituelle de ces lieux. Leur survivance dans ces nouvelles conditions dépendra donc de l'absence de prédateurs ou de l'habilité des espèces interstitielles à leur échapper en se cachant dans les dépôts et le sable au fond de l'eau. Un bouleversement naturel ou provoqué du sol suffira pour faire disparaître cette microfaune archaïque de ses gîtes temporaires. La Grotte-de-Vert, citée dans toutes les publications classiques sur la faune endogée ne renferme plus, aujourd'hui, ni Bathynelle ni Troglochète. Mais je conserve l'espoir que des recherches systématiques permettront de retrouver ces fossiles vivants dont l'étude biologique reste à faire et dont la grande stabilité génétique, malgré leur isolement géologique, mériterait une attention particulière.

Je déclare ouverte la 137^e Assemblée générale de la Société Helvétique des Sciences Naturelles.

Le mythe de l'origine sensorielle des connaissances scientifiques

par

JEAN PIAGET

Faculté des sciences de Genève et Sorbonne

Le soin que l'on consacre à vérifier certaines opinions est parfois inversement proportionnel à leur force de propagation, parce que, à les considérer globalement, elles semblent évidentes, et surtout parce qu'en se transmettant elles bénéficient de l'autorité d'un nombre croissant d'auteurs. A la suite d'Aristote et des empiristes de multiples variétés, c'est devenu un lieu commun dans la plupart des cercles scientifiques de soutenir que toute connaissance provient des sens et résulte d'une abstraction à partir des données sensorielles. L'un des rares physiciens qui aient tenu à étayer cette thèse par des faits, E. MACH dans son *«Analyse des sensations»*, a même abouti à considérer la connaissance physique comme un pur phénoménisme perceptif (dont le souvenir a pesé sur toute l'histoire du Cercle de Vienne et de l'empirisme logique).

Ce mythe (si nous appelons ainsi de telles opinions auxquelles une adhésion collective trop coercitive a retiré le bénéfice des vérifications précises) a même influencé certains mathématiciens, en un domaine où pourtant la sensation n'a que faire. Par exemple le grand D'ALEMBERT attribuait aux sens la genèse des notions arithmétiques et algébriques, et a commencé par considérer les nombres négatifs comme moins intelligibles que les positifs, puisqu'ils ne correspondent à rien de sensible. Après quoi il leur a concédé une intelligibilité égale, en tant que traduisant une «absence»¹ mais sans s'apercevoir du fait que le couple présence-absence se réfère à l'action tout entière et non plus à la simple sensation. De nos jours F. ENRIQUEZ encore prétendait expliquer la formation des divers types de géométrie (métrique, projective, topologique) par la prédominance de telles ou telles formes de sensations (kinesthésiques, visuelles, etc.).

L'hypothèse d'une origine sensorielle de nos connaissances conduit cependant à des paradoxes dont le plus significatif a été énoncé par

¹ Sur les opinions de d'Alembert, voir M. MÜLLER, *La philosophie de J. d'Alembert*, Paris (Payot).

M. PLANCK dans ses «Initiations à la Physique»: nos connaissances physiques seraient tirées de la sensation, mais leur progrès consiste précisément à se libérer de tout anthropomorphisme et par conséquent à s'éloigner autant que possible du donné sensoriel! D'où nous concluons que la connaissance ne provient donc jamais de la sensation seule, mais de ce que l'action ajoute à ce donné. PLANCK demeure cependant fidèle à l'opinion traditionnelle et ne parvient donc pas à lever son propre paradoxe.

Pourtant J.-J. AMPÈRE disait déjà au début du XIX^e siècle que la sensation est un simple symbole et que ceux qui admettent son adéquation aux objets sont comme les paysans (je dirais: comme les enfants), qui croient à une correspondance nécessaire entre le nom des choses et les choses nommées. Dans un des meilleurs livres récents sur la sensation¹ H. PIÉRON dit de même que la sensation est de nature symbolique mais n'atteint jamais le degré d'objectivité qui caractérise la moindre équation mathématique. Or, qui dit symbole fait par cela même appel à un système de «significations», ce qui dépasse alors, bien entendu, le cadre du pur «donné» (du *sense datum* classique).

J'aimerais donc, dans ce qui suit, réexaminer la thèse traditionnelle de l'origine sensorielle des connaissances à la lumière de la psychologie contemporaine et montrer ses équivoques. La sensation ou la perception, admettrons-nous certes, sont toujours à l'œuvre dans les stades élémentaires de formation des connaissances; mais elles ne sont jamais seules à l'œuvre et ce qui s'y ajoute est, pour le moins, aussi important qu'elles en une telle élaboration.

I. Position du problème

Rappelons tout d'abord un point de terminologie. La psychologie classique distinguait les sensations, portant sur les qualités (une grandeur, la blancheur, etc.) et les perceptions, portant sur les objets (cette feuille de papier): la sensation était donc censée correspondre à des éléments préalables et la perception à une synthèse secondaire. On ne croit plus aujourd'hui à de telles sensations «élémentaires» et préalables (sauf au point de vue physiologique, mais rien ne prouve que la sensation en tant que réaction physiologique corresponde à un état psychologique défini): il y a d'emblée perception comme totalité, et les sensations n'en sont alors que les éléments structurés et non plus structurants (et sans différence de nature entre le tout et ses parties). Quand je perçois une maison, je ne vois pas d'abord la couleur d'une tuile, la grandeur d'une cheminée, etc., et finalement la maison! Je perçois d'emblée la maison comme «Gestalt» et ne passe qu'ensuite à l'analyse du détail.

Pour être plus exact, il faudrait donc parler de l'origine perceptive et non pas sensorielle, des connaissances scientifiques, puisque la perception n'est pas un composé de sensations mais une composition immédiate de celles-ci.

¹ H. PIÉRON, *La sensation guide de vie* (Gallimard).

Mais, si les sensations ne sont pas indépendantes, parce que toujours réunies en perceptions, on peut se demander si la perception elle-même constitue une réalité autonome ? Or, elle dépend de la motricité. Le neurologue V. WEIZSÄCKER disait avec esprit : « Quand le perçois une maison, je ne vois pas une image qui m'entre dans l'œil ; je vois au contraire un solide dans lequel je peux entrer ! » Par où il entendait illustrer son concept de « Gestaltkreis » (opposé à celui du simple « Gestalt »), destiné à souligner l'action réciproque de la motricité sur la perception qui accompagne toujours l'action jugée longtemps exclusive de la perception sur la motricité (modèle simpliste de l'« arc réflexe » !). Dans le même esprit V. HOLST et bien d'autres ont insisté sur un principe de « réafférence » se rapportant à ces mêmes rétroactions de la motricité sur la perception.

Une expérience cruciale peut être citée à cet égard : celle d'Ivo KOHLER sur les sujets qui, pourvus de lunettes à miroirs renversant les objets de 180°, redressent ceux-ci au bout de quelques jours (au point de circuler à bicyclette dans les rues d'Innsbruck avec ces lunettes sur le nez !). Rien ne montre mieux comment la perception visuelle peut être influencée par l'action entière, avec action rétroactive de la motricité sur la perception et coordination des claviers visuels et tactilo-kinesthésiques.

Partant de telles prémisses nous défendrons les hypothèses suivantes. Nos connaissances ne proviennent ni de la sensation ni de la perception seules, mais de l'action entière dont la perception ne constitue que la fonction de signalisation. Le propre de l'intelligence n'est en effet, pas de contempler mais de « transformer » et son mécanisme est essentiellement opératoire. Or, les opérations consistent en actions intériorisées et coordonnées en structures d'ensemble (réversibles, etc.) et si l'on veut rendre compte de cet aspect opératoire de l'intelligence humaine c'est donc de l'action même et non pas de la perception seule, qu'il convient de partir.

On ne connaît, en effet, un objet qu'en agissant sur lui et en le transformant (de même que l'organisme ne réagit au milieu qu'en l'assimilant, au sens le plus large de ce terme). Et il est deux manières de transformer ainsi l'objet à connaître. L'une consiste à modifier ses positions, ses mouvements ou ses propriétés pour en explorer la nature : telle est l'action que nous appellerons « physique ». L'autre consiste à enrichir l'objet de propriété ou relations nouvelles qui conservent ses propriétés ou relations antérieures mais en les complétant par des systèmes de classements, d'ordinations, de mise en correspondance, de dénombrements ou mesures, etc. : telles sont les actions que nous appellerons logico-mathématiques¹. Ce sont alors ces deux sortes d'actions, et non pas seulement les perceptions leur servant de signalisation, qui constituent les sources de nos connaissances scientifiques.

¹ Voir L. APOSTEL, W. MAYS, A. MORF et J. PIAGET, *Les liaisons analytiques et synthétiques dans les comportements du sujet*. Etudes d'Epistémologie génétique, vol. IV (Paris 1957) (PUF), chap. III.

Seulement, à soutenir ainsi que l'origine des connaissances ne tient jamais à la perception seule et relève de l'action entière, dont le schématisation englobe la perception mais la dépasse, on se heurtera sans doute à l'objection suivante: c'est que l'action elle-même ne nous est connue que grâce à une certaine variété de perceptions dites proprioceptives (tandis que les résultats extérieurs de l'action seront enregistrés par voie extéroceptive). Par exemple, si je classe ou ordonne des objets avec manipulation effective, je sentirai mes mouvements grâce à un jeu de perceptions proprioceptives et constaterai leurs effets matériels par les voies visuelle ou tactile habituelles.

Mais l'important pour la connaissance n'est pas la suite de telles actions considérées isolément: c'est le «schème» de ces actions, c'est-à-dire ce qui, en elles, est général et peut se transposer d'une situation à une autre (par exemple un schème d'ordre ou un schème de réunion, etc.). Or, le schème n'est pas tiré de la perception, proprioceptive ou autre. Il est le résultat direct de la généralisation des actions elles-mêmes, et non pas de leur perception, et il n'est, comme tel, nullement perceptible.

On peut à cet égard poser la question sous la forme suivante: la notion est-elle plus riche ou plus pauvre que la perception correspondante? Par exemple la notion d'espace est-elle plus riche ou plus pauvre que la perception de l'espace? Dans la mesure où la notion ne serait tirée que de la perception, elle devrait être plus pauvre, car elle ne se construirait alors que par abstraction à partir du donné et par généralisation: la généralisation ne consisterait en ce cas qu'à retenir les parties communes des données et à les abstraire des autres, ce qui aboutirait à faire du concept un schéma appauvri du percept. Or, en fait, la notion est plus riche que la perception et, dans le cas de l'espace, elle est même infiniment plus riche que le percept correspondant, et cela pour deux raisons complémentaires. La première est qu'elle ne consiste pas simplement à traduire le donné perceptif, mais aussi (et souvent surtout) à le *corriger*, en substituant par exemple une isotropie parfaite à l'anisotropie du champ visuel, un continu précis au continu approximatif de la perception (dans lequel on a, comme H. POINCARÉ et W. KÖHLER y ont insisté, chacun de son point de vue, $A = B$, $B = C$ mais $A < C$) un parallélisme se poursuivant à l'infini aux parallélismes grossiers de la perception¹, etc. etc. La seconde raison (et qui explique la première) est que la notion est plus riche à cause de tout ce que l'action a ajouté à la perception: l'espace notionnel est essentiellement opératoire, c'est-à-dire qu'il introduit des systèmes de transformations là où la perception

¹ Nous disons «aux parallélismes» (au pluriel), car si le parallélisme perceptif ordinaire est sans doute euclidien, on sait que le mathématicien et psychologue LUNEBURG a découvert une structure lobarschevskienne dans l'espace de la vision binoculaire avec convergence, disparation et mouvements libres du regard. A. JONCKHEERE, de Londres, a repris ce problème à notre Centre d'épistémologie génétique à Genève. Voir le Fasc. V des «Etudes d'épistémologie génétique», Paris (PUF), 1957.

se contente de structures statiques appauvries; or, ces transformations ont leur source dans les actions (qui englobent les perceptions signalisatrices) et non pas dans ces perceptions comme telles. C'est pourquoi la notion est irréductible à de simples abstractions et généralisations à partir du donné perceptif: elle relève essentiellement de constructions (par généralisations constructrices et non pas seulement par abstraction de parties communes) et de constructions liées dès le départ à l'action elle-même.

Ceci nous conduit au problème de la spécificité des connaissances logico-mathématiques en général.

II. La formation des connaissances logico-mathématiques

Ayant déjà trop parlé de ce point ailleurs¹, je me bornerai à résumer les résultats essentiels.

