

LES DEUX SORTES DE TEMPS ET L'ÉVOLUTION

(Avec 19 figures).

I. — INTRODUCTION

Nous avons deux sortes de vie, une personnelle, qui dure peu, et une autre, celle que nous partageons avec nos ancêtres. Dans cette deuxième sorte de vie, qui remonte jusqu'à l'apparition sur la terre des premiers corps organisés, l'évolution nous a faits et de cette construction magnifique rien n'est resté dans notre mémoire.

L'idée qu'il y a deux sortes de vie n'est pas neuve mais on n'en a pas tiré le parti qu'on aurait dû. Je crois important qu'on en développe les conséquences et qu'on la concrétise afin de l'avoir toujours présente à l'esprit. Pour cela il faut d'abord distinguer deux sortes de temps. Dans chacune des sortes de temps s'écoule une sorte de vie. Comment confondre, en effet, un temps dont nous avons conscience avec un autre où tout se passe à notre insu ? N'est-il pas évident, d'autre part, qu'on ne peut pas être vieux et jeune, simultanément, dans la même sorte de temps ? Or, dans sa vie individuelle, un animal, ou une plante, est d'abord jeune, puis vieux. Dans l'autre sorte de vie il est maintenant toujours vieux. A un infiniment petit près il est aussi vieux quand il naît que quand il meurt.

J'appelle t et T les deux sortes de temps. Le temps t est le *temps ontogénétique*. Il commence, pour chaque individu, à la conjonction des gamètes et il finit par la mort. Le temps T est le *temps phylogénétique*, le temps éternel, celui dans lequel ont vécu les ancêtres et vivront les descendants.

Si nous savions représenter un changement de caractère, chez un être vivant, par une fonction, cette fonction contiendrait deux variables temps, t et T , et ces deux variables seraient indépendantes. Sur un diagramme qui représenterait cette fonction il faudrait donc porter t et T sur deux axes coordonnés différents.

II. — PLURALITÉ DES PHYLOGÉNÈSES

Définissons d'abord certains mots ou précisons leur sens.

Animal, ou plante, ne veut pas dire seulement l'être vivant qu'on voit, qu'on touche, qu'on dissèque, etc. C'est lui avec tous ses ancêtres. Sans ses ancêtres il n'existerait pas dans le temps T . Il n'existerait pas non plus dans le temps t car il ne s'est pas fait tout seul.

Une variation de temps *t* est une variation d'âge. Convenons que le mot « âge », lorsqu'il est employé seul, se rapporte au temps *t* seulement. Faisons la même convention pour les mots « jeune » et « vieux ».

Une phylogénèse est ce qui se passe dans le temps *T* quand le temps *t* ne varie pas (1). L'animal actuel, ou la plante, est pris dans le temps *T* à un âge déterminé. La succession des individus qui l'ont représenté autrefois au même âge est la phylogénèse de cet âge, pour cet animal ou cette plante, dans chaque lignée.

Une lignée est une succession *linéaire* d'individus issus les uns des autres. Un individu quelconque a un nombre immense, quasi infini, de lignées d'ancêtres.

Une ontogénèse est ce qui se passe dans la vie individuelle d'un animal, ou d'une plante. Le temps *T* ne varie pas, ou si peu qu'on peut négliger sa variation.

L'évolution d'un être vivant est l'ensemble de ses phylogénèses aux divers âges. Si l'on disait que c'est l'ensemble de ses ontogénèses pour les diverses valeurs de *T* on aurait une définition qui serait aussi valable dans l'absolu, mais qui différerait profondément de celle que j'adopte, car la thèse du présent travail est qu'il faut penser phylogénèse pour comprendre l'ontogénèse, et non l'inverse.

Un être vivant n'a pas évolué s'il a subi un changement de hasard, incapable de se renouveler et ne faisant partie d'aucune suite de changements. Il s'est seulement transformé. Les changements dont je parle ici sont des évolutions, non des transformations. Ce sont des orthogénèses. Les orthogénèses ont des causes durables qui agissent dans tout un phylum.

Au lieu de dire « animal ou plante » ou « être vivant », convenons de dire « animal » pour simplifier.

Spécialisation évolutive à certains âges. — Un animal peut avoir plusieurs phylogénèses très différentes. On le constate en regardant un papillon et sa chenille, une mouche et son asticot, un Tyrogythe et son hypope, une langouste et sa larve Phyllosome. L'évolution ne se fait évidemment pas, dans ces exemples, en vue de l'adulte. Elle se fait, à chaque âge, en vue de cet âge. Une chenille évolue dans le sens chenille et un papillon dans le sens papillon. A force d'évoluer une chenille ne finira pas par ressembler à son papillon. La phylogénèse chenille et la phylogénèse papillon sont deux phylogénèses profondément divergentes bien qu'il s'agisse du même animal.

Tous les âges sont parfaits et c'est à grand tort que des naturalistes, dans leurs descriptions, qualifient d'états imparfaits les formes immatures. C'est à grand dommage aussi, car l'idée d'imperfection est péjorative. On est conduit à penser, par la logique des mots, que les résultats évolutifs ne sont qu'accessoires lorsqu'ils ne concernent pas des adultes. N'est-il pas certain, au contraire, que le résultat chenille et le résultat papillon sont de même rang, et qu'ils sont aussi terminaux, aussi parfaits l'un que l'autre? L'évolution des

(1) Je donne ainsi au mot « phylogénèse » un sens très différent de celui qu'il a généralement.

jeunes n'est pas subordonnée à celle des vieux. Elle est de même importance et n'en dépend pas.

Un changement évolutif étant subi à tel moment, à tel âge, par un animal, c'est dans les conditions internes et externes qui sont réalisées à ce moment qu'il faut chercher les causes et la possibilité du changement. Ce sont des causes présentes qui agissent, mais dans ces causes intervient tout le passé qui est inscrit dans les cellules, donc les ancêtres, donc tous les âges.

Capacité de divergence phylogénétique entre des âges (entre des niveaux de l'ontogénèse). — Dans les exemples cités plus haut il s'agit d'Arthropodes, d'animaux à grandes métamorphoses, mais aucune barrière n'existe entre ces animaux et ceux qui ont un développement continu. Une petite discontinuité peut servir aussi bien qu'une grande à la définition d'un âge, d'un niveau de l'ontogénèse, pourvu qu'on la rencontre dans tout un phylum, et elle révèle une petite divergence entre des phylogénèses voisines. A la limite, quand le développement est tout à fait continu, je crois qu'il faut dire que les phylogénèses ne divergent pas, qu'elles sont parallèles, mais que l'animal a néanmoins des phylogénèses. Entre les phylogénèses d'un animal quelconque une capacité de divergence existerait, tantôt nulle, ou presque, tantôt notable et tantôt énorme, selon le phylum auquel appartient cet animal.

La divergence est-elle fatale quand la capacité de divergence est grande? Peut-être que non si la divergence est adaptative, mais la divergence est loin d'être toujours adaptative. Voici 2 exemples où elle ne l'est pas :

Dans plusieurs familles d'Oribatés supérieurs la différence est considérable, au point de vue morphologique, entre une tritonymphe et un adulte. Il y a métamorphose. Or les tritonymphes (comme aussi les autres nymphes et la larve) vivent toujours exactement dans les mêmes conditions que les adultes, mélangées à eux dans les mêmes biotopes, et elles se nourrissent comme eux. Nous n'avons aucune raison de croire qu'il n'en a pas été toujours ainsi. Une deutonymphe d'Erythroïde ressemble beaucoup à l'adulte. Elle n'en diffère que par sa taille plus petite, par l'absence d'organes géniaux et par un nombre moins élevé, à sa surface, de poils et de soléniotons. Entre elle et l'adulte, cependant, est intercalé un animal inerte, sans pattes ni appendices quelconques, qu'on pourrait prendre pour un œuf si on ne le regardait pas attentivement. Cet animal dégradé est l'Erythroïde au niveau tritonymphal. De la deutonymphe à lui et de lui à l'adulte il y a métamorphose, mais on ne peut dire qu'il y ait métamorphose entre la deutonymphe et l'adulte. Deux métamorphoses radicales ont eu lieu, elles n'ont apparemment servi à rien et les conditions de la vie n'ont pas changé.

