INTRODUCTION

Le tableau *La lecture*, œuvre du peintre belge néo-impressionniste Théo Van Rysselberghe, montre l'intimité d'un intérieur parisien où plusieurs hommes s'affairent et discutent autour d'un ouvrage. L'un d'entre eux est Félix Le Dantec[1]. S'il n'est aujourd'hui plus connu que par les historiens de la biologie, il fut aux alentours de 1900 l'un des scientifiques les plus célèbres de France, y compris auprès du grand public cultivé. Ses très nombreux ouvrages, à la fois œuvres de vulgarisation et essais de philosophie scientiste lui assurèrent en effet une notoriété au moins égale à celle de son contemporain Henri Poincaré ; et à l'époque où ce tableau fut peint, le modèle était bien plus connu que l'artiste. Même s'il subsiste encore une maigre notice sur la vie et la carrière de Le Dantec dans l'édition 2008 du *Petit Larousse*[2], le rapport de prestige s'est inversé depuis.

C'est que ce biologiste philosophe fut un farouche partisan de l'hérédité des caractères acquis, et donc un des chefs de file français de ce que l'on appelle le néolamarckisme. Ce courant composite, internationalement représenté, fut partie prenante dans le grand débat qui agita la biologie à propos des mécanismes de l'évolution des espèces. Celui-ci s'ouvrit officiellement en 1859, avec la publication du célèbre livre de Darwin ; car si l'illustre naturaliste anglais parvint à convaincre rapidement la majorité des scientifiques de la réalité du fait de l'évolution, il ne put en revanche en faire autant à propos du mécanisme principal qu'il proposait, celui de sélection naturelle. Jusqu'à l'élaboration de la *Théorie Synthétique*, à la fin des années 1930 et au début des années 1940, d'âpres discussions eurent lieu sur la façon dont procédait effectivement l'évolution organique. Dans ce débat long de plus de soixante dix ans, l'historiographie oppose souvent deux écoles ; celle conduite par August Weismann, qui pensa pouvoir se passer de l'hérédité des caractères acquis, et qui put ainsi prétendre rénover le darwinisme sous une forme plus orthodoxe, rapidement baptisée néodarwinisme ; et puis tous les autres évolutionnistes, tenants d'une vision plus œcuménique des facteurs évolutifs, et ne renonçant pas à l'idée que l'hérédité des caractères acquis avait son mot à dire dans la formation des espèces. La *Synthèse moderne* fut une synthèse car elle

[1] Nous devons la connaissance de cette information à la thèse de François Bouyssi :
F. Bouyssi, *Alfred Giard (1846-1908) et ses élèves : un cénacle de « philosophes biologistes », Aux origines du scientisme ?*, Paris, 1998.
[2] On y lit : « Partisan convaincu des doctrines de Lamarck, il a créé la notion d'assimilation fonctionnelle. »
Le Petit Larousse, Dictionnaire 2008, 2007, p. 1461.

rendait compatible l'hypothèse de sélection naturelle des néodarwiniens avec le fonctionnement particulaire de l'hérédité des mendéliens, qui depuis 1900 étaient parvenus à rationaliser le champ complexe des phénomènes héréditaires. En montrant (au mieux) ou en pensant (le plus souvent) que la génétique des populations, fruit de cette synthèse, était un cadre théorique suffisant à l'explication des principaux faits des différentes disciplines des sciences de la vie (zoologie, botanique, paléontologie, etc.), les tenants de la *Synthèse* développèrent un évolutionnisme étanche à l'idée d'hérédité des caractères acquis. La réussite de leurs explications, la généralité qu'elles offraient, engagea la plupart des scientifiques à souscrire à ce nouveau paradigme, qui constitue encore le cadre théorique dominant à l'heure actuelle. Depuis, les néodarwiniens font donc figures de précurseurs d'une histoire valorisée, et les néolamarckiens apparaissent comme les grands perdants, ceux qui se sont fourvoyés dans une conception fausse de la transformation des espèces. La science a ceci de spécifique qu'elle procède inlassablement à un travail de consolidation de ses fondements, ce qui l'amène toujours à exclure rétroactivement les branches qui ne se sont pas avérées fécondes. Aussi l'historiographie des errements néolamarckiens est-elle encore bien mince en comparaison de l' « industrie darwinienne ».