En étudiant la genèse des notions logiques et mathématiques chez l'enfant, on est bien obligé de reconnaître que l'expérience est indispensable à cette formation. Il existe par exemple, un niveau où l'enfant n'admet pas que $A = C$ si $A = B$ et $B = C$ et a besoin d'un contrôle perceptif pour admettre cette transitivité. Il en est de même de la commutativité et surtout du fait que la somme des éléments d'une suite est indépendante de l'ordre de numérotation. Ce qui (à partir du niveau opératoire de 7 à 8 ans) paraîtra évident par nécessité déductive commence ainsi par n'être connu qu'avec l'aide de l'expérience.

On pourrait donc croire avec D'ALEMBERT et ENRIQUEZ que les mathématiques elles-mêmes sont issues de la perception, si l'on pense que toute expérience consiste en une lecture perceptive des propriétés physiques de l'objet. Mais il existe en fait deux sortes d'expériences, peut-être toujours réunies en fait mais aisément dissociables à l'analyse: l'expérience que nous appellerons physique et l'expérience logico-mathématique.

L'expérience physique répond à la conception classique de l'expérience: elle consiste à agir sur les objets pour tirer une connaissance par abstraction à partir de ces objets eux-mêmes. Par exemple l'enfant en soulevant des solides, s'apercevra par expérience physique, de la diversité des poids, de leur relation avec le volume à densité égale, de la variété des densités, etc.

L'expérience logico-mathématique, par contre, consiste à agir sur les objets mais avec abstraction des connaissances à partir de l'action et non plus des objets eux-mêmes. En ce cas l'action commence par conférer aux objets des caractères qu'ils ne possédaient pas par eux-mêmes (et qui conservent d'ailleurs leurs propriétés antérieures) et l'expérience porte sur la liaison entre les caractères introduits par l'action dans l'objet (et non pas sur les propriétés antérieures de celui-ci): en ce sens la con-

¹ Voir «Comptes-rendus du Congrès de Philosophie des Sciences de Zurich», 1954, vol. I, «Exposés généraux» J. PIAGET, *Les grandes lignes de l'Epistémologie génétique*.

naissance est alors bien abstraite de l'action comme telle et non pas des propriétés physiques de l'objet. Dans le cas des relations entre la somme et l'ordre de cailloux dénombrés par l'enfant, il est par exemple évident que l'ordre a été introduit par l'action dans les cailloux (mis en rangée ou en cercle), ainsi que leur somme elle-même (due à un acte de colligation ou de réunion): ce que le sujet découvre alors n'est pas une propriété physique des cailloux, mais une relation d'indépendance entre les deux actions de réunion et d'ordination. Certes, il y a eu en plus une expérience physique conduisant aux connaissances suivantes: que chacun des cailloux s'est conservé pendant l'opération, puisqu'ils sont ordonables et dénombrables, etc. Mais ce n'est pas sur cet aspect physique que l'expérience a porté: il s'agirait de savoir si la somme est dépendante ou non de l'ordre suivi et, sur ce point précis, l'expérience est authentiquement logico-mathématique, en tant que portant sur les actions elles-mêmes des sujets et non pas sur l'objet comme tel.

C'est pourquoi les actions logico-mathématiques du sujet peuvent, à un moment donné, se dispenser d'être appliquées à des objets physiques et s'intérioriser en opérations manipulables symboliquement. C'est pourquoi, autrement dit, il existe, à partir d'un certain niveau, une logique et une mathématique pures, auxquelles l'expérience devient inutile. C'est pourquoi, d'autre part, cette logique et cette mathématique pures sont susceptibles de dépasser indéfiniment l'expérience, n'étant pas bornées par les propriétés physiques de l'objet. Mais l'action humaine étant celle d'un organisme qui fait partie de l'univers physique, on comprend aussi pourquoi ces combinaisons opératoires illimitées anticipent si souvent sur l'expérience et pourquoi il y a accord, lorsqu'elles se rencontrent, entre les propriétés de l'objet et les opérations du sujet.

III. La formation des connaissances physiques ou expérimentales

La connaissance physique, ou expérimentale en général (y compris la géométrie du monde réel) procède par contre par abstraction à partir des propriétés de l'objet comme tel. Il faut donc s'attendre à ce que le rôle du donné perceptif soit plus grand en ce second domaine. Mais, et cela est essentiel, il reste que, sur le terrain également, la perception n'est jamais seule à l'œuvre: nous ne découvrons la propriété d'un objet qu'en ajoutant quelque chose à la perception. Et ce que nous lui ajoutons n'est autre, précisément, qu'un ensemble de cadres logico-mathématiques rendant seuls possibles les lectures perceptives!

Il est, en effet, fondamental pour notre propos, de rappeler que, s'il existe une connaissance logico-mathématique pure, en tant que détachée de toute expérience, il n'existe pas réciproquement de connaissance expérimentale pouvant être qualifiée de «pure» en tant que détachée de toute organisation logico-mathématique. L'expérience n'est jamais accessible que par l'intermédiaire de cadres logico-mathématiques, consistant en classements, en ordinations, en correspondances, en fonctions, etc. La lecture perceptive elle-même suppose, comme nous le verrons

plus loin, l'intervention de tels cadres ou de leurs ébauches plus ou moins indifférenciées. A l'autre extrême, la physique en tant que science de l'expérience la plus évoluée est une perpétuelle assimilation du donné expérimental à des structures logico-mathématiques, parce que le raffinement même de l'expérience est fonction des instruments logico-mathématiques utilisés à titre d'intermédiaires nécessaires entre le sujet et les objets à atteindre.

Il existe donc une solution possible du paradoxe de PLANCK: si, semblant partir de la sensation, la connaissance physique s'en éloigne toujours davantage, c'est qu'en fait elle ne procède jamais de la sensation ni même de la perception pures, mais que, dès le départ, elle implique une schématisation¹ logico-mathématique des perceptions ainsi que des actions exercées sur les objets; débutant par une telle schématisation, il est alors naturel que ces adjonctions logico-mathématiques deviennent de plus en plus importantes avec le développement des connaissances physiques et que, par conséquent, celles-ci s'éloignent toujours davantage de la perception comme telle.

Mais pour démontrer de telles hypothèses il est nécessaire de retracer l'origine psychologique des notions en remontant jusqu'à leurs stades préscientifiques. Les notions fondamentales d'espace physique, de temps, de vitesse, de causalité, etc., sont, en effet, empruntées à un sens commun bien antérieur à leur organisation scientifique. Et comme la préhistoire intellectuelle des sociétés humaines risque de nous demeurer à jamais inconnue, il est indispensable d'étudier la formation de ces notions chez l'enfant, en recourant ainsi à une sorte d'embryologie mentale (pouvant rendre les mêmes services que ceux dont l'étude de l'ontogenèse organique a fait bénéficier l'anatomie comparée).

Nous allons donc donner quelques exemples des recherches possibles sur les relations entre la formation d'une notion et les réactions perceptives correspondantes, en réservant pour le § IV l'analyse des mécanismes de la perception elle-même en tant que liée à l'action.

Nous étudions depuis des années les relations entre certaines notions et les perceptions correspondantes et avons pu mettre en évidence un certain nombre de situations complexes s'éloignant considérablement de ce qu'on attendrait en postulant une filiation simple de la notion à partir de la perception.

Prenons comme premier exemple celui des relations entre l'espace projectif notionnel et la perception des grandeurs projectives. Sur le premier de ces deux points, on sait combien la représentation de la perspective est tardive chez l'enfant en moyenne. La perspective n'apparaît spontanément dans le dessin que vers 9 à 10 ans en général. Lorsque l'on présente un objet usuel (un crayon, une montre, etc.) en différentes positions avec pour consigne de choisir entre deux ou trois dessins celui qui correspond le plus exactement à la perspective choisie, on n'obtient



¹ Au sens d'une organisation du donné grâce à l'intervention de «schèmes» sensori-moteurs.

des estimations correctes qu'à partir de 7 à 8 ans et il en est en moyenne de même pour la compréhension des fuyantes. Lorsque, en présence d'un massif de trois montagnes en carton (60 cm de haut et 1 m² de surface totale de base) on demande à l'enfant de reconstituer les relations gauche-droite et devant-derrrière selon les quatre principaux points de vue possibles (points cardinaux), on constate que les petits ont grande-peine à se libérer de leur perspective égocentrique et que c'est à 9 à 10 ans seulement que le problème est résolu. En un mot, la notion comme telle ne débute que vers 7 à 8 ans et n'atteint son point d'équilibre que vers 9 à 10 ans. Si de là nous passons à l'examen de la perception de l'espace projectif, que nous avons étudié avec LAMBERCIER¹ en faisant comparer les grandeurs apparentes d'une tige de 10 cm à 1 m du sujet et d'une tige variable à 4 m du sujet (qui devrait donc avoir 40 cm pour être estimée projectivement égale à la première) nous nous trouvons en présence d'un tableau tout différent. Les petits éprouvent une grande difficulté à comprendre ce qu'on leur demande (et il faut une initiation avec peinture sur une vitre plane pour leur faire saisir qu'il s'agit seulement de la grandeur apparente et non pas de la grandeur réelle), mais, lorsqu'ils ont compris, ils fournissent des estimations perceptives bien meilleures que les grands et que l'adulte lui-même, exception faite pour les dessinateurs. En d'autres termes, tandis qu'avec le développement mental la grandeur réelle («constance perceptive de la grandeur») l'emporte de plus en plus sur la grandeur apparente, les jeunes sujets sont plus aptes que les adultes à évaluer celle-ci.

En ce qui concerne ce premier exemple, on se trouve donc en présence de la situation paradoxale suivante: la notion de l'espace projectif ne commence à s'organiser qu'au niveau où la perception des grandeurs projectives se détériore tandis qu'aux niveaux où elle est la meilleure (on ne peut malheureusement pas le monter bien haut à cause des difficultés de compréhension verbale de la consigne) la notion n'existe pas! Or, si la notion était abstraite de la perception seule, elle devrait se constituer au moment où la perception projective est la meilleure et devrait par conséquent être beaucoup plus précoce qu'elle n'est en réalité. En fait, la notion d'espace projectif implique bien davantage qu'une abstraction à partir des perceptions: elle comporte une coordination des points de vue et par conséquent au mécanisme opératoire de transformation beaucoup plus complexe que ne le sont les perceptions correspondant à chacun de ces points de vue considérés isolément; elle relève donc d'un cadre logico-mathématique imposé aux perceptions et non pas simplement de ces perceptions elles-mêmes.

Examinons maintenant un second exemple, relatif à la conservation des longueurs. Nous venons de constater qu'il existe des «constances perceptives», telles que celle qui caractérise la perception de grandeurs réelles (et non pas projectives), et qui sont assez précoces. Il existe,


¹ J. PIAGET et M. LAMBERCIER, *La comparaison des grandeurs projectives chez l'enfant et chez l'adulte*, Arch. de Psychol., Rech. XII.

d'autre part, des «notions de conservation», qui sont beaucoup plus tardives (à partir de 7 à 8 ans). Un exemple facile à étudier est celui de la conservation de la longueur d'un mobile en cas de déplacement. On présente à l'enfant deux règles superposables de 15 cm et on lui fait constater leur égalité de longueur par congruence. Après quoi l'on déplace l'une des deux de 7 à 8 cm en laissant un espace entre deux et l'on demande si la longueur de cette tige (déplacée) est toujours égale à celle de l'autre. A 5 ans, le 15% seulement des sujets admettent la conservation parce que l'enfant juge alors de la longueur par l'ordre des points d'arrivée: la tige déplacée est alors conçue comme plus longue «parce qu'elle dépasse» l'autre, sans que le sujet s'occupe du dépassement réciproque de la seconde par rapport à la première, mais à l'autre extrémité. A 8 ans, le 70% des sujets admettent la conservation et à 11 ans le 100% des sujets, le raisonnement topologique fondé sur l'ordre des points d'arrivée cédant donc la place à une évaluation métrique. On peut alors se demander si l'avènement ou l'estimation métrique, avec conservation de la longueur, est lié ou non à des considérations perceptives (perception de l'intervalle entre les extrémités, par opposition à celles-ci, etc.). Nous avons donc mesuré, avec S. TAPONIER¹, l'estimation perceptive des sujets de 5, 8 et 11 ans ainsi que des adultes, mis en présence de deux traits horizontaux de 6 cm séparés par un intervalle vide et décalés l'un par rapport à l'autre d'une demi-longueur (cf. les deux traits ci-dessous). On constate alors que les petits de 5 ans fournissent  des estimations meilleures qu'à 8 et 11 ans et même que  chez l'adulte: tandis qu'avec le progrès de la structuration de l'espace selon les coordonnées horizontale et verticale, l'inclinaison qui intervient dans la présentation des lignes à comparer gêne de plus en plus l'enfant avec l'âge, les petits y demeurent indifférents faute de structuration spatiale suffisante, d'où leurs estimations meilleures des longueurs. On voit que, ici à nouveau, il n'y a pas de relation entre la notion (conservation de la longueur en cas de déplacement) et la perception correspondante (estimation des longueurs avec décalage des extrémités): dans le cas de la notion, les petits ne jugent (par abstraction et en vertu de la prédominance des considérations topologiques sur les préoccupations métriques) qu'en fonction d'un seul dépassement, tandis que, dans le cas de la perception, les mêmes petits voient les deux dépassements et ne sont pas gênés par cette inclinaison qui handicape les plus grands.