On a bien l'impression, dans ces 2 exemples et dans tous les autres analogues, très nombreux, que la divergence est fatale parce qu'elle est due à une cause interne indépendante du milieu.

Calypstostases. — Une stase d'un animal à mues est cet animal à un certain âge, entre deux mues successives. J'appelle également stase l'intervalle entre ces mues. Une calypstostase est une stase inerte à caractères très simplifiés, incapable de se nourrir et de se mouvoir. Une chrysalide de papillon,

une nymphe de Coléoptère, la tritonymphe d'Erythroïde citée plus haut, sont des calyptostases.

Les calyptostases ont une importance considérable en biologie évolutive parce qu'il est sûr qu'elles occupent la place de stases qui ont été actives autrefois. Ce ne sont pas des intermédiaires créés par la nature afin de permettre les grandes métamorphoses. Ce sont des stases qui sont devenues inertes, qui ont perdu leurs organes manducatoires et leurs pattes, sans aucune raison que nous puissions comprendre. Elles ont subi à leurs âges une régression d'un type spécial. Rien ne montre mieux que l'évolution dépend de l'âge, du niveau, car les niveaux voisins, les stases voisines, ne sont pas affectés du tout par la même évolution. Une chrysalide, par exemple, est le résultat d'une phylogénèse régressive, à un âge déterminé de l'ontogénèse, dans le phylum des Lépidoptères. À cet âge le Lépidoptère était actif autrefois. Si nous pouvons remonter le cours du temps T nous verrions la chrysalide s'éveiller, acquérir des pattes, se mouvoir et se nourrir.

La sélection de certains âges pour qu'à ces âges telle évolution soit subie, et non telle autre, est encore plus frappante s'il y a plusieurs niveaux calyptostatiques. Un Hydrachnellé a 3 calyptostases qui sont sa prélarve, sa proto- et sa tritonymphe. Il a 3 stases actives alternant avec les calyptostases ; ce sont la larve, la deutonymphe et l'adulte. Au total cela fait 6 stases. Or le nombre 6, pour les stases, est le nombre primitif, sans aucun doute possible, chez les Acariens actinochitineux, et chez beaucoup d'autres eux 5 de ces stases sont encore actives. Pourquoi cette sélection, qui a frappé 2 stases ordinairement actives ? Nous n'en savons rien car elle n'est sûrement pas due à un changement de mœurs, ou de milieu extérieur, mais il a fallu, pour qu'elle ait été possible et se soit effectivement réalisée, une énorme capacité d'indépendance évolutive entre les niveaux.

Inégalités de divergence. — D'un âge à l'autre, chez un animal à mues, la divergence varie presque toujours considérablement. Certaines stases diffèrent beaucoup de leurs voisines. D'autres, qui se suivent et peuvent occuper la plus grande partie du développement ontogénétique, se ressemblent. Ce n'est qu'en première approximation que j'ai parlé plus haut de la phylogénèse chenille. Une chenille mue plusieurs fois et elle change un peu à chaque mue. Sa phylogénèse est un faisceau de phylogénèses quasi parallèles.

Pour désigner ces groupes de stases qui diffèrent peu les unes des autres, YACON a proposé récemment le mot « phase » (7, p. 295). Ce mot est certainement utile et il serait bon qu'on l'adoptât.

Remarquons que chaque stase, qu'elle fasse ou non partie d'une phase, garde son indépendance évolutive, c'est-à-dire une capacité de divergence qui n'attend peut-être qu'une occasion pour s'exercer. Appelons *homostase* une stase qui fait partie d'une phase et *hétérostase* une stase qui diffère fortement de ses deux voisines. Une cause nouvelle, externe ou interne, peut mettre en action la capacité de divergence, de sorte qu'une homostase peut devenir une hétérostase. Ainsi, chez les Acariés, l'hyppope est une hétérostase (une calyptostase incomplète spécialisée dans la phorésie) qui s'est extraite de la phase nymphale. Les hypermétamorphoses de certains Insectes (Mélodés, Rhinipi-

phoridés, Micromalthidés, etc.) sont vraisemblablement dues au même phénomène. Une ou plusieurs de leurs homostases larvaires se sont mises à diverger.

III. — DIAGRAMMES. ÉVOLUTIONS HARMONIQUES. INVERSION

Tracons dans un plan les deux axes coordonnés rectangulaires sur lesquels nous porterons verticalement le temps t et horizontalement le temps T (fig. 1).

Un âge quelconque Nm est représenté par une horizontale. Je l'appelle aussi un niveau. Nad est le niveau de l'adulte. Une phylogénèse se déroule le long d'une horizontale.

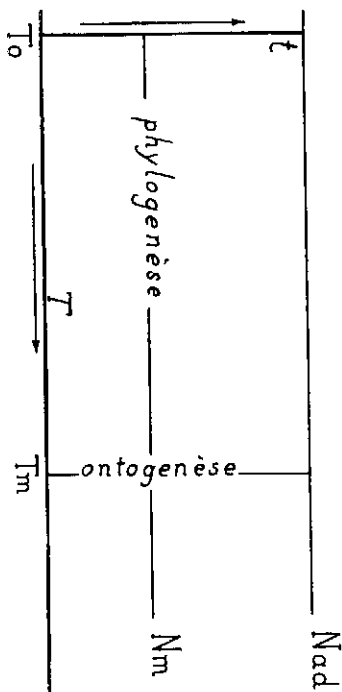


Fig. 1. — Positions d'une ontogénèse et d'une phylogénèse dans un diagramme.

Une ontogénèse est tout entière sur une verticale Tm , car elle est si brève que le temps T ne varie pas sensiblement pendant qu'elle a lieu. Tm est un temps T quelconque, le temps actuel ou un autre.

T_0 est le temps primitif pour la question que l'on étudie. C'est l'époque à partir de laquelle on peut supposer que cette question a un sens. Plus exactement, s'il s'agit d'un phylum et si on le connaît bien, c'est l'époque la plus rapprochée de nous à laquelle aucun des caractères que nous sommes conduits à considérer comme secondaires, dans ce phylum, n'existe encore.

Les axes étant orientés comme d'habitude, l'avenir est à droite et le passé à gauche. Il va de soi que le temps n'est pas mesuré à la même échelle, ni de la même façon, sur les deux axes.

Définition d'un changement évolutif AB . — Soit AB une évolution qui consiste dans le changement, à certains niveaux ou à tous, d'un caractère A en un caractère B . Le caractère A se transmet d'une génération à la suivante, à un niveau quelconque, à moins qu'il ne soit remplacé par B . Le caractère B se transmet de la même façon, à moins qu'il ne soit remplacé par A . Le remplacement se fait à niveau variable ou fixe. Les deux caractères sont observables directement et sont strictement définis. On doit pouvoir constater que

l'un ou l'autre existe, ou qu'il manque, sans aucune ambiguïté, dans tous les cas.

Niveaux inférieur et supérieur d'un changement. — Les caractères A et B ne sont pas en général susceptibles d'exister dans un phylum à tous les niveaux. Appelons niveau inférieur ou de base (N_i) et niveau supérieur ou de plafond (N_s), respectivement, les niveaux au-dessous et au-dessus desquels ni A ni B n'existent jamais. Le niveau supérieur se confond le plus souvent avec celui de l'adulte, mais pas toujours. Le niveau inférieur ne se confondra avec l'axe des abscisses que si A et B sont des caractères des gamètes.

Tout se passe, en ce qui concerne l'évolution AB , dans le phylum, entre N_i et N_s . Nous pourrions donc simplifier les diagrammes en les limitant, en bas et en haut, par deux horizontales tracées à ces niveaux.

Changements PS et JV . — Dans une évolution AB le caractère B peut être une nouveauté. S'il en est ainsi appelons-le S (S = secondaire). L'autre caractère sera P (P = primitif).

Si aucun des deux caractères n'est une nouveauté, tous deux existaient au temps T_0 et l'un d'eux précédait l'autre dans le temps t . Appelons-le J (J = jeune). L'autre est V (V = vieux).

Distinguer P de S , ou J de V , est indispensable. C'est une connaissance qu'il faut acquérir d'abord en utilisant tout ce qui peut conduire à une meilleure connaissance de l'archétype. S'il y a doute, on fera successivement les deux hypothèses contraires et on choisira celle qui donne les résultats les plus satisfaisants.

