

chez des Acariens, et sans doute chez beaucoup d'autres animaux, en s'efforçant de pénétrer dans le temps *T*, les nombreux cas de désécialisation ontogénétique, ou les développements qui montent, pour le même organe, des changements en sens opposés, l'un progressif et l'autre régressif. De tels changements révèlent une dysharmonie des phylogénèses, mais chaque phylogénèse ne comporte de changement que dans un seul sens.

Si par exemple un poil est d'abord bien développé à la stase larvaire, puis réduit à un vestige aux stases nymphales, ou même supprimé, et de nouveau bien développé à la stase adulte, cela ne veut pas dire que la loi de Dollo, sous prétexte de répétition possible, ait des chances d'être en défaut. Cela signifie simplement que ce poil n'a subi une évolution régressive qu'aux stases nymphales.

Si l'on voit des trichobothries aux pattes des larves de Smarinsidés, et aucune trichobothrie à celles de leurs nymphes et de leurs adultes, il ne faut pas se demander pourquoi ces organes disparaissent. Leur disparition dans le temps *t* n'est qu'un effet de dysharmonie. Dans le temps *T* ils n'ont fait qu'apparaître et continuer d'exister (en phylogénèse larvaire), ou bien ils n'ont jamais existé (en phylogénèses nymphale et adulte).

INSTITUT DE FRANCE.  
ACADÉMIE DES SCIENCES.

(Extrait des *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*,  
t. 225, pp. 1047-1050, séance du 1<sup>er</sup> décembre 1947.)

BIOLOGIE. — *L'harmonie et la dysharmonie chronologiques*  
*dans l'évolution des stases*. Note (1) de M. FRANÇOIS GRANDJEAN.

p. 1047

Un animal qui se développe par stases a autant de phylogénèses (ou d'orthogénèses) que de stases, pour chaque sexe. Exprimons cela sous une autre forme en disant que dans le temps phylogénétique *T*, pour chaque sexe, l'animal évolue simultanément à divers *niveaux*, un niveau correspondant à une stase, c'est-à-dire à une valeur repère du temps ontogénétique *t*. J'ai exposé brièvement cette manière de voir dans une Note précédente (2). Les phylogénèses aux divers niveaux sont indépendantes malgré leur liaison par l'ontogénèse, et selon que cette indépendance fondamentale se manifeste ou non, d'une stase à l'autre, au même temps *T*, par des changements qui affectent beaucoup la forme générale, nous pouvons dire, en gros, qu'il y a *dysharmonie* (divergence, désaccord, discordance) ou *harmonie* (parallélisme, accord, concordance) dans l'évolution des stases.

Ainsi évoquée, la notion de dysharmonie ou d'harmonie n'est applicable qu'àux cas extrêmes. Cherchons à la préciser. Alors il ne faut plus parler de l'animal tout entier, mais de chacun de ses caractères. J'admets que le caractère choisi est d'observation directe et facile, qu'il est constant au cours de la vie d'une stase quelconque et que nous savons le reconnaître aux divers niveaux. A chaque niveau il change dans le temps *T* et ses variations sont de plusieurs natures, en général mesurables, qu'elles soient discontinues ou continues.

Souvent aussi il a des variations discontinues qui ne sont pas mesurables, ou qu'il n'est pas nécessaire de mesurer pour les définir, car elles n'opposent, à une éventualité *P*, qu'une seule éventualité *S* exclusive de *P*, sans qu'il y ait aucun cas intermédiaire entre *P* et *S*. J'appelle cela une discontinuité simple ou encore une discontinuité *PS*.

(1) Séance du 24 novembre 1947.

(2) *Comptes rendus*, 225, 1947, p. 612.

Les discontinuités PS sont très communes et très importantes, parce qu'un de leurs cas est la variation présence-absence et que beaucoup de caractères, au cours de l'évolution, apparaissent ou disparaissent brusquement. Désignons par P (primitive) l'éventualité la plus ancienne dans le temps T et par S (secondaire) la plus récente. A un niveau quelconque, si P existe, il devient S ou reste P. Nous n'avons pas à considérer le changement de S à P, soit parce qu'il est impossible (irréversibilité dans le temps T), soit parce que, s'il avait lieu, il constituerait un phénomène sans rapport obligatoire de conséquence avec le changement de P à S, de sorte qu'il faudrait l'étudier à part. Mais il peut arriver qu'à un niveau nous ne rencontrions jamais ni P ni S. Appelons de *carence* un tel niveau.