Un troisième exemple nous montrera au contraire une convergence nette entre la notion et la perception, mais dans le sens d'une action réciproque et non pas à direction unique: c'est celui des systèmes de coordonnées naturelles (horizontale et verticale) ou systèmes de référence dont nous venons d'entrevoir l'action à propos de l'expérience précédente. Pour ce qui est de la notion, on demandera, comme nous

¹ J. PIAGET et S. TAPONIER, Arch. de Psychol., *Rech.* XXXII.

l'avons fait avec B. INHELDER¹ de prévoir l'orientation de la surface d'un liquide coloré dans un bocal d'abord vertical et que l'on inclinera ensuite de diverses manières, ainsi que de prévoir la direction d'un fil à plomb dans la proximité de parois soit verticales soit inclinées, ou à multiples plans: on constate alors avec surprise que les «notions» de l'horizontale et de la verticale ne sont acquises que vers 9 à 10 ans (alors que les postures correspondantes sont connues de l'enfant depuis qu'il sait marcher etc.). Quant à la perception, on fera comparer les longueurs

 d'une verticale (constante) et d'une oblique (variable) en différentes inclinaisons²: on constate alors comme précédemment que les petits de 5 ans fournissent les estimations les meilleures de la longueur des traits, tandis qu'ils évaluent fort mal l'inclinaison (par comparaison des figures entre elles); les grands au contraire estiment de plus en plus difficilement les longueurs, étant gênés par l'inclinaison mais ils évaluent de mieux en mieux l'inclinaison elle-même et cela jusqu'à un tournant situé vers 9 à 10 ans à nouveau. En d'autres termes, les petits ne tiennent pas compte des coordonnées perceptives, tandis que les grands y sont sensibles.

En ce dernier exemple il y a donc corrélation étroite entre la perception et la notion, mais en quel sens? Est-ce le système de coordonnées perceptives, si l'on peut s'exprimer ainsi, qui détermine univoquement le système de références notionnel ou faut-il faire intervenir une action de l'intelligence sur la structuration perceptive? Rappelons d'abord que la perception est subordonnée à des conditions de proximité dans l'espace et dans le temps, et que ce facteur de proximité entre les éléments entrant en interaction au sein d'une même perception est d'autant plus important que l'enfant est plus jeune. L'intelligence au contraire peut être caractérisée par des mises en relations à des distances toujours plus grandes dans l'espace et dans le temps. Si les jeunes sujets de 5 à 6 ans ne présentent qu'une faible structuration perceptive selon des axes de coordonnées spatiales, c'est donc simplement parce qu'ils restent enfermés dans les frontières de la figure et n'établissent pas de relations entre les éléments de celle-ci et des références extérieures de plus en plus éloignées: or un système de coordonnées suppose précisément de telles mises en relation entre la figure et des objets de référence lointains (le support du bocal ou du dessin, la surface de la table, le plancher et les parois de la chambre, etc.). Les progrès dans la structuration de l'espace témoignent donc d'une libération à l'égard du facteur de proximité et c'est pourquoi les progrès sont tardifs. Il est ainsi évident, dans le cas particulier, que la perception est influencée plus ou moins directement ou indirectement (c'est-à-dire par l'intermédiaire de la motricité) par les mises en relations à distance propres à l'intelligence et que, s'il y a convergence entre l'évolution des

¹ J. PIAGET et B. INHELDER, *La représentation de l'espace chez l'enfant*, Paris (PUF).

² Voir H. WURSTEN, *Arch. de Psychol., Rech. IX.*

coordonnées perceptives et celle des coordonnées représentatives ou notionnelles, c'est en fonction du développement sensori-moteur et intellectuel entier.

IV. Perception et intelligence

L'exemple que nous venons de citer montre la possibilité d'une action de l'intelligence sur la perception elle-même. Jusqu'ici nous avons admis que la perception n'est pas seule à l'œuvre dans la formation des connaissances et qu'il s'y ajoute, comme autre source nécessaire, l'action et ses coordinations, ce qui revient à dire l'intelligence car, sous ce mot un peu vague et assez dangereux, il faut entendre précisément le fonctionnement des systèmes opératoires issus de l'action (et dont les principaux sont les systèmes de «groupes», de «réseaux» ou «lattices» et autres grandes structures logico-mathématiques). Or, si l'action et l'intelligence transforment en retour la perception, et que celle-ci, loin d'être autonome, est de plus en plus étroitement structurée par le schématisation préopératoire et opératoire, l'hypothèse de l'origine sensorielle des connaissances est alors à considérer, non seulement comme incomplète (ce que nous avons vu sous II et III), mais même comme fausse sur le terrain perceptif lui-même, dans la mesure où la perception comme telle ne se réduira pas à une lecture des données sensorielles, mais consistera en une organisation préfigurant l'intelligence et de plus en plus influencée par les progrès de celle-ci.

Le problème final et fondamental qu'il nous reste à discuter peut alors s'énoncer comme suit. La perception consiste-t-elle en une simple lecture des données sensorielles ou en *activités* qui préfigurent les opérations intellectuelles et demeurent à chaque niveau en liaison avec elles ? Plus précisément dit, existe-t-il *d'abord* un stade de simple enregistrement sensoriel (plus ou moins passif) et *ensuite* seulement un niveau de coordinations logico-mathématiques, ou bien intervient-il *dès le départ* un ensemble de coordinations logico-mathématiques au sein même de la perception ?

Tout ce que nous savons actuellement parle en faveur de cette seconde solution, mais sans qu'il soit encore possible de démontrer sa généralité complète. Ce dont nous sommes déjà assurés est que les perceptions de l'espace, du temps, de la vitesse, de la causalité (mouvement transitif), etc., consistent en activités beaucoup plus complexes que de simples lectures, et témoignent déjà d'une organisation prélogique ou préinférentielle, de telle sorte que ces activités préfigurent en un sens celles de l'intelligence elle-même.

Les trois exemples que nous allons donner nous ramènent à des questions de relations entre la perception et la notion (comme sous III), mais à un nouveau point de vue : il ne s'agit plus, maintenant, de montrer que la notion ne dérive pas simplement de la perception correspondante, mais de faire apercevoir que la perception elle-même s'organise déjà sur un mode qui ébauche celui de la notion. Et qu'on ne dise pas qu'il

s'agit alors d'un retour déguisé à une filiation de la notion à partir de la perception: dans la mesure où il y a filiation, c'est entre la notion et le schématisme sensori-moteur en général, et ce qu'il s'agit de montrer est que ce schématisme lui-même joue déjà un rôle dans l'organisation des perceptions en s'ajoutant ainsi au donné sensoriel qu'il permet et d'assimiler et d'élaborer dès le percept lui-même.

Notre premier exemple sera celui de la vitesse, dont nous chercherons d'abord à caractériser la nature notionnelle pour en venir ensuite aux aspects perceptifs. On sait que dans la mécanique classique la vitesse est présentée comme un rapport entre l'espace parcouru et la durée, ce qui donnerait à penser que ceux-ci correspondent à des intuitions simples et directes. Dans la mécanique relativiste, au contraire, la vitesse, même si elle conserve sa forme de rapport, est plus élémentaire que le temps, puisqu'elle comporte un *maximum* et que le temps lui est relatif. A. EINSTEIN a bien voulu nous conseiller un jour d'examiner la question du point de vue psychologique et de chercher s'il existait ou non une intuition de la vitesse indépendante du temps. Il s'ajoute à cette question cet autre aspect intéressant que la physique, même relativiste, s'est toujours résignée à admettre une sorte de cercle vicieux (sur lequel G. JUVET parmi d'autres, a insisté avec profondeur): on définit la vitesse en utilisant le temps, mais on ne mesure le temps qu'en recourant à des vitesses. Nous nous sommes donc mis à l'œuvre et avons trouvé que, si les notions temporelles sont effectivement très complexes et d'achèvement tardif, il existe à tout âge une situation privilégiée donnant lieu à une intuition de la vitesse indépendante de la durée (mais naturellement pas de l'ordre de succession temporelle): telle est la notion du «dépassement», qui se constitue en fonction de relations simplement ordinales (si *A* précède d'abord *B* sur une même trajectoire et que *B* le précède ensuite, *B* a une vitesse supérieure à *A*)¹. Il est intéressant de signaler à cet égard qu'un physicien et un mathématicien français, J. ABELÉ et P. MALVAUX, désireux de refondre les notions fondamentales de la théorie de la relativité en évitant le cercle vicieux de la vitesse et du temps, ont utilisé nos résultats psychologiques pour construire une notion physique de la vitesse à partir du dépassement². Ils obtiennent ainsi un théorème d'addition des vitesses en associant le dépassement ordinal à une loi logarithmique et à un groupe abélien et en tirent à la fois le groupe de Lorentz, la loi d'isotropie et l'existence d'un *maximum*.

Cela rappelé, il est alors d'un grand intérêt de rechercher si la perception même de la vitesse obéit au rapport $v = e:t$ ou si elle relève également de considérations ordinales touchant au dépassement. Nous ne saurions encore tirer de conclusions générales des recherches en cours sur ce sujet avec Y. FELLER et E. MCNEAR, mais croyons cependant

¹ J. PIAGET, *Les notions de mouvement et de vitesse chez l'enfant*, Paris (PUF), 1946.

² J. ABELÉ et P. MALVAUX, *Vitesse et univers relativiste*, Paris (Edit. Sedes), 1954.

avoir déjà mis en évidence, en plusieurs situations, le rôle de dépassement en tant que facteur proprement perceptif. Soit, par exemple, une trajectoire rectiligne dont la moitié (soit la première moitié, soit la seconde, soit l'intervalle compris entre le $\frac{1}{4}$ et les $\frac{3}{4}$) est pourvue de neuf barres verticales derrière lesquelles passe le mobile: 70 à 80% des sujets ont alors l'impression d'une accélération de mouvement dans la partie hachurée par rapport à la partie libre. Or, il ne s'agit pas ici d'une relation entre la vitesse, le temps et l'espace «phénoménaux», c'est-à-dire évalués perceptivement, selon le schème de Brown: en interrogeant les sujets sur les durées apparentes, les espaces apparents et les vitesses perçues, on trouve chez l'adulte environ 50% de réponses non cohérentes de ce point de vue $v = e:t$, et chez l'enfant encore davantage. L'explication qui semble s'imposer est alors que le mouvement de poursuite du mobile par le regard est sans cesse handicapé, dans la partie hachurée, par des fixations momentanées sur les barres, ce qui entraîne un dépassement du mobile par rapport aux mouvements du regard et une impression de vitesse plus grande. Bien entendu le problème est plus complexe lorsque le regard est immobile et que la vitesse est repérée à l'intérieur d'un champ visuel ne se déplaçant pas avec le mobile: mais il reste en ce cas à établir une relation entre la vitesse du mobile extérieur et celui de l'excitation ou de l'extinction des persistances rétinienne dans le champ visuel lui-même.