Concordance ontogénétique. — L'évolution AB est ontogénétiquement concordante, dans un phylum, si le changement de caractère, au cours de l'ontogénèse d'un animal quelconque du phylum, se fait dans un seul sens (donc une seule fois) ou ne se fait pas.

Supposons qu'il en soit ainsi. Les cas *ontogénétiques*, c'est-à-dire les manières dont A et B peuvent se présenter dans une ontogénèse du phylum, sont alors au nombre de 4 ou de 3 selon que AB est un PS ou un JV .

Si AB est un PS il y a 4 cas ontogénétiques, savoir : O_1 (présence de P seulement), O_2 (présence de P d'abord, puis de S), O_3 (présence de S d'abord, puis de P) et O_4 (présence de S seulement). Les combinaisons possibles de ces cas sont $O_1O_2O_3$, $O_1O_2O_4$, O_1O_3 , O_1O_4 , O_2O_3 . Trois conditions réduisent en effet le nombre de ces combinaisons. Il faut que, des 2 cas O_2 et O_3 , un seul existe. Il faut que O_1 existe toujours (par hypothèse, puisque AB est un PS). Il faut qu'il y ait, dans une combinaison quelconque, un cas comportant l'existence de S (par hypothèse, puisque P et S existent).

Si AB est un JV il y a seulement 3 cas ontogénétiques, savoir : O_1 (présence de J seulement), O_2 (présence de J , puis de V) et O_3 (présence de V seulement). Le cas O_2 , qui correspondrait au cas O_2 , exigerait qu'on eût d'abord V puis J dans une ontogénèse. Ce n'est pas possible puisque le changement de caractère doit avoir lieu en sens unique et qu'il a lieu par hypothèse, au temps T_0 , dans le sens JV . Les combinaisons possibles des 3 cas sont O_2O_3 ,

O_2O_1 et O_2 . Le cas O_2 existe en effet toujours et il est compatible avec O_1 ou avec O_3 , mais non avec O_1 et O_3 car si O_1 et O_3 existaient ensemble nous aurions affaire à un PS .

Ligne LH de séparation harmonique. — Inscrivons sur le diagramme, entre les niveaux N_i et N_s , en chaque point M , la lettre A ou la lettre B , de telle sorte qu'il y ait, sur ce diagramme, une région A et une région B séparées par une ligne. Une verticale quelconque porte des points A seulement, ou des points B seulement, ou les deux sortes de points. Puisque AB vérifie la concordance ontogénétique ces points sont disposés selon un des 4 ou des 3 cas dont nous venons de parler.

Imposons à la ligne séparatrice d'avoir une forme telle qu'une verticale, en se déplaçant entre T_0 (le temps primitif) et T_a (le temps actuel) représente tous les cas d'une combinaison possible et seulement ceux-là.

Imposons à cette ligne une autre condition, celle de *concordance phylogénétique*. Nous dirons qu'il y a concordance phylogénétique si le changement de caractère se fait dans une phylogénèse quelconque, chez un animal quelconque du phylum, dans un seul sens (donc une seule fois) ou ne se fait pas.

Pour que les deux conditions soient réalisées simultanément, c'est-à-dire pour que la ligne séparatrice ne puisse être coupée qu'une seule fois et dans un seul sens par une verticale ou une horizontale quelconque, il suffit que les variations de niveau le long de cette ligne, lorsqu'on la suit d'un bout à l'autre dans le sens d'écoulement du temps T , soient toutes de même sens.

Appelons *harmonique* une ligne de séparation ayant cette propriété et désignons-la par LH . L'évolution qui lui correspond sera dite aussi harmonique. Elle vérifie les deux conditions de concordance.

Evolutions harmoniques.

Il y a 3 sortes d'harmonie.

L'harmonie est *descendante* si la ligne LH est inclinée et n'a aucune partie montante. Cette ligne peut avoir des parties horizontales et d'autres verticales mais on doit pouvoir la suivre d'un bout à l'autre sans monter jamais.

L'harmonie est *ascendante* si la ligne LH est inclinée et n'a aucune partie descendante. Cette ligne peut avoir des parties horizontales et d'autres verticales mais on doit pouvoir la suivre d'un bout à l'autre sans descendre jamais.

L'harmonie est *verticale* si la ligne LH est tout entière verticale.

Une ligne LH ne peut pas être tout entière horizontale car elle symboliserait l'absence d'évolution.

Diagrammes harmoniques. Formes possibles de LH . — Les évolutions harmoniques sont les plus simples. Pour avoir toutes les lignes LH nous devons passer en revue toutes les combinaisons possibles de cas ontogénétiques. Selon que AB est un PS ou un JV , la ligne LH ne coupe pas ou coupe la verticale T_0 .

Type I (ID et IA) : *Harmonie inclinée totale, descendante ou ascendante.* — Les combinaisons, dans ce type, sont $O_1O_2O_3$ ou $O_1O_3O_2$ et les diagrammes sont ceux des figures 2 ou 3.

Dans le diagramme 2, celui de l'*harmonie descendante* (type ID), la ligne *LH* est inclinée vers le bas et elle va du niveau *Ns* au niveau *Ni*. Ce type d'évolution, quand *S* est un caractère positif (1) est la tachygenèse ou accélération de développement. Il y a dans le phylum des individus chez qui l'évolution n'a pas commencé (cas O_1). Les verticales qui leur correspondent sont à gauche de la ligne *LH*. Ce sont les individus les plus primitifs. Pour d'autres individus elle est en cours (cas O_2) et leurs verticales coupent la ligne *LH*. Disons, pour ces individus, que leur ontogenèse est coupée (2). La ligne *LH* coupeure a lieu dans le sens *PS*. Les verticales qui sont à droite de *LH* sont celles d'individus dont l'évolution *PS* est finie (cas O_3).

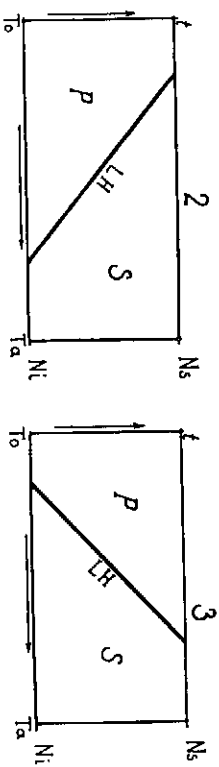
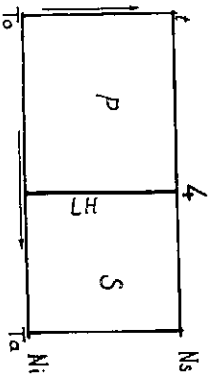


Fig. 2 à 4. — 2, harmonie *PS* descendante ($O_1O_2O_3$); 3, harmonie *PS* ascendante ($O_1O_3O_2$); — 4, harmonie verticale (O_1O_3).



Dans le diagramme 3, celui de l'*harmonie ascendante* (type IA), la ligne *LH* est inclinée vers le haut et elle va du niveau *Ni* au niveau *Ns*. Comme dans l'*harmonie descendante* il y a 3 cas ontogénétiques possibles, selon les individus, mais ces cas sont O_1 , O_3 et O_2 . Si une ontogenèse est coupée elle l'est dans le sens *SP*.

Type II : *Harmonie verticale.* — La combinaison est O_1O_3 et le diagramme est celui de la figure 4. La ligne *LH* ne peut être que verticale puisque aucune ontogenèse n'est coupée.

(1) Mais ici nous ne supposons pas que *S* soit un caractère positif. *S*, dans de nombreux cas, est l'absence de *P*. Les diagrammes conviennent aussi bien à l'évolution régressive qu'à la progressive.

(2) Une ontogenèse coupée est une ontogenèse qui monte d'abord *A* puis *B*, ou bien d'abord *B* puis *A*. Les ontogenèses coupées sont celles des cas O_2 , O_3 et O_1 .

Dans ce type d'évolution le remplacement de *P* par *S* a lieu d'un seul coup, à tous les niveaux simultanément. Le phylum se compose d'individus *P* et d'individus *S*. L'évolution consiste dans le brusque passage des individus qui sont encore *P* dans le camp de ceux qui sont devenus *S*.

Type III (III D et III A) : *Harmonie à niveau d'arrêt, descendante ou ascendante.* — Les combinaisons sont O_1O_2 ou O_1O_3 et les diagrammes sont ceux des figures 5 à 8.