Ceci posé, il est clair que l'harmonie ou la dysharmonie évolutive d'une discontinuité PS est purement chronologique. Elle consiste seulement dans la manière dont se succèdent, aux divers niveaux  $n_p$ , les époques  $T_p$  correspondantes où se fait le changement brusque de P à S. Je propose donc la définition suivante :

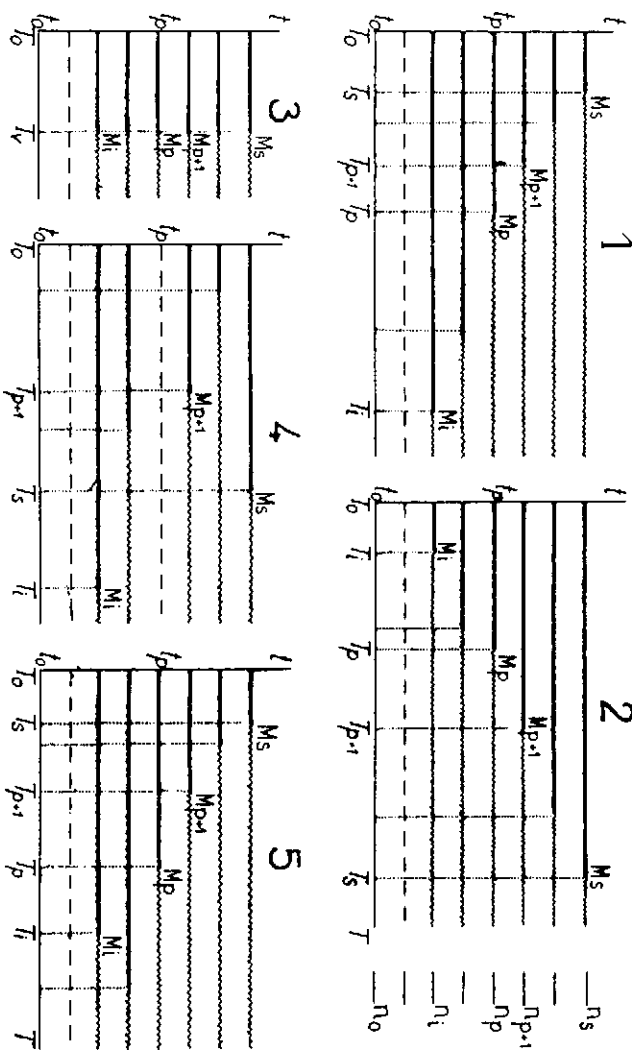
Pour qu'il y ait *harmonie chronologique*, d'un niveau  $n_a$  à un niveau plus élevé  $n_b$ , dans l'évolution d'une discontinuité PS, il faut et il suffit qu'à tous les niveaux  $n_p$  de cet intervalle, les limites comprises, les valeurs de  $T_p$  soient telles que, rangées dans l'ordre des p croissants, elles ne croissent jamais (*harmonie descendante*), ou ne décroissent jamais (*harmonie ascendante*), ou encore ne changent pas (*harmonie verticale*).

L'harmonie chronologique est réalisée aux mêmes conditions pour tout le développement lorsque  $n_b$  est le niveau supérieur,  $n_a$  celui de l'adulte, et que  $n_a$  est le niveau le plus inférieur  $n_i$  (niveau de base) pour la discontinuité que l'on étudie.

Les diagrammes 1 à 3 représentent les trois cas d'harmonie chronologique dans un intervalle  $n_i$  —  $n_r$ . Le temps T y est porté en abscisse et le temps t en ordonnée. Les niveaux n sont des droites horizontales.  $M_p$  représente la discontinuité au niveau  $n_p$  quelconque. C'est un point d'abscisse  $T_p$ . Un temps  $t_p$  correspond à chaque niveau  $n_p$ . La ligne horizontale, de part et d'autre de  $M_p$ , est dessinée de deux manières (un trait fort à gauche, un trait tremblé à droite), pour exprimer qu'on observerait en ce point un brusque changement. Le trait fort veut donc dire P et le trait tremblé S. Le trait mince interrompu représente un niveau de carence. Le plus bas niveau,  $n_0$ , celui de l'œuf, est aussi un niveau de carence, mais il est figuré en trait continu parce qu'il est pris pour axe des abscisses. La verticale  $T_0$ , prise pour axe des ordonnées, est celle du temps « primitif ». Je suppose qu'on distingue les niveaux au temps  $T_0$ . Dans l'intervalle  $n_i$  —  $n_r$ , ou  $n_a$  —  $n_b$ ,  $T_p$  a une valeur plus grande que les autres et une plus petite. Les deux verticales correspondantes enferment la *période évolutive*.