Un second exemple sera celui de la «perception de la causalité». A la suite des «gestaltistes» DUNCKER et METZGER, qui soutenaient que nous éprouvons une impression causale de nature perceptive en présence de certaines séquences telles que le mouvement transitif, A. MICHOTTE a repris le problème au moyen de belles expériences devenues rapidement classiques. Lorsqu'un rectangle noir *A* se déplace dans la direction d'un rectangle rouge *B* immobile et que, après l'impact, tous deux continuent à se mouvoir accolés l'un à l'autre à la vitesse initiale de *A*, on éprouve l'impression de deux solides dont le premier «entraîne» et pousse l'autre. Si *A* s'arrête après l'impact et que *B* se mette en mouvement à une vitesse égale ou inférieure à celle qu'avait *A*, on éprouve l'impression d'un «lancement» de *B* par *A* à la suite d'un choc, etc. Si la vitesse de *B* après l'impact est supérieure à celle qu'avait *A* avant l'impact, on éprouve au contraire une impression de «déclenchement». S'il y a immobilisation trop longue des mobiles lors de l'impact, le mouvement ultérieur de *B* paraît indépendant et non plus causalement subordonné à celui de *A*, etc. De ces diverses impressions, qui sont indiscutablement perceptives, MICHOTTE tire la conclusion que la «notion» de cause est abstraite de telles perceptions. Mais, tout en rendant hommage aux expériences de MICHOTTE, on ne peut qu'être frappé du fait que les impressions de «choc», de «poussée», que l'on éprouve en présence de ces tableaux visuels sont d'origine tactilo-kinesthésiques et ont été transposées dans le clavier visuel par une sorte d'assimilation perceptive (on peut réciproquement montrer l'existence de transpositions du visuel en tactilo-kinesthésiques dans certaines impressions de causalité tactile:

cf. la manière dont sous l'influence de la vision, on localise au bout de sa canne et non pas dans sa main, l'impression tactile de contact entre la canne et le trottoir!). Il ressort de cette première remarque que l'impression causale perceptive tire sans doute ses sources de l'action entière et non pas seulement d'une «Gestalt» visuelle. Mais il est en outre facile de montrer que cette causalité perceptive comporte déjà une forme de composition par compensation qui préfigure la causalité opératoire: si le mouvement de l'agent *A* paraît produire causalement celui du patient *B*, c'est qu'il y a compensation approchée entre, d'une part, le mouvement perdu par *A* ainsi que le choc ou la poussée attribués à *A* et, d'autre part, le mouvement gagné par *B* ainsi que sa résistance apparente. Par exemple, en présentant le dispositif de MICHOTTE verticalement et non pas horizontalement, nous avons observé avec LAMBERCIER une modification appréciable des effets apparents en faisant ainsi varier l'impression de «résistance». En bref, dans la mesure où il existe une causalité perceptive, elle est elle-même fonction des actions antérieures du sujet et elle présente déjà un mode de composition qui préfigure sous la forme d'ébauche grossière la composition opératoire.

Mais il s'agit enfin, et ce sera notre troisième exemple, de montrer que sur le terrain perceptif interviennent aussi des sortes de «préinférences» qui, sans atteindre la nécessité déductive propre aux inférences opératoires ou logiques, en fournissent cependant aussi une ébauche. Dans des expériences conduites avec A. MORF, nous présentons à des enfants de différents âges, des groupes de quatre jetons ou davantage en demandant d'estimer au cours d'une brève présentation perceptive si ces ensembles sont égaux ou non. Après quoi, nous présentons à nouveau les mêmes figures (par exemple une rangée de quatre jetons serrés et une autre plus espacée), mais en reliant biunivoquement les éléments de l'une à ceux de l'autre par des traits continus ou en raccourcissant ces traits de diverses manières. On observe alors naturellement une amélioration notable de la perception des égalités pour les mêmes durées de présentation, mais l'intérêt de ces modifications est qu'elles dépendent du niveau des schèmes d'actions ou d'opérations du sujet: autrement dit, pour percevoir les correspondances il faut savoir les construire par ailleurs, sinon les traits reliant les jetons n'ont pas de signification et n'améliorent pas la perception de l'égalité des deux ensembles. Par contre, lorsqu'il y a amélioration de cette perception, elle est due à une «préinférence» et non pas à un simple effet de champ, en tant que s'appuyant sur la signification des traits de correspondance.

Nous pouvons ainsi tirer deux conclusions des résultats qui précèdent. D'une part, les connaissances ne dérivent jamais exclusivement de la sensation ou de la perception, mais aussi des schèmes d'actions ou des schèmes opératoires de divers niveaux, qui sont les uns et les autres irréductibles à la seule perception. D'autre part, la perception elle-même ne consiste pas en une simple lecture des données sensorielles, mais elle comporte une organisation active, dans laquelle interviennent des

décisions et les préférences et qui est due à l'influence sur la perception comme telle de ce schématisme des actions ou des opérations.

Il n'est donc pas exagéré de traiter de «mythique», comme le fait un peu irrévérencieusement le titre de cette conférence, l'opinion classique et certainement simpliste selon laquelle tous nos connaissances, ou au *minimum* nos connaissances expérimentales, auraient une origine sensorielle. Le vice fondamental d'une telle interprétation empiriste est d'oublier l'activité du sujet. Or, l'histoire entière de la physique, la plus avancée des disciplines fondées sur l'expérience, est là pour nous montrer que celle-ci ne se suffit jamais à elle seule et que le progrès des connaissances est l'œuvre d'une union indissociable entre l'expérience et la déduction : ce qui revient à dire d'une collaboration nécessaire entre les données offertes par l'objet et les actions ou opérations du sujet — ces actions et opérations constituant elles-mêmes le cadre logico-mathématique en dehors duquel le sujet ne parvient jamais à assimiler intellectuellement les objets. Même en des sciences aussi peu évoluées (relativement à la physique) et aussi purement «empiriques» en apparence que la zoologie et la botanique systématiques, l'activité classificatoire (et par conséquent déjà logico-mathématique) du sujet demeure indispensable pour assurer une lecture objective des données de fait, et si le systématicien en avait été réduit à ses seules impressions sensorielles, il n'aurait jamais construit le *Systema naturae* de ce CH. LINNÉ, dont nous célébrerons l'anniversaire en ce congrès. En chacune de ses manifestations, la connaissance scientifique reflète ainsi l'intelligence humaine qui, par sa nature opératoire, procède de l'action entière, et c'est mutiler le caractère de construction indéfiniment féconde que présentent cette connaissance, cette intelligence et cette action, que de vouloir réduire la première au rôle passif de simple enregistrement dont elle devrait se contenter dans l'hypothèse de son origine sensorielle.

Biochimie et évolution animale

par

MARCEL FLORKIN

I. Le point de vue comparatif en biochimie

Dès les débuts du XIX^e siècle, le penser comparatif s'est de plus en plus imposé aux naturalistes adonnés à l'étude des aspects dynamiques de la vie. Dès le début aussi, la tendance à la recherche des aspects communs au fonctionnement des êtres vivants, tendance représentée en France par GERDY, et en Allemagne par TIEDEMANN s'est opposée à la tendance à la collection d'informations relatives aux divers aspects des phénomènes de la vie. La première tendance a son origine dans la pensée de BICHAT, orientée vers l'établissement d'une anatomie générale, que SCHWANN fondera en amenant l'accord sur sa théorie cellulaire. Elle a reçu dès le début le nom de physiologie générale. La seconde tendance, celle qui met l'accent sur la diversité, est sortie de l'école d'ETIENNE GEOFFROY SAINT-HILAIRE, l'illustre fondateur de la philosophie anatomique, et elle cherchait une description physiologique du plus grand nombre d'organismes. C'est la tendance qui est illustrée dans le *Traité de physiologie comparée de l'homme et des animaux*, qu'ANTOINE DUGÈS, professeur à Montpellier, a publié en 1838. C'est aussi la même tendance qui marquera les monumentales *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée* de MILNE EDWARDS, dont quatorze volumes paraîtront entre 1857 et 1880. Cependant deux facteurs devaient détourner les chercheurs de l'étude de la diversité des êtres vivants dans l'ordre de leur fonctionnement. D'une part, la victoire de la théorie de l'évolution après la publication, en 1859, du grand livre de CHARLES DARWIN mit l'accent sur l'unité génétique fondamentale des êtres vivants et favorisa l'agrément sur la définition de la physiologie générale proposée par CLAUDE BERNARD. D'autre part, les progrès de la technique physiologique favorisèrent la production d'un nombre immense de travaux d'une qualité méthodologique de plus en plus satisfaisante et s'approchant de plus en plus, dans la présentation des résultats, des façons de faire des physiciens. Le caractère innombrable et la belle apparence de ces travaux, obtenus par l'expérimentation sur le chien, le lapin et la grenouille, devaient pendant quelque temps voiler la carence des vues générales. Cependant, la physiologie comparée

n'était pas complètement tombée en désuétude et on en trouve un témoin dans les *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration* (1870) de PAUL BERT, résumant une série de travaux publiés par lui, dans des périodiques divers, depuis 1864.

On ne pourrait assez louer l'impulsion donnée aux recherches physiologiques sur les animaux marins par la création, à la station zoologique de Naples, dirigée à l'époque par ANTON DOHRN, d'un laboratoire de physiologie. Dès 1875, DOHRN, dans une lettre ouverte à VON SIEBOLD, publiée dans le *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, souligne le fait qu'une théorie de la descendance des animaux reposant uniquement sur une collection de données relevant de l'embryologie et de l'anatomie comparée n'éclaire qu'une face du problème, et n'est qu'un facteur de sa solution. «Den anderen bildet das Studium der Lebensweise und vergleichenden Physiologie», écrit DOHRN. Cet appel au recours à la physiologie comparée pour l'étude des problèmes d'évolution sera entendu par PREYER qui, dans ses *Elemente der Allgemeinen Physiologie* tentera d'introduire la méthode physiologique dans l'étude des problèmes d'évolution. Mais cette tendance devait être, en Allemagne, éclipsée par le succès de l'*Allgemeine Physiologie* de MAX VERWORN, publiée en 1894 et où s'affirme un point de vue déjà magistralement exposé par CLAUDE BERNARD, et qui sera encore illustré par AUGUST PUTTER en 1911, dans sa *Vergleichende Physiologie*. Le but de la physiologie comparée est pour lui «die Einheitlichkeit des vitalen Geschehens zu erfassen das in so vielen heterogenen Formen uns in der Natur entgegentritt». A la conception de VERWORN, qui rejoignait celle de CLAUDE BERNARD disant que «la Physiologie générale ignore les distinctions entre espèces, genres, familles, etc. ...», ANTON DOHRN ne pouvait se rallier. Déjà, en 1867, dans une lettre à HAECKEL qu'on trouvera dans la belle biographie où le président de la République allemande, THEODOR HEUSS, a retracé la carrière de DOHRN, ce dernier s'est clairement expliqué sur ce point en faisant allusion au problème de la phylogénie :

«Wie konnte aus diesen so beschaffenen Organen der Vorfahren dies so ganz anders beschaffene der Nachkommen hervorgehen ? Die Kette der allmählichen Umwandlungen muß ich erschliessen an der Hand physiologischer Hypothesen – und wie sollen diese Hypothesen einigen Wert besitzen, solange die wirklich vorhandenen Funktionen all der verschiedenen Meerestiere uns so unbekannt bleiben, wie sie jetzt sind ?»

Et pourtant il faut bien reconnaître que, si la physiologie comparée a, depuis le début du présent siècle, recueilli nombre de données relatives à la physiologie des organismes les plus divers, elle n'a guère contribué à éclairer le problème fondamental de la zoologie, celui de la définition et de l'évolution des catégories supérieures de la classification animale. Et cela parce que, du fait de sa nature-même, la physiologie ne pouvait apporter de contribution importante à la solution de ce problème.

PREYER a défini la physiologie comme la science des fonctions de la vie. On peut encore lire avec profit le chapitre qu'il consacre à l'analyse de la notion de fonction. Citons, d'après la traduction française de JULES

SOURY, la description que donne PREYER des conditions fondamentales de toute action physiologique :

«I. Il doit exister, comme *substratum* nécessaire de la fonction, quelque chose de matériel, quelque chose d'absolument essentiel pour la fonction, dont le défaut, sans rien qui y supplée, supprime aussitôt la fonction, alors même que tout le reste demeure intact : l'appareil fonctionnant. Chez les animaux supérieurs, par exemple, le système vasculaire pour la circulation des liquides, les organes de la respiration pour la ventilation ; l'estomac et l'intestin, etc. pour l'assimilation ; les glandes pour la sécrétion ; des foyers de combustion pour la combustion ; des organes des sens pour la sensation.

II. Il doit exister, comme *objet* nécessaire de la fonction, quelque chose de matériel, quelque chose d'absolument essentiel pour la fonction, dont le défaut, sans rien qui y supplée, supprime aussitôt la fonction, alors même que tout le reste demeure intact. Ainsi, par exemple, les courants exigent quelque chose de liquide, la ventilation, quelque chose de gazeux, le manger quelque chose de mangeable, la combustion quelque chose de combustible, l'activité des sens quelque chose de perceptible. Cet objet matériel de la fonction est toujours passif en regard de I.