Ce type d'harmonie diffère du type I en ce que la ligne *LH* ne descend pas jusqu'au niveau *Ni* ou ne monte pas jusqu'au niveau *Ns*. Le caractère *P*, au lieu de cesser finalement d'apparaître, se maintient toujours au-dessous ou au-dessus d'un niveau *Nr*, le *niveau d'arrêt*. Ce niveau est compris, naturellement, entre *Ni* et *Ns*.

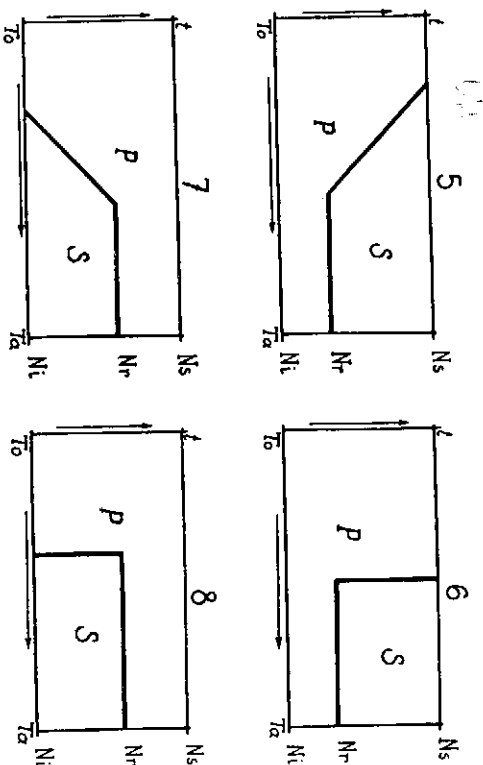


Fig. 5 à 8. — 5 et 6, harmonie *PS* descendante à niveau d'arrêt (O_1O_2); 7 et 8, harmonie *PS* ascendante à niveau d'arrêt (O_1O_3).

Avec la combinaison O_1O_3 (*harmonie descendante*, type III D) les ontogenèses coupées se sont dans le sens *PS* (fig. 5 et 6).

Dans le diagramme 5 la ligne *LH* est d'abord descendante puis horizontale. Il y a des ontogenèses non coupées et d'autres coupées à divers niveaux. Les individus les plus évolués sont coupés au plus bas niveau.

Dans le diagramme 6 la ligne *LH* est d'abord verticale puis horizontale. La descende a lieu d'un seul coup, de *Ns* à *Nr*. Toutes les ontogenèses coupées le sont au même niveau.

Avec la combinaison O_1O_2 (*harmonie ascendante*, type III A) les ontogenèses coupées se sont dans le sens *SP*. (fig. 7 et 8). Les diagrammes 7 et 8 correspondent, respectivement, aux diagrammes 5 et 6.

Type IV (IV D et IV A) : *Harmonie de vieillissement ou de rajeunissement total.* — Les combinaisons sont O_1O_3 (*harmonie descendante*, vieillissement

sement) ou O_2O_1 (harmonie ascendante, rajeunissement, néoténie). Les diagrammes sont ceux des figures 9 à 12.

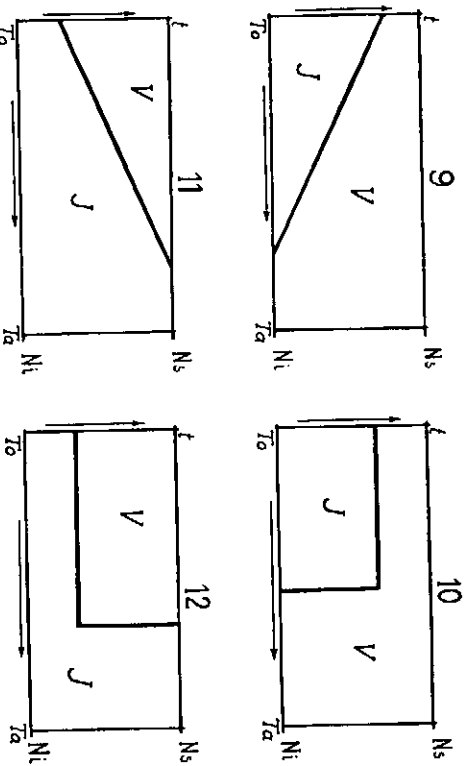


Fig. 9 à 12. — 9 et 10, harmonie JV de vieillissement (O_2O_1). — 11 et 12, harmonie JV de rajeunissement (O_1O_2).

Dans le diagramme 9 le vieillissement se fait par étapes. Le caractère jeune se maintient de moins en moins longtemps dans l'ontogénèse et il finit par laisser toute la place au vieux caractère.

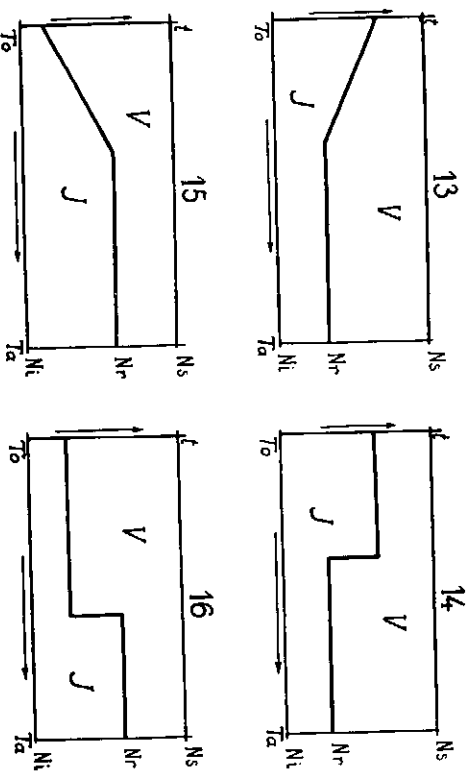


Fig. 13 à 16. — 13 et 14, harmonie JV de vieillissement à niveau d'arrêt (O_2). — 15 et 16, harmonie JV de rajeunissement à niveau d'arrêt (O_1).

— 10 —

Dans le diagramme 11 le rajeunissement se fait par étapes. Le caractère jeune gagne sur l'autre dans le temps t et il finit par éliminer le vieux caractère.

Dans les diagrammes 10 et 12 le vieillissement ou le rajeunissement a lieu d'un seul coup.

Type V (VD et VA) : Harmonie de vieillissement ou de rajeunissement à niveau d'arrêt. — Le seul cas ontogénétique est O_2 et les diagrammes sont ceux des figures 13 à 16.

Dans les diagrammes 13 (vieillessement partiel) et 15 (rajeunissement partiel) l'un des deux caractères gagne sur l'autre dans le temps t mais ne l'élimine pas.

Les diagrammes 14 et 16 correspondent, respectivement, aux diagrammes 13 et 15. Le vieillissement ou le rajeunissement se fait d'un seul coup.

Remarques sur les diagrammes. — On suppose, pour tracer les lignes LH de séparation harmonique, qu'il n'y a jamais carence entre Ni et Ns , de sorte que l'intervalle entre les horizontales Ni et Ns est entièrement occupé, d'un côté de LH par les caractères P ou J , et de l'autre côté de LH par les caractères S ou V . La carence est l'absence simultanée de P et de S .

Une ligne LH peut être remplacée par une autre pourvu que cette autre remplisse, comme la première, les conditions imposées. A une partie inclinée peut être substituée une partie inclinée différemment, mais dans le même sens. On peut aussi remplacer les lignes continues, droites ou courbes, par des lignes brisées formées d'horizontales et de verticales, en escalier. Ces lignes en escalier seraient même plus justes, au point de vue symbolique, quand le développement est discontinu et que les observations de A et de B ne peuvent être faites qu'à certains niveaux.

Les lignes LH , dans les diagrammes 2, 3, 9 et 11, ou les parties inclinées de ces lignes dans les diagrammes 5, 7, 13 et 15 ne sont pas obligées de rencontrer angulairement les niveaux Ni , Ns et Nr . Elles pourraient s'en approcher tangentiellement et même asymptotiquement. Cela voudrait dire, dans le dernier cas, que l'évolution PS ou JV exige, pour se faire complètement dans le phylum, un temps infini.