La définition exclut tout niveau de carence entre  $n_a$  et  $n_b$ , ou entre  $n_i$  et  $n_r$ , les limites comprises, car il n'y aurait alors, pour ce niveau, aucune valeur

de  $T_p$  qui pût être comparée aux autres. Elle n'exclut pas qu'à un niveau, ou plusieurs, l'une des éventualités, P ou S, existe seule, les points M correspondants étant alors rejetés, soit à l'infini (à droite), soit sur l'axe  $T_0$  (à gauche).



4, harmonie descendante. — 2, harmonie ascendante. — 3, harmonie verticale. — 4 et 5, deux cas de dysharmonie. — Tous ces diagrammes sont schématisés. Le nombre des niveaux est pris au hasard.

Des points  $M_p, M_{p+1}, M_{p+2}$ , etc. peuvent être sur une même verticale en harmonie descendante ou ascendante.

La dysharmonie est l'absence d'harmonie. Les diagrammes 4 et 5 en font voir deux cas. Ces diagrammes sont construits avec les mêmes conventions que les trois premiers et donnent lieu aux mêmes remarques, mais un niveau de carence, ou plusieurs, peuvent exister entre  $n_i$  et  $n_r$ . J'en ai mis un, au niveau  $n_p$ , sur le diagramme 4.

Alors qu'une phylogenèse est horizontale, une ontogenèse est représentée par une verticale. L'ontogenèse actuelle tombe a priori n'importe où. La période évolutive est en cours, ou est finie, ou n'a pas encore commencé.

Dans une ontogenèse quelconque, à partir du niveau de base, on passe de P à S, ou de S à P, pendant la période évolutive. L'harmonie exige que le changement ne se fasse qu'une fois entre les deux niveaux extrêmes; les limites comprises, c'est-à-dire qu'il se fasse dans un sens déterminé et sans lacune (sans qu'il y ait carence à un niveau); mais cette condition nécessaire n'est pas suffisante, à moins qu'on ne l'étende à toute la période évolutive du changement de P à S. Sur la figure 5, par exemple, la dysharmonie n'est pas révélée

avant l'époque *T*. On peut dire que l'évolution a été harmonique jusqu'à cette époque.

Dans des Notes ultérieures je ferai quelques autres commentaires sur ces diagrammes. Dans celle-ci je n'ajoute qu'un mot afin de faire remarquer que les diagrammes ne sont pas seulement des constructions théoriques, dépourvues de critérium vérifiable et d'usage. On pourrait le craindre, car en 'oute rigueur un diagramme est relatif aux ancêtres et aux descendants d'un animal déterminé, pour le caractère que l'on étudie. Or nous ne savons rien sur les descendants et en général rien non plus sur les ancêtres. Devons-nous en rester à cette première impression ?

Certainement non, car l'exploration du temps *T* est souvent possible, même à un néontologiste. Je crois qu'un diagramme unique, à des détails près qui n'en changent pas l'allure, convient à tout un phylum pour un caractère donné. Il suffit de bien définir le phylum et de lui donner exactement ses limites naturelles. D'une espèce à l'autre, dans ce phylum, la diversité provient surtout de ce que le diagramme n'est pas parcouru dans tous les cas avec la même vitesse au cours du temps *T*. Relativement à une espèce dont l'ontogenèse actuelle est connue, et qui sert de point de départ, les ontogenèses des autres espèces, quoique observées aussi au temps présent, se comportent comme les ontogenèses à divers temps *T* d'un même diagramme (c'est-à-dire comme les diverses verticales de ce diagramme), et ces espèces nous font voir, les unes le passé, les autres l'avenir du caractère. Un tel principe, simple extension de celui d'orthogenèse, n'a rien de nouveau, et nous l'appliquons toujours, consciemment ou non, dans les comparaisons morphologiques.