III. Sous l'action d'une influence externe, d'un *stimulus*, c'est-à-dire en vertu du processus de l'*excitation*, le rapport réciproque de I et II a lieu, et, par conséquent, la fonction. L'excitation du cœur, par exemple, et d'autres parties de l'appareil circulatoire rend possible la nutrition, comme l'excitation des glandes la sécrétion, l'excitation des organes des sens, la sensation. Aucune fonction n'a lieu si I, ou II, ou III fait défaut. Une comparaison simple explique bien cette nécessité : le moulin à vent (le *substratum*) ne peut travailler si la force impulsive du vent fait défaut, l'excitant pour ainsi dire ; les grains de blé, l'objet de la fonction, demeurent alors sans changement, non moulus, entre les meules ; mais que le vent s'élève et amène la force nécessaire, la meule commence à tourner et alors ce n'est plus seulement le grain qui éprouve des modifications, qui est moulu, c'est aussi la meule dont la masse se modifie, qui s'échauffe et s'use. De même pour les fonctions physiologiques. Si aucun stimulus n'agit sur le substratum, la fonction n'a pas lieu ; l'excitation se produit-elle, alors l'objet et le substratum se modifient».

Parlant de la comparaison des fonctions, PREYER souligne «qu'on ne doit pas comparer ici *ce qui se développe* d'une manière concordante (concordance morphologique), les *homologues*, mais bien les parties qui *fonctionnent* d'une manière concordante, les parties *isodynamos* qui sont fonctionnellement équivalentes, quelque différentes que puissent être leur morphologie et leur évolution». L'espoir qu'il formule est d'obtenir par la physiologie comparée une histoire des fonctions. Pour lui la tâche principale de la physiologie comparée consiste à faire dériver les fonctions idiomères (celles qui ont un appareil organique qui leur appartient en propre), des fonctions cœnomères (celles qui au contraire n'en ont pas) «par la découverte de transitions, de manière que les extrêmes – par exemple les courants de granules du protoplasme d'une part, et de l'autre,

les courants du sang et de la lymphe chez l'homme — se trouvent reliés par une série continue d'intermédiaires, embrassant toutes les sortes de circulation des liquides chez les animaux, *sans égard à leur place dans la classification zoologique*».

On voit que l'histoire des fonctions comme le conçoit PREYER n'est pas superposable à la phylogénie. Et en effet, les fonctions du physiologiste impliquent la relation substratum-objet. C'est-à-dire, dans la plupart des cas, une considération descriptive des relations de l'organisme avec son milieu. Une connaissance complète de la physiologie comparée de tous les êtres vivants jointe à la connaissance des niches écologiques qu'ils habitent nous donneront selon PREYER une description complète de l'adaptation de chaque organisme à son milieu et de sa survie dans ce milieu.

C'est là un domaine qui, bien que d'importance essentielle pour l'étude de l'évolution des organismes, n'est pas celui des caractères systématiques des groupes du système naturel des êtres vivants. Ces caractères se maintiennent en effet constants à travers une série plus ou moins étendue de variations d'autres caractères parmi lesquels sont ceux qui différencient les espèces d'une même unité systématique habitant des milieux différents. L'histoire des fonctions souhaitée par PREYER doit donc se distinguer nettement de la notion de phylogénie, encore qu'il soit possible qu'on puisse un jour en formuler des lois qui viendraient éclairer de multiples aspects de la phylogénie. Il n'est pas douteux que, dans de nombreux exemples, la connaissance de la physiologie comparée ait éclairé l'histoire des fonctions, comme PREYER le souhaitait. On en peut donner comme exemple, l'histoire de la fonction de locomotion dans le passage des Vertébrés de la vie aquatique à la vie terrestre, ainsi que REDFIELD l'a souligné. Les morphologistes ont étudié en détail l'évolution de l'appendice pentadactyle et ont mis en évidence les transformations situées au niveau de l'appareil osseux et de l'appareil musculaire. Nous sommes maintenant éclairés sur les mécanismes nerveux très complexes qui contrôlent non seulement le mouvement des membres, mais la relation de leur position avec celle de l'organisme lui-même. «Le fait», écrit ALFRED REDFIELD, «que la nageoire du poisson est en ordre principal un organe d'équilibration plutôt qu'un organe de locomotion, est de la plus haute importance, car il montre que, longtemps avant que les problèmes de la station debout et de la course ne se soient posés aux Vertébrés terrestres, les mécanismes neurologiques de la coordination posturale étaient réalisés dans les appendices conjugués». Si le problème de la morphologie comparée est essentiellement un problème d'homologies, celui de la physiologie comparée est essentiellement un problème d'analogies. C'est la raison pour laquelle la physiologie comparée, si riche d'enseignements dans l'étude des catégories subspécifiques, ne peut nous éclairer sur l'évolution des catégories supérieures.

Quant à la physiologie générale, si elle était pour CLAUDE BERNARD, et après lui pour MAX VERWORN, l'étude des phénomènes communs à tous les êtres vivants, et ensuite pour BURDON-SANDERSON et pour BAYLISS, l'étude des «endowments» de la matière vivante, elle est devenue

pratiquement, comme HUGH DAVSON le soulignait récemment: «the study of those aspects of living materiel that show some immediate prospect of being described in terms of the known laws of physics and chemistry», définition qui rejoint celle de CLAUDE BERNARD: «La physiologie générale se trouve ainsi ramenée à être la science expérimentale qui étudie les propriétés de la matière organisée et explique les procédés et les mécanismes des phénomènes vitaux, comme la physique et la chimie expliquent les procédés et les mécanismes des phénomènes minéraux». Ne disait-il pas aussi, dans un propos que DASTRE nous a transmis: «La physiologie générale, c'est la physique et la chimie de la matière vivante»?

Dès les débuts de la biochimie, certains de ses adeptes ont orienté leurs études vers les aspects comparatifs de cette science. En 1886, KRÜKENBERG leur donnait une grande place dans ses *Vergleichend-physiologische Vorträge*, malheureusement entachés à la fois d'un désagréable esprit de polémique et d'un regrettable manque d'esprit critique: deux caractères dont l'association n'était pas faite pour attirer la confiance. Peu d'années après survint un désastre affreux: la publication de la *Physiology of Invertebrata* (1892), de GRIFFITHS. On n'aurait pas fait mieux si on avait délibérément voulu déshonorer la jeune science. Il est charitable envers la mémoire de son auteur d'admettre que la profusion de données non confirmées par la suite et publiées dans cet ouvrage ont eu pour origine un manque de compétence technique. En 1903, à la suggestion de DOHRN, OTTO VON FÜRTH publie sa *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere* dont le but est non seulement de rassembler les données d'ordre chimique acquises jusque-là au sujet des Invertébrés, mais aussi d'en faire la critique et le groupement sous une forme synthétique. L'auteur voit dans son livre un stimulus au traitement plus général des problèmes biochimiques. Son plan est celui d'une étude de la diversité chimique des Invertébrés, ordonnée selon une série de chapitres intitulés: le sang, la respiration, la nutrition, l'excrétion, les poisons animaux, les sécrétions, les muscles, les substances de soutien, les pigments des tissus, les substances de réserves et les constituants des cendres, les produits des glandes sexuelles, les relations d'ordre chimique avec le milieu. Sous chaque titre sont considérés successivement les aspects présentés par chacun des phyla des Invertébrés. En fait c'est la notion physiologique de fonction, reposant sur le couple substratum-objet qui règne dans le traité de VON FÜRTH, œuvre de chimie physiologique que dominant les analogies, sans référence à l'évolution des catégories systématiques ou à la similitude biochimique de leurs membres. La même tendance est celle qu'on trouve dans *An introduction to Comparative Biochemistry* d'ERNEST BALDWIN, publiée pour la première fois en 1937 et dont la troisième édition a paru en 1949. «... The task of the biochemist», écrit BALDWIN dans la préface de son livre, «is after all, the study of the physicochemical processes associated with the manifestations of what we call life – not the life of some particular animal or group of animals, but life in its most general sense. From this point of view a starfish or an earthworm, neither of which has any clinical or economic importance

per se, is as important as any other living organism and fully entitled to the same consideration, and unless such forms do receive considerably more attention than is accorded to them at present, biochemistry, as yet hardly out of its cradle, will assuredly develop into a monster». Les analogies tiennent une grande place dans le livre de BALDWIN qui est essentiellement construit sur les catégories de la chimie physiologique, comme l'était l'ouvrage de VON FÜRTH. Cependant dans un des chapitres, consacré à la distribution des phosphagènes, et bien que l'analogie soit le fil conducteur de ce chapitre, dont la conclusion est que partout où nous trouvons des muscles, nous trouvons un phosphagène, un problème de phylogénie est évoqué: quels arguments la biochimie comparée peut-elle apporter pour aider à résoudre l'énigme de l'origine des Vertébrés? Discutant un tableau de la distribution des phosphagènes chez les animaux, BALDWIN écrit: «of all the many Invertebrates and "border line" animals studied, two groups and two only have been found to contain creatine phosphoric acid, and these were precisely the two which would be expected to ally themselves most closely with the Vertebrates, namely the Echinodermata and Enteropneusta. The classical morphological evidence thus receives support from a rather unexpected source, the work of the comparative biochemist». Cet exemple, dont les recherches ultérieures n'ont pas confirmé le bien-fondé, souligne bien la nécessité de l'établissement dans le domaine des incidences du progrès de la biochimie comparée sur nos connaissances relatives à la systématique et à la phylogénie, d'une méthode et de concepts bien définis.

II. *L'extension de la biosphère et l'évolution biochimique*

Chaque organisme est un chaînon d'une chaîne alimentaire dont le début varie selon les associations d'êtres vivants. Dans une mare, les bactéries et les autres microorganismes constituent le point de départ de la chaîne. Les Crustacés se nourrissent de microorganismes et sont eux-mêmes un aliment pour les insectes aquatiques qui mangent les poissons. Les cadavres de ces derniers servent d'aliments aux bactéries. Les animaux qui se nourrissent de végétaux sont eux-mêmes la proie d'animaux carnivores, eux-mêmes consommés par d'autres carnivores. Ce tableau des chaînes alimentaires montre que les macromolécules des cellules d'un organisme peuvent servir de nourriture à d'autres, qui commencent par les hydrolyser grâce à l'arsenal d'hydrolases très généralement répandu dans la biosphère. Une portion de la biosphère alimente ainsi dans une autre portion les réactions génératrices d'ATP et de matériaux servant aux biosynthèses, et ces réactions présentent dans l'ensemble de la biosphère une remarquable unité.

Si la biosphère recourait uniquement à la méthode consistant à fournir la matière d'un de ses territoires pour l'alimentation d'un autre territoire, la vie irait s'éteignant progressivement et s'abolirait elle-même en un temps très court. En certains points de la biosphère s'opèrent des

entrées de matière et des entrées d'énergie et, d'autre part, le sol et les eaux sont les tombeaux naturels des plantes et des animaux. Dans ces régions de la biosphère et de l'hydrosphère, la matière biosphérique retourne au monde inorganique, par l'action des microorganismes. Ces derniers eux-mêmes s'autolysent lorsque les conditions défavorables interrompent leur multiplication. Les cycles des entrées et des sorties s'insèrent dans le métabolisme de la biosphère, et sont les facteurs de la régulation de sa masse et de la distribution de cette dernière à la surface du globe. Chaque secteur de la biosphère, composé par une communauté d'organismes occupant une niche écologique, est en unité fonctionnelle avec le milieu. Dans un milieu terrestre tel qu'un sol habité par des organismes, un écosystème peut subsister s'il est composé de producteurs, de décomposants et de transformateurs. Un tel écosystème peut être composé par exemple par des bactéries autotrophes (producteurs), des bactéries attaquant les cadavres de ces dernières (décomposants), et de bactéries (transformateurs) transformant les substances inorganiques résultant de l'activité des décomposants en substances (nitrates, sulfates, etc.) utilisables par les producteurs.

La biosphère a sans doute, au cours de son histoire, traversé une période au cours de laquelle sa masse était relativement faible et sa nature uniformément monocellulaire, et c'est l'une des raisons qui confèrent un intérêt particulier aux travaux d'écologie microbienne. L'expansion de la biosphère s'est vraisemblablement accomplie par le développement d'organismes pluricellulaires et par l'accroissement du volume des autotrophes tels que les végétaux, accroissement lui-même limité par celui du volume des consommateurs: herbivores consommant les plantes vertes, carnivores primaires mangeant les herbivores, carnivores secondaires consommant les carnivores primaires, etc.