En déplaçant la verticale T_0 vers la droite jusqu'à ce qu'elle rencontre LH on passe d'un PS à un JV .

En déplaçant la verticale T_0 vers la gauche on symbolise l'inachèvement d'une évolution. Une ligne LH descendante ou ascendante peut être limitée à son intersection avec T_0 , cette intersection n'étant pas aux niveaux Ni ou Ns , ni à un niveau Nr .

Vérifications.

Rien n'oblige une évolution AB à être harmonique. Si elle l'est, comment le savoir ?

Les vérifications directes ne peuvent porter (la paléontologie mise à part) que sur les ontogénèses du temps présent. Il faut constater que ces ontogénèses, si elles sont coupées, le sont une seule fois et en sens unique dans tout

— 11 —

le phylum. Cette vérification (celle de la concordance ontogénétiq. a) a d'autant plus de valeur, cela va de soi, que le phylum est plus riche, plus varié et qu'on connaît mieux les ontogénèses de ses représentants.

La concordance phylogénétique est d'une tout autre nature que l'ontogénétique. Elle est vérifiable directement puisqu'elle se passe dans le temps *T*. « Vérifier », dans un tel cas, veut dire seulement qu'en faisant l'hypothèse de concordance phylogénétique on arrive à des conclusions conformes à ce qu'on sait en général de l'évolution. Cette hypothèse, en effet, est une extension, aux phylogénèses et à des caractères quelconques, de la loi d'irréversibilité (celle de DOLLÉ).

Les petits changements évolutifs que j'ai observés et étudiés jusqu'ici paraissent être harmoniques, à très peu d'exceptions près. Leur harmonie se vérifie très bien dans les ontogénèses et elle est confirmée, pour les phylogénèses, par des arguments indirects. Je n'ai observé de dysharmonies certaines que dans les cas de régression calypsiostatique. Dans d'autres cas, la dysharmonie n'est pas une vraie dysharmonie, car elle est due à la coexistence, pour un même changement *AB*, de deux évolutions différentes, harmoniques toutes deux, mais inclinées en sens contraires.

Lorsqu'une évolution est harmonique il est logique de l'attribuer à une cause durable qui agit dans le phylum. À sens unique, cause unique, pourrait-on dire. Les changements harmoniques ne peuvent être que des changements orthogénétiq.

Il est question, au chapitre IV, des difficultés que soulève l'instabilité des caractères. La concordance phylogénétique n'est pas vérifiée dans le détail par beaucoup de changements *AB*, notamment par ceux qui se manifestent selon le mode verticellonnel, mais une hypothèse acceptable permet de sauver, même dans ce cas, la notion d'harmonie.

Détermination du type d'harmonie et du diagramme.

Les diagrammes 2 et 3 (type I) sont faciles à reconnaître. Il suffit d'avoir observé une ontogénèse *P*, une ontogénèse *S* et 2 ontogénèses coupées à des niveaux différents. Le sens de la coupure distingue l'harmonie descendante de l'ascendante.

Le diagramme 4 (type II) est au contraire impossible, théoriquement, à reconnaître. Il faudrait être sûr qu'aucune ontogénèse du phylum n'est coupée, c'est-à-dire avoir observé toutes les ontogénèses. Pratiquement, on admettra que l'harmonie est verticale si l'on a observé des ontogénèses en grand nombre, les unes étant *P* et les autres *S*, sans qu'il y en ait une seule coupée.

Les diagrammes 5 et 7 (type III) diffèrent des diagrammes 2 et 3 parce que les niveaux de coupure ne descendent pas jusqu'à *N* ou ne montent pas jusqu'à *M*. Peut-être y a-t-il vraiment un niveau d'arrêt mais peut-être ne s'agit-il que d'une évolution de type I qui n'est pas très avancée de telle sorte que, dans le phylum, aucun animal actuel n'a le caractère *S* à tous ses âges. Peut-être aussi de tels animaux existent-ils, mais n'ont pas encore été étudiés ou découverts. Une large place est laissée au doute. Néanmoins on peut avoir

des motifs très sérieux pour choisir, afin de rendre compte de certaines évolutions, un diagramme 5 ou 7.

Pour que les conditions imposées par les diagrammes 6 et 8 (type III) soient satisfaites il faut qu'il y ait des ontogénèses *P* et que toutes les autres soient coupées au même niveau. On se contentera de constater qu'il en est ainsi pour toutes les ontogénèses qu'on connaît, car on ne peut mieux faire.

Les diagrammes 9 à 12 (type IV) se reconnaissent à l'existence d'une ontogénèse *J* ou *V* (non coupée). Si l'on observe en outre 2 ontogénèses coupées à des niveaux différents on est dans le cas des diagrammes 9 et 11. Si l'on ne parvenait à observer, en outre, que des ontogénèses coupées au même niveau, on admettrait qu'on se trouve dans le cas des diagrammes 10 et 12.

Les diagrammes 13 à 16 (type V) se reconnaissent à ce que toutes les ontogénèses sont coupées. Si l'on constate qu'il y a des coupures à plus de 2 niveaux différents on est dans le cas des diagrammes 13 et 15. Si l'on ne parvenait à observer que 2 niveaux de coupure on admettrait qu'on se trouve dans le cas des diagrammes 14 et 16.

Déterminer le type d'évolution et le diagramme est donc plus ou moins facile. Ce sont les parties inclinées de la ligne *LH* qui sont favorables. Celles qui sont verticales introduisent un doute parce qu'on ne peut pas avoir vu toutes les ontogénèses. Celles qui sont horizontales introduisent le même doute et un autre, de nature différente, lorsqu'elles engagent l'avenir.

Les chances d'erreur, ou les motifs de doute, sont d'autant plus grands que nous connaissons plus mal le phylum. Il faut donc l'explorer tout entier et reconnaître, dans chacune de ses parties, le plus grand nombre possible d'ontogénèses.

Cette connaissance est indispensable dans tous les cas, même les faciles, car il serait imprudent de ne pas vérifier la concordance ontogénétiq.

Inversion et absence d'inversion.

Dans un quelconque des 5 types d'harmonie le sens du changement est le même pour toutes les phylogénèses. Il est également le même pour toutes les ontogénèses, mais les deux sens uniques, l'ontogénétiq. et le phylogénétiq., ne sont les mêmes qu'en harmonie descendante. Si l'harmonie est ascendante les deux sens uniques sont opposés l'un à l'autre : il y a *inversion*.

Du premier coup d'œil, sur un diagramme, on voit s'il y a inversion (fig. 3, 7, 8, 11, 12, 15, 16) ou non (fig. 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14). C'est seulement dans le diagramme purement vertical de la figure 4 qu'il n'y a ni inversion ni absence d'inversion.

Une ligne *LH* n'ayant aucun motif, *a priori*, d'être descendante plutôt que montante, nous devons admettre que les ontogénèses ne nous apprennent rien sur le sens dans lequel a lieu un changement évolutif. Elles peuvent nous le montrer dans le bon sens ou à rebours (1).

(1) Cela ne veut pas dire, bien entendu, qu'elles nous montreront autant de changements inversés que de non inversés. Dans la plupart des phylums les changements non inversés sont les plus nombreux. Dans d'autres, pour certaines catégories de caractères, il n'y a que des changements inversés.

L'inversion nous interdit de croire qu'une ontogénèse répète l'évolution. Elle est très commune et ce qu'elle nous fait voir, le changement de S en P , est un phénomène spécial à des ontogénèses, spécial au temps t . Le changement évolutif, celui du temps T , est le seul vrai et c'est un changement de P en S . Si nous admettions que l'ontogénèse répète il faudrait ajouter qu'en répétant elle altère souvent la vérité. Soyons plutôt convaincus qu'elle ne dit aucun mensonge, parce qu'elle ne répète rien, parce qu'elle n'a rien à répéter.

IV. — REMARQUES

Carence. — La carence est l'absence simultanée des deux caractères A et B . Il y a carence, par définition, au-dessous du niveau N_i et au-dessus du niveau N_s . S'il y a carence entre ces niveaux la ligne séparatrice est fragmentée, sur le diagramme, entre N_i et N_s .