Ce travail a pour objectif principal d'éclairer l'histoire française de ce courant, c'est-à-dire de comprendre l'essence, l'origine et les enjeux des conceptions théoriques des néolamarckiens quant aux mécanismes présidant à l'évolution. Il prolonge et approfondit un travail effectué à l'Université Denis-Diderot (Paris VII), dans le cadre d'un DEA d'histoire des sciences, et qui portait spécifiquement sur la figure de Julien Costantin, un des principaux botanistes français adhérant à une conception néolamarckienne de la transformation des espèces[3].

[3] L. Loison, *Le transformisme de Julien Costantin (1857-1936), Enjeux et limites d'une théorie néolamarckienne*, Mémoire de DEA, sous la direction de Stéphane Tirard, Université Paris VII Denis-Diderot, 2004.

Définition du (néo)lamarckisme

Dans un article désormais classique, David Hull propose de réviser radicalement la façon qu'ont les philosophes de considérer les théories scientifiques[4]. Il ne faut plus les regarder comme des entités atemporelles, c'est-à-dire des groupements d'axiomes, mais au contraire comme des objets historiques, inscrits dans la continuité d'une lignée effective et généalogique d'idées. Cette thèse, l'auteur n'hésite pas à la développer complètement, puisqu'il retire toute pertinence au contenu des théories lorsqu'il s'agit d'en proposer une définition explicitée par un nom. Ainsi, s'il existe une continuité généalogique avérée entre deux groupements d'énoncés logiquement incompatibles, voire opposés, alors il faut néanmoins admettre qu'il s'agit là de la même théorie. Si l'on comprend l'intérêt de cette perspective dans le cadre du contexte logiciste de la philosophie des sciences anglo-saxonne, il nous paraît difficile de suivre l'auteur jusque dans ses dernières conclusions.

Car pour le cas qui nous concerne, renoncer à toute tentative de caractérisation théorique du néolamarckisme reviendrait à rendre presque impossible un travail historiographique. Très vite, il faudrait se contenter de jugements généraux mettant au premier plan sa supposée hétérogénéité. Conjointement, Lamarck apparaîtrait comme précurseur, et certains évolutionnistes français du milieu du XXe siècle comme continuateurs de cette histoire. Or, l'étude attentive des textes montre nettement l'écart important qui sépare les thèses de Lamarck de celles de ses émules autoproclamés ; symétriquement, il n'y a pas équivalence entre les idées de ces évolutionnistes et celles de biologistes moins anciens comme par exemple Pierre-Paul Grassé ou Albert Vandel. Mais ceci n'est envisageable qu'à condition de proposer une caractérisation théorique de ce que fut le néolamarckisme, et en particulier le néolamarckisme français. Le travail qui suit est donc d'abord un essai d'histoire épistémologique.

Ceci étant dit, est-il besoin de rappeler que l'analyse épistémologique n'a pas pour but de trahir l'histoire mais au contraire d'aider à sa compréhension ? Elle est d'autant plus nécessaire, pour le cas qui nous occupe, que le néolamarckisme français est un objet fuyant pour l'historien, qui, comme cela a été déjà de nombreuses fois rappelé, ne trouva jamais une incarnation concrète dans un livre qui eût fait office de référence doctrinale. Néanmoins, le fait que l'unité de cette pensée ne se laisse pas saisir facilement ne signifie pas que celle-ci fut hétéroclite, au point qu'une histoire doive nécessairement prendre la forme d'une

[4] D. Hull, « A Matter of Individuality », *Philosophy of Science*, September 1978, 45, pp. 335-360.

juxtaposition de conceptions, chacune étant propre à un des principaux personnages. Bien au contraire, la lecture des textes nous a rapidement indiqué qu'il était possible de traiter le néolamarckisme français comme un tout, à la fois suffisamment spécifique pour ne pas être réductible à un découpage simplement géographique d'une idéologie générale, et suffisamment homogène pour donner lieu à une analyse globale. Ce traitement prétend s'appuyer directement sur la logique interne de la pensée néolamarckienne, sur une rationalité à l'ébauche qui ne put jamais se décoller complètement des conditions historiques qui la virent émerger. C'est donc bien d'une reconstruction rationnelle dont il s'agit ici, mais une reconstruction qui loin de trahir son objet, espère lui donner la consistance qui échapperait à une simple description historique.