Au cours de son extension, la biosphère s'est donc différenciée et cette différenciation, traduite par la diversité biochimique des organismes, présente un ordre qui est la condition de l'intégration et de la régulation du métabolisme de la biosphère. L'un des aspects de l'ordre de la nature à travers la diversité biochimique des organismes est représenté par ce qu'on appelle encore l'évolution biochimique. Quelle que soit la signification qu'on donne aux arbres phylogénétiques de la classification naturelle dressés par les taxonomistes, on peut convenir que tout changement biochimique constaté de long d'un rameau de ces arbres peut être tenu pour un fait d'évolution biochimique reposant sur la comparaison d'un aspect plus primitif et d'un aspect plus spécialisé. Par la collection des faits d'évolution biochimique ainsi conçus, on peut espérer arriver à comprendre la méthode selon laquelle la biosphère a pu s'étendre, reposant d'une part sur une prédominance des entrées sur les sorties (des biosynthèses sur les dégradations), dans la biosynthèse *in toto*, et d'autre part sur la réalisation d'une diversité biochimique assurant la colonisation des divers biotopes tout en maintenant l'existence d'un métabolisme de la biosphère en relations d'échanges avec le monde inorganique.

III. Evolution des constituants biochimiques

Pour considérer les aspects de l'évolution des organismes sous l'angle de la biochimie, il importe de définir quelques concepts utiles.

Isologie. On appellera *isologues* les unités biochimiques, molécules ou macromolécules, présentant des liens de parenté chimique. Les cytochromes, la peroxydase, la catalase, l'hémoglobine, la chlorocruorine sont isologues parce que ces structures chimiques sont des dérivés d'hèmes. L'isologie est maximum dans le cas des hémoglobines de deux chiens de la même portée, moindre si on considère l'hémoglobine du chien et celle du chacal, moindre encore si on considère l'hémoglobine d'un chien et celle d'un cheval. Dans tous ces cas, l'hème est identique, c'est le protohème, les degrés d'isologie étant dépendants de la nature de la globine. L'isologie est moindre encore dans le cas d'une hémoglobine et d'une catalase, les portions protéiques étant plus différentes que dans le cas de deux hémoglobines. Un autre cas d'isologie moins marquée que celle de deux hémoglobines est fourni par l'hémoglobine et la chlorocruorine, dans lesquelles les hèmes sont différents. Comme on le voit, il y a une grande variété de degrés d'isologie, toujours précisables en termes de chimie organique, l'isologie étant un concept purement chimique.

Analogie. On appellera *analogues* les unités biochimiques jouant le même rôle dans un système biochimique. La phosphocréatine et la phosphoarginine des systèmes glycolytiques musculaires, respectivement chez les Mammifères et chez les Crustacés, par exemple, sont analogues. Des unités biochimiques analogues peuvent aussi être isologues, comme c'est le cas par exemple pour une hémoglobine sanguine et une chlorocruorine sanguine: toutes deux sont des transporteurs d'oxygène. Mais elles peuvent ne pas l'être: une hémoglobine sanguine et une hémocyanine sont analogues, mais elles ne sont pas isologues.

Lorsque nous sommes informés au sujet de la position systématique relative d'une série d'espèces, et au sujet des relations d'isologie et l'un ou l'autre de leurs constituants biochimiques, il est possible de tirer des conclusions relatives à l'évolution biochimique de ces constituants. Prenons l'exemple du transporteur d'oxygène des Chlorhémides, des Sabelloides et des Serpulides, la chlorocruorine. Ce transporteur se trouve dans le sang de trois familles d'Annélides polychètes. Les Chlorhémides sont des Spionides, catégorie systématique qui groupe, parmi les Annélides polychètes sédentaires, lesquelles descendent des Annélides polychètes errantes, les formes dont le lobe préoral n'est pas enfoncé dans le premier segment du métasome, se nourrissant de plancton flottant qu'ils attirent au moyen d'antennes postérieures en forme de longues palpes parcourues par une gouttière ciliée. Ils vivent dans le sable ou la vase et sécrètent un tube membraneux recouvert d'une fine couche de boue. Les Chlorhémides sont des Spionides ayant perdu en grande partie les dissépiments et même la segmentation externe. Leur sang est vert, et leurs palpes sont rabattues vers l'avant. Aux Spionides se rattachent les Annélides cryptocéphales, à lobe préoral enfoncé dans le premier segment du tronc,

mais à appendices creux comme ceux des Spionides. Sédentaires et tubicoles, les Cryptocéphales comportent deux subdivisions, les Sabellariides qui, bien que sédentaires et microphages, ont conservé l'antenne impaire, et les Sabelliformes qui n'ont que les antennes paires et dont les palpes forment un panache en corolle multicolore. Les Sabelliformes se divisent en Sabellides, à tube muqueux, membraneux ou corné, et en Serpulides, à tube calcaire.

Les sangs des Spionides autres que les Chlorhémides sont colorés en rouge par l'hémoglobine. Quant aux Sabellariides, dont un des genres est *Sabellaria*, leur sang est chargé d'hémoglobine. Chez les Sabelliformes, encore appelés Serpuliformes, la chlorocruorine est le pigment sanguin caractéristique. Tous les Sabellides étudiés jusqu'ici la contiennent. Chez les Serpulides le sang des espèces du genre *Serpula* contient à la fois chlorocruorine et hémoglobine et dans le genre *Spirorbis*, une espèce, *S. borealis*, a un sang coloré par la chlorocruorine, une autre, *S. corrugatus*, a comme pigment sanguin l'hémoglobine et une troisième, *S. militaris*, a un sang incolore. Fox (1949) n'a pas trouvé de chlorocruorine dans les tissus ou le liquide coelomique des formes ayant de la chlorocruorine dans le sang et il n'est pas douteux que la synthèse de la chlorocruorine est, chez les formes qui la possèdent, une variante de la synthèse d'hémoglobine telle qu'elle s'opérait chez leurs ancêtres Annélides possédant le système de cette synthèse. La chlorocruorine est d'ailleurs un isologue proche de l'hémoglobine des Annélides, dont elle a de nombreux caractères. L'hème de la chlorocruorine, le chlorocruorohème, ne diffère de la protophorphyrine que par un détail, l'oxydation du groupement vinyle 2. Quant à la portion protéique, elle est très proche de celle des hémoglobines d'Annélides comme le montrent les chiffres relatifs au point isoélectrique, au poids moléculaire et à la composition en acides aminés, réunis dans le tableau I :

Tableau I

	Point isoélec- trique	Poids molé- culaire × 17000 (+)	Teneur en acides aminés			
			Cystine %	Arginine %	Histidine %	Lysine %
Hémoglobine de cheval ..	6.78 ¹	4	0,74	3,57	8,13	8,31
Hémoglobine de lombric .	5.28 ²	192	1,41	10,07	4,68	1,73
Hémoglobine d'arénicole .	4.76 ³	192	4,08	10,04	4,03	1,85
Chlorocruorine de <i>Spirographis</i>	4.3 ⁴	192	1,64	9,64	2,38	3,64

¹ D. D. VAN SLYKE, A. B. HASTINGS, M. HEIDELBERGER et J. M. NEILL, *J. Biol. Chem.*, 54, 81 (1922).

² T. SVEDBERG, *J. Biol. Chem.*, 103, 311 (1933).

³ K. O. PEDERSEN, *Koll. Z.*, 63, 268 (1933).

⁴ T. SVEDBERG, *Proc. Roy. Soc., Ser. B.*, 127, 1 (1939).

⁵ J. ROCHE et G. JEAN, *Bull. Soc. Chim. biol.*, 16, 769 (1934). — J. ROCHE et M. MOURGUE, *Bull. Soc. Chim. biol.*, 23, 1329 (1941).

Dans le cas de la chlorocruorine, nous avons une entité chimique isologue pas rapport à l'hémoglobine et présente dans des catégories systématiques dont la morphologie comparée nous montre la relation phylogénique avec d'autres catégories dont les membres ont un sang qui contient de l'hémoglobine. On peut ici parler d'évolution d'une unité biochimique. Dans les cas de ce genre on a non seulement isologie, mais isologie phylogénique, ou encore, pour reprendre un terme autrefois proposé par LANKESTER, *homogénie*.

Parallélisme biochimique

Quand des constituants biochimiques isologues sont présents dans des catégories systématiques qui n'ont pas de relations phylogéniques, on dira qu'il y a parallélisme. L'apparition d'hémoglobine chez les Mollusques et chez les Echinodermes est un exemple de parallélisme. En fait les parallélismes sont des témoignages de l'unité de plan biochimique des organismes.

Convergence biochimique

Quant des constituants biochimiques sont analogues sans être isologues, comme c'est le cas pour l'hémoglobine et l'hémocyanine, on dira qu'il y a convergence biochimique.

Evolution hétéromorphique

L'isologie phylogénique que présentent les chlorocruorines et les hémoglobines d'Annélides fournit un exemple de ce qu'on peut appeler une évolution hétéromorphique, traduite par l'acquisition d'un constituant modifié, d'une isologie moins complète. Les hémoglobines à affinité forte pour l'oxygène apparaissent aussi comme plus primitive que les hémoglobines à affinité faible, et c'est là une évolution hétéromorphique de leur constituant protéique.

Chez les animaux supérieures, la dissociation de l'hémoglobine varie avec son oxygénation. L'oxygénation de l'hémoglobine déplace son point isoélectrique: chez le cheval, par exemple, alors que le point isoélectrique de l'hémoglobine réduite correspond au pH 6.78, celui de l'oxyhémoglobine correspond au pH 6.65. Au pH isoélectrique l'hémoglobine fixe des quantités équivalentes, assez faibles, d'acides et de bases, mais le pH régnant dans les hématies étant alcalin par rapport au point isoélectrique, l'hémoglobine s'y trouve à l'état de sel, en combinaison avec des bases.

Au pH du sang, l'hémoglobine se comporte comme un acide polyvalent disposant d'au moins cinq groupements acides par atome de fer.

L'oxyhémoglobine du cheval dont le point isoélectrique correspond au pH 6.65, contient, entre autres, une fonction acide (ou un groupe de fonctions) faiblement dissociée dont le $pK=6.16$. Cette fonction, dans les hématies du sang oxygéné de cheval dont le pH est égal à 7.1, est en grande partie saturée par des bases. L'hémoglobine présente un caractère moins acide, puisque son point isoélectrique est au pH 6.8. Cette modification du point isoélectrique par suite de la variation d'oxygénation est due à une forte diminution de la dissociation des groupements acides

voisins du groupement oxygénable. Leur pK passe de 6.16 à 7.80. Lorsqu'une telle transformation se produit dans un milieu dont le pH ne varie pratiquement pas, elle comporte la libération des bases fixées à cette fonction. Le fait que la réduction du sang relève la courbe d'absorption du CO₂, connu sous le nom d'«effet Haldane», apparaît comme un caractère d'évolution de l'hémoglobine au niveau de son constituant protéique et par conséquent un fait d'évolution hétéromorphique. On ne le décèle pas, en effet, dans le sang de la raie, de la roussette *Mustelus canis* ou de l'Echiurien *Urechis caupo* qui contiennent des hémoglobines dont la dissociation ne varie pas avec l'oxygénation.

L'évolution hétéromorphique des protéines est évidemment comme l'indiquent déjà les exemples ci-dessus, un aspect essentiel de l'évolution des organismes. Des travaux récents, permettant de saisir plus clairement les aspects hétéromorphiques de protéines plus ou moins isologues, ouvrent des perspectives nouvelles à ces études.

Les poids moléculaires des hémoglobines de Vertébrés se situent dans le voisinage de 65 000 g par mole. Ces molécules sont vraisemblablement formées de deux systèmes de trois chaînes peptidiques. La nature des séquences N-terminales d'une série d'hémoglobines est indiquée dans le tableau II. Elle montre une similitude en ce qui concerne une chaîne fondamentale commune, et une addition d'autres chaînes dans différents cas.

Tableau II (OSAWA et SATAKE, 1955)

Espèces	Séquences N-terminales		
Cheval, porc	Val. Leu.	Val. Gly.	Val. Glu. (Leu.)
Chien	Val. Leu.	Val. Gly.	Val. Asp.
Bœuf, chèvre, mouton	Val. Leu.	Met. Gly.	
Cobaye	Val. Leu.	Val. Ser.	Val. Asp.
Lapin, serpent	Val. Leu.	Val. Gly.	
Poule	Val. Leu.		