Je ne parle pas ici, pour simplifier, des difficultés auxquelles peut conduire la carence. Elles sont assez grandes. Les unes sont relatives à la définition de l'harmonie et les autres aux observations. On est exposé à confondre la carence avec l'absence lorsque l'un des deux caractères est l'absence de l'autre.

Pour plus de détails sur la carence je renvoie à un travail antérieur (5, p. 281 et 282).

Corrections. — J'ai parlé des deux sortes de temps, de la pluralité des phylogénèses et des diagrammes chronologiques dans des publications citées à la fin du présent travail (1, 2, 4, 5). Ici j'exprime les mêmes idées mais j'abandonne les lignes LE , dites évolutives, que j'ai considérées autrefois, et je les remplace par les lignes de séparation harmonique LH .

Les lignes LE étaient définies, en effet, d'une manière imprécise comme ayant la même allure que les lignes évolutives particulières à chaque animal du phylum. Ce n'est pas une bonne définition, d'abord parce qu'un animal (un individu et ses ancêtres) n'a pas une ligne évolutive particulière. Une ligne évolutive ne peut être définie sur un diagramme que si elle se rapporte à une suite linéaire d'individus, c'est-à-dire à une *lignée*, au sens précis que je donne à ce mot dans le présent travail (1). C'est alors la succession de ses points $M(T, t)$ aux moments desquels s'est fait, sur chaque individu de la lignée, le changement de caractère (?). Appelons *ligne évolutive élémentaire* cette ligne bien définie. Chaque individu ayant derrière lui une quasi-infinité de lignées (sauf dans le cas de parthéogénèse absolue) une quasi-infinité de lignées évolutives élémentaires lui correspondent. Supposer qu'elles ont toutes la même allure n'a de sens réel que si on les suppose harmoniques. Alors cela veut dire qu'elles ont toutes la même sorte d'harmonie. Il faut par conséquent

(1) Auparavant, j'employais le mot lignée dans son sens habituel, pour désigner tous les ancêtres d'un individu (et tous ses descendants).

(2) Ces points étant séparés les uns des autres, dans le temps T , par la durée d'une vie individuelle, ils ne forment pas une vraie ligne. On les joint par la pensée ou on les laisse tels quels, cela n'a pas d'importance.

définir l'harmonie chez l'individu. La concordance évolutive doit exister déjà à son échelle, entre ses lignées.

Cette correction faite, les lignes LE restent critiquables. Les lignes évolutives réelles auxquelles elles doivent ressembler sont très intéressantes à concevoir mais elles échappent totalement à l'observation. Le sens du mot allure, en outre, prête à confusion. Dans certains cas d'harmonie (il est vrai très improbables), une ligne LE fixe ayant même allure que les lignes évolutives élémentaires ne rendrait pas un juste compte, par ses intersections avec une verticale variable, de l'évolution AB .

Les lignes LH sont mieux définies. Elles ne le sont pas par une allure qu'aurait des lignes inconnues. Leur allure est la conséquence d'une série de faits (les faits observés dans les ontogénèses) et d'une hypothèse (celle de concordance phylogénétique).

La concordance évolutive (5, p. 285), sauf des cas dysharmoniques où il serait bien difficile de la définir, est une double concordance, l'ontogénétique et la phylogénétique. Elle s'identifie avec l'harmonie. Je l'ai qualifiée de vérifiable (5, p. 288 et 291) parce qu'elle est vérifiable en ontogénèse. C'est un lapsus. Il fallait dire qu'elle est partiellement vérifiable.

Irreversibilité. — En supposant la concordance phylogénétique pour AB , dans un phylum, on applique la loi générale d'irréversibilité (celle de Doollo) à des cas très différents de ceux pour lesquels cette loi a été énoncée.

D'abord on l'applique aux phylogénèses (à chacune d'elles) alors que dans la loi de Doollo on considère toute l'évolution, en bloc. Je crois que cette extension est juste, ou du moins acceptable, car les objections que l'on peut faire à la loi de Doollo ne sont pas rendues plus fortes si on les considère dans chaque phylogénèse.

Ensuite on l'applique à un changement AB quelconque, qui peut être insignifiant et très simple, alors que la loi de Doollo s'applique à de grands changements, à des ensembles importants de caractères. Si un petit changement se fait en sens unique, par orthogénèse, peut-être est-il excessif d'exclure que plus tard (dans le temps T) une autre orthogénèse puisse avoir lieu et soit de sens inverse, de sorte que, A étant devenu B , on revienne à A . Remarquons que la concordance phylogénétique ne serait pas mise en défaut. Elle s'appliquerait à chaque orthogénèse et tout ce qu'on aurait à exiger, c'est que les deux orthogénèses ne soient pas simultanées. Quant à la loi de Doollo, elle ne serait pas non plus mise en défaut pourvu qu'on ne l'applique pas à des détails. Dans un grand changement interviennent des petits changements nombreux et divers. Le retour à A , s'il est possible, ne peut être qu'exceptionnel. La probabilité resterait presque nulle, à considérer un grand changement, pour qu'un retour exact à un état plus ancien se réalise.

Enfin on rencontre des cas qui paraissent harmoniques à bien des égards, mais dans lesquels AB , à certains niveaux, est un changement réversible.

Le principal de ces cas est celui des vertitions et il est très commun. Si AB est une vertition ni A ni B ne sont légués avec certitude, même en lignée pure, même s'il s'agit d'individus issus d'un seul autre en parthéogénèse absolue. C'est seulement une probabilité d'existence de A , ou de B , qui est léguée. On voit donc B remplacer A et A remplacer B , irrégulièrement, au hasard, à une

même stase, dans une lignée, ce qui est en contradiction formelle avec la concordance ou l'irréversibilité phylogénétique, condition obligatoire pour l'harmonie (1).

Peut-on évaluer de rejeter ces cas dans la dysharmonie? Peut-on concilier la réversibilité de détail avec l'irréversibilité d'ensemble et conserver la notion d'harmonie en la modifiant un peu?

Je hasarde, pour répondre à cette question, une hypothèse, celle qui est symbolisée par les lignes évolutives des figures 17 à 19. Dans ces figures les lignes *LH* des diagrammes 2, 3 et 4 sont remplacées par des lignes en escalier à zigzags verticaux. On suppose que le changement *AB*, s'il passe d'un niveau N_1 à un niveau N_2 (N_1 et N_2 sont deux marches quelconques, mais successives, de l'escalier), est susceptible d'avoir lieu tantôt à N_1 et tantôt à N_2

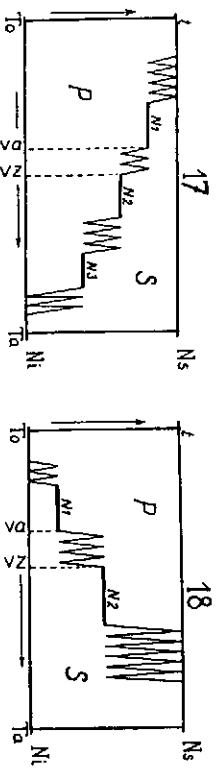


Fig. 17 à 19. — Schéma d'une évolution à instabilités de décrochage. — 17, harmonie *PS* descendante ($O_1O_2O_3$). — 18, harmonie *PS* ascendante ($O_1O_2O_3$). — 19, harmonie verticale (O_1O_2).

pendant une période du temps T plus ou moins longue. Appelons *instable*, ou d'instabilité, cette période. Elle est comprise, sur les diagrammes, entre *va* et *vz*. Avant *va* le changement de caractère se fait à un niveau fixe, le niveau N_1 . Après *vz* il se fait à un autre niveau fixe, le niveau N_2 . De *va* à *vz* sa probabilité d'avoir lieu au niveau N_1 décroît de 1 à 0 et celle d'avoir lieu au niveau N_2 croît par conséquent de 0 à 1. Les deux caractères restent alors au niveau N_1 et N_2 tant que la période instable n'est pas finie. Cela se répète ou peut se répéter à chaque changement de niveau.

(1) Mes observations en élevage ont porté principalement sur les petits organes superficiels de *Platynothrus peltifer*, un Acarien parthénogénétique (3). Les verticils étaient des absences opposées à des présences. D'autres observations, faites sur des Acariens récoltés directement dans la nature, ne laissent aucun doute sur la généralité des verticils. Avant 1952, j'appelais les verticils des écarts (5).