Il peut paraître étonnant que l'on tente une reconstruction rationnelle d'un objet qui finalement – c'est-à-dire rétrospectivement - fit la preuve de son irrationalité. A l'évidence, le néolamarckisme n'a pas résisté à l'épreuve de la profondeur temporelle. Mais l'échec final ne peut faire oublier que ce transformisme fut une tentative sincère, construite et raisonnée de comprendre le fonctionnement de l'évolution sans s'écarter des principes qui semblaient nécessairement consubstantiels de l'activité scientifique, et d'abord celui qui lie tout savoir certain à son expérimentabilité directe. Certes, les néolamarckiens, au regard du savoir actuel, se sont trompés ; mais leur erreur ne fut pas pure folie, et connaît des raisons qui méritent de retenir l'attention. Bien que l'ouvrage se soit finalement écroulé, il fut réalisé selon une certaine logique qui ne fut pas simplement le décalque de l'idéologie du temps ; la restitution critique de cette logique est le sillon que nous avons pris parti de suivre. Lorsque nous parlons de reconstruction rationnelle, l'adjectif « rationnelle » renvoie donc simultanément à la rationalité propre du transformisme néolamarckien français et à celle aujourd'hui à l'œuvre dans la théorie de l'évolution. De leur mise en tension il nous a semblé qu'il était possible de faire apparaître certaines questions décisives pour la compréhension de cette histoire.

Tout ceci nous oblige à proposer une définition théorique du néolamarckisme, c'est-à-dire une définition renvoyant à son essence et à sa logique interne, et indépendante des contingences historiques locales. Celle-ci doit permettre de saisir tout à la fois l'unité de ces discours, mais aussi les points qui les différencient. Caractériser les différentes théories explicatives de l'évolution qui s'affrontèrent durant cette période n'est pas aisé, tant il semble qu'il ait existé chaque version dans l'espace des possibles. Beaucoup de biologistes, pour ne rien simplifier, proposaient des compromis entre plusieurs explications classiquement

identifiées[5] que sont le néodarwinisme, le néolamarckisme, le mutationnisme et l'orthogenèse.

Quelques mots d'abord en ce qui concerne la terminologie elle-même. Le vocable « néolamarckisme » n'a pas été forgé par les historiens mais est une invention des transformistes américains de la fin du XIXe siècle[6], qui revendiquaient (abusivement) la concordance de leurs conceptions avec celle de l'illustre naturaliste français. En France, le terme fut souvent repris, même si certains lui préférèrent celui de « lamarckisme » pour marquer les différences jugées profondes qui séparaient leur transformisme de celui de leurs contemporains américains. Pour notre part, et d'abord pour ne pas alourdir inutilement la rédaction, nous emploierons indifféremment les deux substantifs, néolamarckisme et lamarckisme, pour qualifier l'ensemble de ces théories, et utiliserons l'expression « théorie de Lamarck » lorsque nous traiterons spécifiquement les vues du savant français.

Ceci étant posé, il reste l'essentiel, soit essayer de produire une définition opératoire du néolamarckisme. Une telle définition, nous semble-t-il, doit s'appuyer sur la manière dont les scientifiques comprenaient la variation organique. Selon qu'ils lui attribuaient la valeur d'une *cause* ou d'un *effet*, il est possible de saisir comment se déployaient leurs explications évolutionnistes. Le néolamarckisme, tout comme la théorie de Lamarck d'ailleurs, parce qu'il est une pensée causaliste de la nature, au sens classique de la mécanique cartésienne, considère la variation comme un effet. L'explication scientifique doit donc en priorité s'attacher à la compréhension de sa cause. L'évolution étant conçue comme la somme algébrique des variations individuelles, révéler la cause de celles-ci explique en totalité la transformation des espèces. Tous les néolamarckismes sont construits sur cette conception ; ils sont une pensée de la *variation* alors que l'approche (néo)darwinienne est une pensée de la *variété*. La première se déploie dans le temps, la seconde dans l'espace. La variation se comprend par rapport à l'antécédent dans un cas, la variété par l'altérité dans l'autre.