Il serait précieux de pouvoir suivre au niveau des tissus homologues, dans toutes les lignées phylétiques, les étapes de l'évolution biochimique de chacune des espèces de macromolécules qui constituent leurs cellules. Mais nos connaissances dans le domaine de la biochimie comparée sont loin de permettre de formuler une telle filiation. D'autre part, dans le domaine de la phylogénie, les lacunes laissées dans la filiation même des séries sont immenses et le monde actuel des êtres vivants présente sous ce rapport de telles solutions de continuité qu'elles conduisent certains auteurs à nier la notion même de l'évolution. Il est fréquent de constater la présence de constituants biochimiques dans un groupe défini de la classification sans qu'on puisse soumettre à l'étude biochimique un groupe qui puisse lui être assigné avec certitude comme un prédécesseur immédiat dans la sériation phylétique. Les lignes générales de la phylogénie peuvent aussi servir à définir le caractère plus ou moins primitif ou spécialisé d'un constituant biochimique.

W. BERGMANN a par exemple souligné le fait, visible dans le tableau III, de l'existence d'une différence nette entre le matériel soluble dans les solvants des graisses, chez les Vertébrés et les Invertébrés: le fait de la plus grande portion de constituants insaponifiables chez ces derniers.

Tableau III (W. BERGMANN, 1949)

Distribution de la portion insaponifiable des lipides des animaux		
Phyla ou classes	% de l'insaponifiable par rapport aux lipides totaux	Nombre d'exemples
Protozoa	35	2
Porifera	37	45
Coelenterata	35	16
Nemathelminthes	25	1
Annelida	22	7
Crustacea	16	14
Myriapoda	21	1
Insecta	7	31
Mollusca (marins)	13	18
Echinodermata	19	10
Chordata	1,2	50

D'autre part, considérant la distribution des stérols chez les animaux, BERGMANN note le fait que la plus grande diversité de stérols s'observe chez les groupes les plus primitifs et aboutit chez les plus spécialisés à l'utilisation presque exclusive du cholestérol (tableau IV).

Tableau IV (BERGMANN, 1949, 1952)

Phyla et classes	Distribution des stérols chez les animaux Principaux stérols
Porifera	cholestérol, cholestanol, clionastérol, poriférostérol, chalinastérol, néospongostérol, chondrillastérol, haliclonaastérol, aptostanol et d'autres
Coelenterata	cholestérol, clionastérol, chalinastérol, palystérol et d'autres
Annelida	cholestérol
Arthropoda	cholestérol
Mollusca	
Pelecypoda	chalinastérol, brassicastérol, corbistérol, cholestérol et d'autres
Gastropoda	cholestérol
Cephalopoda	cholestérol
Echinodermata	
Asteroidea	stellastérol
Holothuroidea	stellastérol
Echinoidea	cholestérol
Protochordata	cholestérol
Chordata	cholestérol

Parmi les stérols des groupes animaux les moins spécialisés, on trouve des corps en C_{28} ou C_{29} . Les stérols de cette nature diffèrent sous le rapport du degré et du type d'insaturation, sous le rapport de la nature du radical fixé en C-24, etc. (BERGMANN, 1952). D'autre part, il résulte d'une série d'études de HASLEWOOD et collaborateurs, que chez des Poissons téléostéens ou élasmobranches, chez des Amphibiens, chez des crocodiles et des alligators, chez un lézard, chez des Chéloniens et chez certains Oiseaux, on trouve dans la bile des sels biliaires contenant des alcools et des acides en C_{27} , C_{28} (ou éventuellement en C_{29}), tandis que chez des serpents et des Mammifères, on n'a pas trouvé de substances de cette catégorie. Par contre, la présence d'acides biliaires en C_{24} a été mise en évidence chez les serpents, les Poissons téléostéens, les Mammifères et les Oiseaux, mais non chez les Elasmobranches, les Batraciens ou les Reptiles, tels que les Crocodiliens et les Chéloniens.

D'une manière générale, les sels biliaires en C_{27} , C_{28} et éventuellement C_{29} accompagnent donc une position phylogénique plus primitive que celle, plus spécialisée, des organismes animaux ayant des sels biliaires de C_{24} .

Un autre aspect lié à la conception générale de la phylogénie est le fait, mis en évidence par COMFORT, que le dépôt d'uroporphyrine dans les coquilles est répandu surtout parmi les Archaeogastropoda les moins spécialisés. Et on pourrait en citer beaucoup d'autres.

IV. Evolution des systèmes biochimiques

Dans ce qui précède, nous avons considéré les constituants d'un organisme animal, c'est-à-dire l'aspect d'agrégats de macromolécules et de molécules organiques qu'il présente. Mais évidemment ce sont là des résultats de la mise en jeu de système biosynthétiques, et dans la descendance avec modification que représente par exemple le remplacement d'une hémoglobine par une chlorocruorine, le changement est situé au niveau du système biosynthétique qui produit le transporteur d'oxygène. Il est donc situé au niveau d'un système enzymatique, c'est-à-dire, d'un système de macromolécules dont la nature est contrôlée dans chaque cas par un gène, lui-même étant éventuellement l'objet d'une évolution hétéromorphique et d'une réduction de l'isologie de ses nucléoprotéines avec celles de ses ancêtres. Si nous admettons que le schéma de la photosynthèse est une variante métabolique du cycle des pentoses, la photosynthèse dans son aspect de réduction du CO_2 sera tenue pour un système plus spécialisé que le cycle des pentoses. S'il est vrai d'ailleurs que la biosphère à ses débuts était dépourvue de CO_2 , la photosynthèse n'a pu apparaître qu'après la libération de cette substance par les volcans et par le métabolisme primitif. S'il est vrai que la présence d'oxygène dans l'atmosphère terrestre a dépendu de la photosynthèse, la respiration est un aspect biochimique plus spécialisé que l'aspect constitué par la glycolyse et par le cycle des pentoses. Mais cela est du domaine de la

préhistoire biochimique et par conséquent forcément spéculatif. Dans la biosphère actuelle, nous sommes devant ce qui reste des archives de la diversification du schéma général actuel de la biochimie cellulaire, laquelle a été évidemment précédée de systèmes plus primitifs et aujourd'hui disparus. Les exemples qui suivent montrent divers aspects de l'évolution des systèmes biochimiques chez les animaux.

a) Spécialisation par modifications quantitatives ou topographiques

La digestion extracellulaire comparée à la digestion intracellulaire implique une spécialisation dans le sens d'une biosynthèse relativement considérable d'enzymes rejetés dans la lumière du tube digestif et constamment renouvelés. La digestion intracellulaire constitue la forme primitive. Elle est la forme exclusive de la digestion chez les Spongiaires.

Comme YONGE l'a souligné, un exemple très démonstratif des relations entre le système de la digestion intracellulaire et celui de la digestion extracellulaire nous est fourni par les Mollusques: on trouve chez eux toutes les étapes entre une digestion presque exclusivement intracellulaire et une digestion extracellulaire totale, reposant sur la sécrétion de solutions de protéines enzymatiques dans la lumière du tube digestif. De manière générale, les Lamellibranches se nourrissent par des mécanismes ciliaires assurant la collection de fines particules, principalement de phytoplancton. La seule phase extracellulaire de la digestion est chez eux une action amylasique, les autres actions enzymatiques étant intracellulaires. Parmi les Gastéropodes herbivores (les Pulmonés exceptés), on peut reconnaître, comme le fait YONGE, deux groupes: ceux qui possèdent un style cristallin et ceux qui n'en possèdent pas. Chez les premiers, comme par exemple les Streptoneures, les conditions sont très analogues à celles qu'on observe chez les Lamellibranches, et l'amylase est le seul enzyme extracellulaire, les diverticules digestifs étant des organes sécrétants. Le second groupe de Gastéropodes herbivores, ceux qui n'ont pas de style cristallin, comme c'est le cas chez les Tectibranches et les Nudibranches, montrent une grande diversité et dans certains cas la présence d'une protéase dans le suc présent dans la lumière du tube digestif. Quant aux Gastéropodes carnivores, tels que Murex, on trouve toujours dans la lumière de leur tube digestif une protéase active sécrétée par les diverticules digestifs. Au niveau de ces derniers il y a d'ailleurs aussi une digestion intracellulaire. Les glandes salivaires sécrètent d'autre part une amylase. Chez les Pulmonés, tels que l'escargot, les processus hydrolasiques sont presque totalement extracellulaires. Seule l'hydrolyse des protéines est intracellulaire.

Chez les Céphalopodes, la digestion est exclusivement extracellulaire et la digestion intracellulaire a disparu.

b) Spécialisation par acquisition de constituants nouveaux résultant d'une évolution hétéromorphique

Un système enzymatique peut au cours de l'évolution de la différenciation des cellules qui le contiennent, être l'objet d'une spécialisation

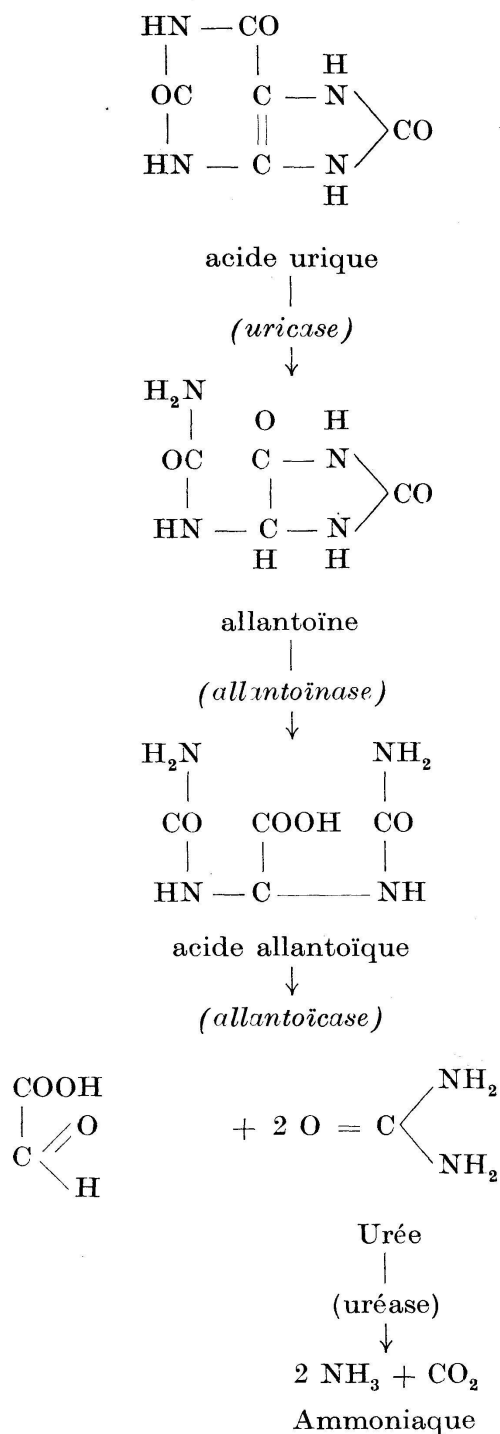


Fig. 1. Le système enzymatique de l'uricolyse

d'ordre nouveau. Les serpents, par exemple, ne mélangent pas leurs proies avec des sécrétions digestives au cours d'une opération de dilacération. Ils avalent leur proie après l'avoir injectée d'une sécrétion amorçant les phénomènes hydrolasiques. Dans les formes les moins spécialisées, comme c'est par exemple le cas pour les *Colubridae opisthoglyphae*, une simple dent à sécrétion apparaît à l'arrière de la mâchoire supérieure, servant à l'injection dans la proie d'une sécrétion dont la signification

est uniquement digestive. Dans les formes plus spécialisées, cet organe, par suite de la réduction de la longueur du maxillaire dans la phylogénie, se rapproche de la région antérieure de la cavité buccale et devient un organe agressif et défensif, comme c'est le cas chez les *Colubridae proteroglyphae* et plus encore chez les *Viperidae*.

L'origine digestive de la sécrétion est encore attestée par la présence, dans les venins de serpents, d'hydrolases telles que protéases, peptidases, phosphatases, estérases, et lécithinases. La spécialisation nouvelle se traduit par la présence d'hyaluronidase, qui assure la diffusion du venin, et par la présence de substances hautement toxiques (voir ZELLER, 1948).