J'ai représenté schématiquement les périodes instables par des zigzags verticaux. Le zigzag exprime l'idée qu'une horizontale, entre deux niveaux de fixation (entre deux paliers ou entre deux marches), coupe un grand nombre de fois la ligne évolutive, mais qu'une verticale ne la coupe qu'une fois, dans un seul sens, de sorte qu'il y a toujours concordance ontogénétique.

Si cette hypothèse est bonne elle fournit un moyen de définir l'harmonie en faisant abstraction des périodes instables, c'est-à-dire des périodes au cours desquelles on ne peut accepter la concordance phylogénétique. Dans la nouvelle définition on se borne à dire qu'il y a *harmonie descendante*, ou *ascendante*, pour le changement *AB*, si les paliers successifs N_1 , N_2 , N_3 , etc., suivis dans le sens descendant du temps T , sont les marches d'un escalier toujours descendant (fig. 17) ou toujours montant (fig. 18) et que l'*harmonie verticale* s'il n'y a aucun palier entre N_1 et N_2 (fig. 19).

Cette définition se rapporte à une ligne évolutive de lignée. On l'étend à un phylum en exigeant que toutes les lignes évolutives de lignées, dans le phylum, pour le changement *AB*, aient la même sorte d'harmonie.

Symboliquement les cas d'harmonie des divers types seraient représentés par les lignes *LH* des figures 2 à 16, à condition de convenir que chacune des parties inclinées de ces lignes soit un escalier descendant ou montant et que les verticales soient remplacées, pour certains changements *AB*, par des zigzags.

L'hypothèse des paliers et des zigzags n'est pas seulement inspirée par le désir de sauver l'harmonie en supprimant une contradiction. Quoique hasardée, elle est sérieuse parce qu'elle s'accorde avec certains faits. On a fréquemment remarqué qu'un caractère, dans un phylum, peut être fixé ou instable. Il serait instable parce que l'évolution qu'il subit l'a décroché, c'est-à-dire l'oblige à quitter le niveau, précédemment fixe, de son apparition ou de sa disparition dans une ontogénèse. Une verticilisation serait toujours une conséquence de décrochage. Un décrochage pourrait avoir pour conséquence une verticilisation.

J'ai constaté en effet, chez les Oribates, qu'un même changement *AB* peut être verticilisationnel ou se faire à niveau fixe, selon les cas. Les cas, qui varient d'une espèce à l'autre, seraient des stades plus ou moins avancés dans la descente ou la montée d'un escalier à zigzags.

Ils varient même d'un individu à l'autre et probablement aussi d'une lignée à l'autre pour le même individu, car le génome est changé à chaque génération. On ne voit aucun motif pour que les lignées d'un individu aient les mêmes paliers de changement *AB* et des périodes d'instabilité qui se correspondent. Il n'est pas impossible non plus qu'un changement *AB* soit verticilisationnel dans certaines de ses lignées et mutationnel dans d'autres.

Lignes LH en développement continu. — La pluralité des phylogénèses étant admise dans tous les cas, des lignes *LH* existent aussi bien pour les animaux à développement continu que pour les autres. Leur grand défaut chez les premiers est de rester complètement théoriques à cause de l'impossibilité où l'on se trouve de définir des phylogénèses, la phylogénèse de l'adulte exceptée. Les points anguleux des courbes de croissance définissent des âges,

chez de nombreux animaux à développement continu, mais pour que l'on puisse faire correspondre des phylogénèses à ces âges il faudrait qu'on retrouvât les mêmes points anguleux (c'est-à-dire des points anguleux homologues) chez les autres animaux du même phylum ou du moins chez beaucoup d'entre eux.

Repères ontogénétiques substitués à la variation du temps t . — Le temps T est mesurable par nos horloges mais non le temps t . Dire que deux animaux différents sont au même âge ne signifie évidemment pas qu'ils ont vécu autant l'un que l'autre. Cela ne signifie pas non plus qu'ils sont au même âge relatif. Ce que j'appelle un âge est plutôt un repère dans l'ontogénèse. Alors, ne peut-on pas substituer, à la succession des âges, une succession de repères et porter directement ces repères sur l'axe vertical en faisant abstraction du temps t ?

On le peut, mais je n'ai trouvé à cela aucun avantage. Les repères ne sont pas interchangeables. Ils se succèdent dans un ordre déterminé et il faut que du temps s'écoule pour qu'on puisse passer de l'un à l'autre. L'idée de temps ontogénétique, que l'on a cherché à éliminer, s'impose d'une autre manière. Je crois qu'il vaut mieux l'accepter directement.

V. — UTILITÉ DES DIAGRAMMES ET DE LA NOTION D'INDÉPENDANCE ENTRE LES DEUX SORTES DE TEMPS

Pour démontrer un théorème, en géométrie, il n'est pas nécessaire de faire une figure, mais si on la fait, la démonstration est facilitée et l'on comprend beaucoup mieux. Les diagrammes chronologiques ont la même espèce d'utilité et ils ont, en outre, celle de nous contraindre à introduire dans notre pensée et à maintenir dans tous nos raisonnements l'idée que le temps est double en biologie, qu'il a 2 degrés de liberté. Si nous faisons cela nous en tirerons beaucoup d'avantages.

1° Nous comprendrons que l'inversion, dans l'ontogénèse, d'un changement évolutif, est aussi naturelle, aussi logique que l'absence d'inversion. De ce qu'on voit A se substituer à B dans toutes les ontogénèses d'un phylum, et jamais l'inverse, ne résulte pas que A l'emporte sur B dans l'évolution et que B tende à disparaître. Il peut très bien se faire que ce soit A qui tende à disparaître.

Avant le présent travail j'ai dit que ce phénomène est inexplicable en chronologie linéaire. C'est excessif, mais il faut convenir que les diagrammes l'expliquent très bien. On comprend sans effort que le changement continu et exclusif de B en A puisse aboutir au même résultat que le changement continu et exclusif de A en B , pourvu que ces changements aient lieu dans le temps t seulement.

2° Nous comprendrons qu'une ontogénèse et une évolution sont des phénomènes qui diffèrent l'un de l'autre par leur nature, de sorte que la célèbre

loi biogénétique, celle qui voit dans l'ontogénèse d'un être vivant une reproduction simplifiée de son évolution, est dépourvue, avant même qu'on ait fait les comparaisons auxquelles nous sommes conviés par elle, de toute possibilité d'être vraie. Le temps n'a qu'un degré de liberté dans une ontogénèse. Il en a deux dans une évolution. Comparer une ontogénèse à une évolution sans distinguer deux sortes de temps, c'est faire comme si l'on confondait les mètres et les mètres carrés, sans s'en apercevoir, dans la mesure d'une figure de géométrie.

La loi de répétition ne serait pas fautive *a priori* si l'on supposait que le mot évolution, dans son énoncé, veut dire « évolution de l'adulte », car elle nous ferait comparer deux séries de changements qui sont tous deux chronologiquement linéaires. Elle ne serait fautive qu'*a posteriori*, parce que les faits la démentent, mais les démentis infligés par l'observation seraient plus apparents, plus cruels, en particulier ceux qu'apportent les calyptostases. Dire que les ancêtres adultes d'un papillon ont été autrefois des chrysalides serait dire une absurdité très évidente. Prétendre que la chrysalide représente, sous une forme abrégée, simplifiée, des lépidoptères adultes qui auraient été intermédiaires entre des chenilles et des papillons est apparemment moins absurde mais c'est aussi faux, aussi radicalement faux. Au niveau adulte, dans la phylogénèse d'un lépidoptère, rien n'a jamais ressemblé à une chenille.

Au niveau adulte, dans une phylogénèse quelconque, rien n'a jamais été comparable à un œuf actuel. La cellule primordiale, en admettant qu'elle ait existé, est jeune par définition dans le temps T tandis qu'un œuf actuel quelconque est vieux, dans ce même temps, de plusieurs centaines de millions d'années. Au cours de sa très longue vie ancestrale un œuf a dû changer presque autant qu'un adulte. Aujourd'hui il ne ressemble certainement pas du tout à la cellule primordiale.