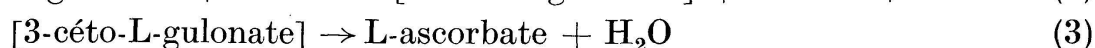
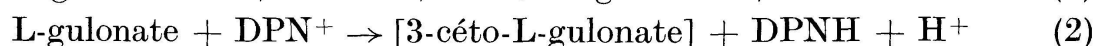
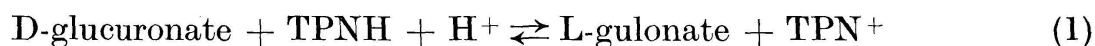
Un autre exemple de modification d'un système ancien par addition d'un constituant nouveau est fourni par le système de l'uréogénèse, dans la cellule du parenchyme hépatique des Vertébrés uréotéliques. Ce système apparaît comme une spécialisation due à l'addition de l'arginase au système enzymatique de la biosynthèse de l'arginine.

c) Spécialisation par perte de constituants

Un système enzymatique peut se spécialiser, non seulement par l'acquisition d'enzymes nouveaux, mais aussi par la perte de certains de ceux qui le composent. Un exemple est fourni par le système enzymatique de l'uricololyse. La forme la plus complète de ce système, observée par exemple chez les Crustacés marins, est représentée dans la fig. 1.

La plupart des insectes ne poussent l'uricololyse que jusqu'au stade d'acide urique. La forme du système enzymatique de l'uricololyse des insectes se caractérise par rapport à la forme plus primitive des Crustacés par la perte de l'uréase, de l'allantoïcase, de l'allantoïnase et de l'uricase. Le système enzymatique de la puricololyse comporte l'uricase, l'allantoïnase et l'allantoïcase chez les Batraciens, tandis qu'il ne comporte que l'uricase chez les Mammifères, à l'exception des Primates qui ont perdu toute la série des enzymes, de même que les Reptiles terrestres et les Oiseaux.

L'évolution avec perte d'enzymes peut avoir des localisations différentes selon les rameaux phylétiques. Un exemple est fourni par la biosynthèse de l'acide ascorbique. Les cellules animales accomplissant cette biosynthèse le font par le moyen de trois enzymes ou systèmes enzymatiques catalysant les étapes suivantes



La réaction (1) est une réduction de glucuronate en présence d'une déshydrogénase spécifique (enzyme I) dont le coenzyme est le TPN. Dans la réaction (2), le gulonate est déshydrogéné en présence d'un autre enzyme spécifique, l'enzyme II, dont le coenzyme est le DPN. Le produit de la réaction est vraisemblablement le 3-céto-L-gulonate qui dans la

réaction (3), catalysée par le système enzymatique III, est vraisemblablement, par énoisation et lactonisation, transformé en acide L-ascorbique.

La recherche des enzymes de cette biosynthèse chez le rat (GROLLMAN et LEHNINGER, 1957) montre que le foie de cet animal contient les enzymes I, II et III et est par conséquent capable de faire la biosynthèse de l'acide ascorbique. Le rein contient les enzymes I et II, et le myocarde et le cerveau ne contiennent aucun des enzymes de la biosynthèse. Le même tableau se retrouve chez d'autres Mammifères, tels que la souris, le lapin, le chien, le porc et la vache.

La vitesse de destruction de l'acide ascorbique par les tissus homogénéisés est en général plus grande que celle de la réaction (3) mais nettement plus faible que celle dans les réactions (1) et (2).

Chez les animaux qui doivent recevoir dans leur alimentation une fourniture d'acide ascorbique, tels que le cobaye, les singes *Macaca rhesus* et *Macaca irus Philippinensis* et chez l'homme, le foie et le rein contiennent d'actifs enzymes I et II mais il leur manque le système III.

D'autre part, chez deux Oiseaux, le poulet et le pigeon, et chez une tortue, GROLLMAN et LEHNINGER trouvent le système complet dans le rein, tandis que le foie ne contient que les enzymes I et II. Comme la recherche des enzymes n'inclut pas dans ce qui précède la préparation de l'enzyme pur, il est possible que ce qui apparaît comme un manque d'enzyme soit en réalité un fait d'inhibition ou qu'une autre chaîne métabolique entraîne vers une voie différente le 3-céto-L-gulonate ou encore que les coenzymes soient modifiés quant à leur biosynthèse ou à leur topochimie.

d) Introduction d'un constituant biochimique ancien dans un système nouveau

Une forme fréquente de l'évolution des systèmes enzymatiques et de leurs systèmes associés (substrats, enzymes, coenzymes, régulateurs hormonaux, etc.) est l'introduction d'un ou plusieurs de leurs constituants dans un système nouveau, plus spécialisé. La rhodopsine, présente dans la rétine des Poissons marins, des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères, représente une spécialisation par rapport à la porphyropsine, plus primitive, des Vertébrés d'eau douce. La rhodopsine est un dérivé de la vitamine A₁, tandis que la porphyropsine est un dérivé de la vitamine A₂. La fonction visuelle des vitamines A est la seule qu'on puisse mettre en évidence chez les animaux autres que les Mammifères et les Oiseaux. Chez ces derniers, elle joue en outre le rôle d'une vitamine, indispensable à la fonction normale des cellules épithéliales. Dans ce dernier fait nous trouvons l'indice du développement d'un système biochimique nouveau dans lequel s'insère un composant biochimique précédemment déjà utilisé dans un autre système. Et le système biochimique de la photoréception au niveau des bâtonnets de la rétine des animaux qui possèdent un œil différencié nous donne un autre exemple de cette forme d'évolution, en ce qui concerne un autre système enzymatique. Au niveau des bâtonnets de la rétine, chez un animal à rhodopsine, le

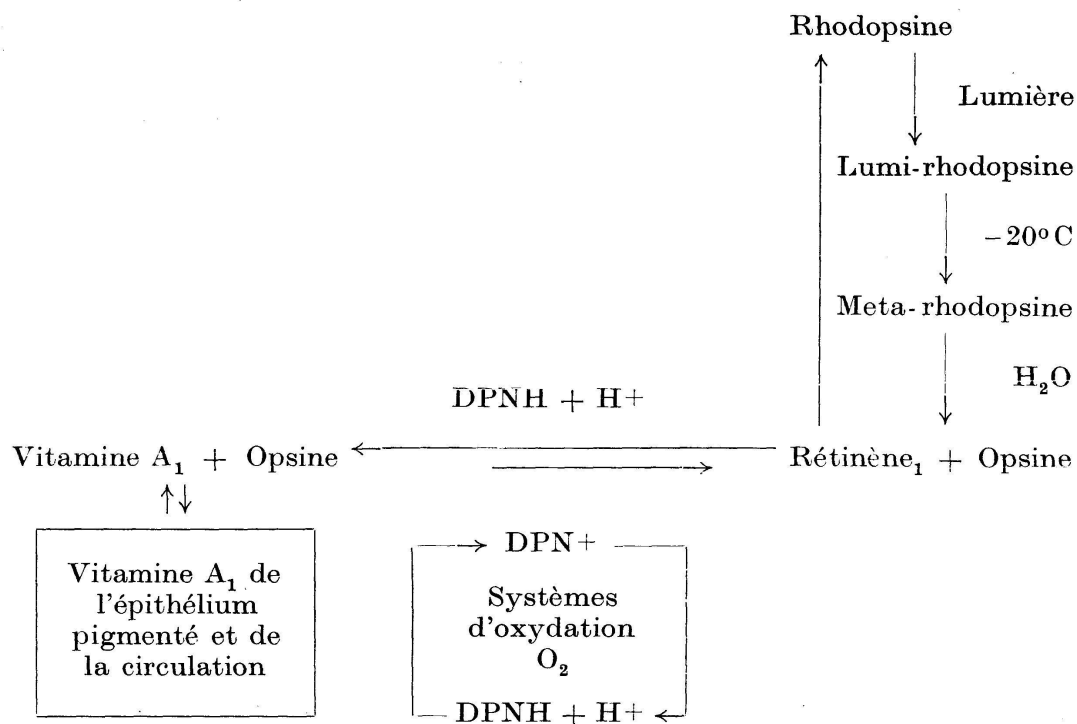


Fig. 2. (G. WALD, 1951). Le système de la rhodopsine

rétinène₁ est le produit d'oxydation (déshydrogénation) de la vitamine A₁. La vitamine A₁, inversement, est le produit de la réduction du rétinène₁. L'enzyme catalysant cette opération a été appelé d'abord rétinène-réductase. Nous savons aujourd'hui que c'est l'alcooldéshydrogénase comme BLISS l'a montré. Cet enzyme universellement répandu trouve ici son insertion dans un nouveau système extrêmement spécialisé (fig. 2).

Les mécanismes de régulation hormonale présentent de nombreux aspects de ces insertions de constituants anciens dans des systèmes nouveaux. La sécrétion lactée, caractérisant une différenciation biochimique d'une catégorie de cellules des Mammifères est déclenchée et contrôlée par la prolactine, produit de la spécialisation biochimique d'une autre catégorie de cellules, celles de l'adénohypophyse. Mais la prolactine est sécrétée par l'adénohypophyse des Poissons, des Amphibiens et des Reptiles. Son intervention au niveau de la sécrétion lactée des Mammifères s'insère donc dans un système biochimique nouveau.

Un autre exemple du même genre est fourni par l'action de la pitocine sur l'utérus des Mammifères. L'hormone existant chez tous les Vertébrés et exerçant chez tous un rôle dans le métabolisme de l'eau, son action sur l'utérus des Mammifères traduit son insertion dans un système plus spécialisé.

e) *Spécialisation d'un système biochimique ancien par introduction d'un constituant d'un autre système ancien*

L'un des aspects importants de l'évolution biochimique des Vertébrés est l'acquisition, au niveau des cellules mésodermiques, de biosynthèses nouvelles de stéroïdes (évolution hétéromorphique) et des systè-

mes enzymatiques que comportent ces biosynthèses. L'un des aspects physiologiques de cette évolution est la régulation ionique résultant de l'action des hormones corticostéroïdes au niveau du tube urinaire. Ce système biochimique établi au niveau de la cellule du tube urinaire, une nouvelle évolution biochimique s'accomplit à son niveau, à partir des Amphibiens, par l'établissement de relations biochimiques avec un autre système déjà existant, celui de la régulation d'origine hypophysaire. L'adaptation à la vie terrestre, telle qu'elle apparaît à partir de certains Amphibiens, tels que le crapaud, dépend en effet d'une réabsorption d'eau commandée par l'intervention de principes hypophysaires au niveau du système biochimique du tube urinaire, dont les principes corticostéroïdes sont des constituants fondamentaux (voir JONES, 1957).

Les exemples que j'ai cités montrent la grande diversité des méthodes de l'évolution biochimique. Une notion qui doit être prise en considération dans ces études, et dont j'ai évoqué un aspect lorsque j'ai rapporté les observations de GROLLMAN et LEHNINGER au sujet du système de la biosynthèse de l'acide ascorbique, est la situation des faits d'évolution biochimique au niveau de la différenciation biochimique des catégories cellulaires. Dans l'exemple cité, l'évolution biochimique se déroule d'une manière différente dans le cas des Mammifères ou dans celui des Reptiles et des Oiseaux, bien que le résultat soit le même du point de vue de l'organisme entier. Néanmoins, on peut reconnaître là deux évolutions différentes de catégories cellulaires, sous le rapport de la différenciation biochimique. Malheureusement nos connaissances sont encore extrêmement faibles dans le domaine de la diversité biochimique d'une catégorie cellulaire déterminée au sein d'un groupe particulier d'organismes.

Bibliographie

- W. BERGMANN: *Sears Found. Journ. of mar. research*, 8, 137 (1949).
W. BERGMANN: *Progr. chem. of fats and other lipids*, 1, 18 (1952).
M. FLORKIN: *L'évolution biochimique*, Paris, Masson, 1944.
A. P. GROLLMAN et A. L. LEHNINGER: *Arch. Bioch. and Biophys.*, 69, 458 (1957).
G. A. D. HASLEWOOD: *Physiol. Rev.*, 35, 178 (1955).
I. C. JONES: *The adrenal Cortex*, Cambridge, Univ. Press (1957).
H. OZAWA et K. SATAKE: *J. Bioch. (Jap.)*, 42, 641 (1955).
G. WALD: *Science*, 113, 287 (1951).
E. ALBERT ZELLER: *Advances in enzymology*, 8, 469 (1948).