3° Nous comprendrons qu'on ne doit pas chercher à expliquer les ontogénèses par elles-mêmes. Leur justification est dans les phylogénèses. Pourquoi les métamorphoses, quand elles ne sont pas adaptatives (et même quand elles le sont) ? Pourquoi les calyptostases ? Pourquoi un *Trombidion*, après l'éclosion de l'œuf, est-il un animal inerte, simplifié, sans défense, puis un animal actif, puis, de nouveau, un animal inerte et simplifié d'où sort un 2° animal actif lequel donne naissance à un 3° animal inerte d'où sort l'adulte ? Ces avatars sont inexplicables dans le temps t .

Vouloir expliquer les ontogénèses par elles-mêmes, c'est poser en principe que la vie individuelle se déroule conformément à notre logique. Or un tel principe est sûrement faux puisqu'il ne tient aucun compte de l'autre sorte de vie et que la vie individuelle, sans cette autre sorte de vie, n'existerait pas. Si plusieurs phénomènes se conditionnent, l'explication de l'un d'eux a ses sources, en totalité ou en partie, dans les autres.

Donc si nous observons, dans des ontogénèses, certains changements, et que nous nous étonnons parce que ces changements nous paraissent illogiques, ou bien parce qu'ils n'ont pas lieu aux moments qui nous paraissent illogiques, par exemple lorsqu'ils se font avant leurs causes, nous nous étonnons en vain. Qu'un animal n'acquière des callosités qu'au moment où elles

ont à servir n'a rien de surprenant, même si les callosités sont héréditaires, et il n'est pas davantage surprenant qu'un autre animal les ait avant de s'être accroupi, avant même d'être sorti de l'œuf ou du ventre de sa mère, puisque cet animal a vécu dans le temps T avant de naître dans le temps t . L'illogisme n'est pas dans les faits. Il est plutôt de chercher dans l'ontogenèse une explication qu'elle n'a pas à nous donner.

Pour ne pas oublier cela, définissons les ontogenèses de la manière suivante :

Une ontogenèse, à une époque du temps T , est la succession des états dans lesquels un animal a été mis, à cette époque, par ses phylogénèses, celles-ci étant superposées dans l'ordre chronologique du temps t .

Cette succession d'états n'est apparemment soumise qu'à une règle : être telle que la vie individuelle continue et se transmette.

4^o Nous comprendrons qu'il faut employer le langage du temps T , toutes les fois que cela est possible, pour décrire les phénomènes. Si un organe régresse en harmonie ascendante, un vestige de cet organe dans le temps T se présente comme une ébauche du même organe dans le temps t . Nous l'appellerons un vestige.

5^o Nous comprendrons qu'une ontogenèse ne nous renseigne sur l'évolution que dans la mesure où nous pouvons la comparer à d'autres ontogenèses. La comparaison est d'autant plus fructueuse que nous pouvons la faire à un plus grand nombre de niveaux bien déterminés.

Les ontogenèses diffèrent les unes des autres, dans un phylum, pour chaque changement AB définissable et discernable, par le stade auquel elles sont parvenues, par leur degré d'avancement dans une orthogenèse. Certaines ontogenèses marquent une avance, d'autres un retard, et c'est ainsi que le temps T s'introduit, qu'il y ait ou non des fossiles dans le phylum.

VI. — RÉSUMÉ

Un animal (un être vivant quelconque) a deux sortes de vie, une individuelle et une autre, celle de ses ancêtres. Il n'a conscience que de la première mais sans l'autre il ne vivrait pas.

A chaque sorte de vie il faut faire correspondre une sorte de temps. Le temps t , ou temps ontogénétique, est celui de la vie individuelle. Le temps T , le temps phylogénétique, est celui de la vie ancestrale. C'est aussi celui de la vie des descendants.

Les effets d'une évolution dépendent à tout instant de l'âge dans le temps t . Un animal n'évolue pas en vue de l'adulte. S'il est à tel âge, qu'il soit jeune ou vieux, il évolue en vue de cet âge.

Une phylogénèse est une évolution à un âge déterminé. T varie seul. D'après cette définition un animal a plusieurs phylogénèses. Il en a même théoriquement une infinité. Les phylogénèses d'un animal peuvent changer beaucoup d'un âge à l'autre (diverger) ou se ressembler (être parallèles).

Une ontogenèse est ce qui se passe lorsque t varie seul. Dans une évolution T et t varient.

La loi biogénétique de répétition des caractères est dépourvue de signification parce qu'une fonction d'une seule variable temps ne peut reproduire d'aucune manière une fonction où le temps est représenté par deux variables indépendantes. L'ontogenèse n'a rien à répéter. Elle arrive à l'adulte par une voie qui lui est propre. Un changement qui se fait de A à B dans les phylogénèses de tout un phylum peut se faire uniquement de B à A dans les ontogenèses de ce même phylum (inversion).

L'ontogenèse n'est pas un phénomène qu'on puisse expliquer par lui-même. Son explication est dans les phylogénèses. À chacun de ses âges, à l'époque T , l'animal est défini par la phylogénèse de cet âge. Si les phylogénèses des différents âges ont beaucoup divergé le développement est discontinu.

On ne risque pas d'oublier la dualité du temps si l'on cherche à se représenter les évolutions par des diagrammes chronologiques. Dans ces diagrammes les deux sortes de temps sont des coordonnées indépendantes et on les compte sur deux axes perpendiculaires dans un plan (fig. 1).

Le comportement chronologique d'un changement évolutif de caractère (A devient B ou B devient A) peut alors être symbolisé par une ligne du diagramme. Les cas simples (je les appelle harmoniques) sont ceux où le changement de caractère ne peut avoir lieu que dans un seul sens (une fois) dans toutes les ontogenèses et dans toutes les phylogénèses du phylum. La ligne symbolique LH est alors toujours descendante (harmonie descendante), ou toujours montante (harmonie ascendante), ou verticale (harmonie verticale). Les lignes LH ont des formes (ou plutôt des allures) faciles à prévoir. Ce sont celles des figures 2 à 16. Les cas harmoniques, ou paraissant l'être, sont de beaucoup les plus nombreux. L'évolution AB , dans ces cas, est une orthogenèse.

Considérée en gros, l'évolution est irréversible mais elle ne l'est pas en détail dans les phylogénèses, particulièrement si le changement AB est vertical. Une hypothèse de conciliation, schématisée par les figures 17 à 19, consiste à supposer que les variations sont des aspects temporaires, instables, du changement AB . On distingue ces aspects, pendant lesquels AB est réversible, des résultats acquis (fixés), ou la notion d'harmonie peut être gardée. Quand le changement de caractère passe d'un niveau de fixation à un autre (quand il se décroche) il n'est pas nécessairement instable, mais il peut l'être. S'il l'est, il se stabilise, très lentement ou très vite, au niveau suivant.

Les diagrammes conviennent au développement continu comme au développement discontinu. Si le développement est discontinu on a le grand avantage de pouvoir définir des niveaux et par conséquent de pouvoir faire des comparaisons phylogénétiques plus variées et plus précises, plus propres à améliorer notre connaissance de l'évolution.

(Laboratoire de Zoologie du Muséum national
d'Histoire naturelle, Paris).

TRAVAUX CITÉS

1. GRANDJEAN (F.). — Sur la distinction de deux sortes de temps en biologie évolutive et sur l'attribution d'une phylogenèse particulière à chaque état statique de l'ontogenèse (*C. R. Ac. Sciences Paris*, t. **225**, pp. 612 à 615, 1947).
2. *Id.* — L'harmonie et la disharmonie chronologiques dans l'évolution des stases (*C. R. Ac. Sciences Paris*, t. **225**, pp. 1047 à 1050, 1947).
3. *Id.* — Sur le phénomène des écarts (*C. R. Ac. Sciences Paris*, t. **227**, pp. 879 à 882, 1948).
4. *Id.* — Les deux sortes de temps du biologiste (*C. R. Ac. Sciences Paris*, t. **233**, pp. 336 à 339, 1951).
5. *Id.* — Les relations chronologiques entre ontogénèses et phylogénèses d'après les petits caractères discontinus des Acariens (*Bull. Biol. France et Belgique*, t. **85**, pp. 269 à 292, 1951).
6. *Id.* — Sur les variations individuelles. Variations (écarts) et anomalies (*C. R. Ac. Sciences Paris*, pp. 640 à 643, 1952).
7. VACHON (M.). — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement postembryonnaire chez les Araignées (*Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2e série, t. **25**, pp. 294 à 297, 1953).