L'explication (néo)darwinienne est fondée sur la reconnaissance d'une hétérogénéité initiale synchronique, soit un champ de variétés intra-populationnelles, qui initie le processus de sélection naturelle. L'explication néolamarckienne, ignorant toute considération populationnelle, est fondée sur la caractérisation d'une transformation individuelle

[5] Ces quatre grandes catégories de théories explicatives sont celles traditionnellement retenues par l'historiographie. Voir par exemple P. J. Bowler, *The Eclipse of Darwinism*, The Johns Hopkins University Press, London, 1992.

[6] L'entomologiste Alpheus S. Packard proposa en effet en 1885 le terme « Neo-Lamarckism » pour qualifier les conceptions de l'école transformiste américaine.

diachronique, qui constitue l'incrément du processus d'évolution des lignées. La variété est pour certains la *cause* de la sélection naturelle, et partant de l'évolution ; la variation est pour d'autres l'*effet* de facteurs primaires, qu'il s'agira donc d'identifier. Cette définition permet dès à présent d'éclairer pourquoi l'aspect original de l'hypothèse darwinienne fut si peu compris au XIXe siècle. C'est que le mécanisme de sélection naturelle renvoie à une idée de la causalité éloignée de la conception classique (c'est-à-dire mécanique), qui à l'époque était le modèle épistémologique dominant. D'où cette idée commune à quantité d'évolutionnistes de vouloir compléter la théorie de Darwin en s'attachant à l'explication des « causes » de la variation ; la notion de cause étant alors entachée de nombreuses imprécisions et ambiguïtés.

Chez Lamarck, la variation est l'effet de deux causes : l'une est la capacité propre aux structures vivantes de complexifier leur organisation, l'autre est l'influence directe ou indirecte des circonstances rencontrées[7]. Pour les néolamarckiens américains, Alpheus Hyatt et Edward Drinker Cope en tête, la variation est également l'effet d'une double cause, l'une interne (une force de croissance), l'autre externe (l'adaptation au milieu). Néanmoins, une différence majeure avec Lamarck réside dans la compréhension de cette force interne expansive. Pour Lamarck, il n'y a rien qui ne contrevienne aux lois physiques normales, c'est-à-dire celles à l'œuvre dans le monde des corps bruts. Ces lois, lorsqu'elles s'appliquent à des objets non vivants, tendent à les détruire progressivement. Si au contraire les corps vivants s'organisent de plus en plus, ce n'est pas parce qu'il existerait une loi spécifique s'appliquant exclusivement à eux, une force vitale, qui s'opposerait aux lois physiques ; c'est uniquement parce que les lois physiques s'appliquent à des corps doués d'une certaine organisation, un « ordre des choses » qui permet d'obtenir un résultat différent, sans qu'il soit besoin d'invoquer une loi particulière. Pour les néolamarckiens américains, en revanche, cette force interne de croissance (nommée « bathmism » par Cope[8]) s'oppose aux lois physico-chimiques classiques[9]. L'anagenèse est pilotée par une loi évolutive spécifique, qui, en opposition aux lois physiques entraînant la catagenèse, détermine seule les processus caractéristiques du vivant, au premier rang desquels la variation évolutive ascendante. Une telle conception appelle souvent à rapprocher la recherche scientifique de la foi religieuse, et c'est exactement ce qu'il advint. Cet évolutionnisme, parce qu'il supposait l'existence d'une force particulière

[7] Nous renvoyons au corps du texte pour les références et les citations extraites de l'œuvre propre de Lamarck.
[8] E. D. Cope, *The Primary Factors of Organic Evolution*, Chicago, The Open Court Publishing Company, 1896, p. 479.
[9] *Ibid*., pp. 473-474.

et inconnaissable, fut l'occasion de réintroduire des considérations théologiques explicites au cœur de la science[10].

Selon que vous portez préférentiellement votre attention sur la cause interne ou sur la cause externe de la variation, vous parcourez alors toutes les possibilités de l'explication néolamarckienne, depuis l'orthogenèse au sens strict lorsque la cause externe s'est totalement effacée au profit de la cause interne, jusqu'à un transformisme fonctionnaliste adaptatif assumé lorsque c'est l'inverse qui se produit. L'école américaine fut à proximité immédiate d'une compréhension orthogéniste de l'évolution, la cause interne étant considérée comme hiérarchiquement supérieure aux causes externes de la variation. Certains de ses continuateurs, comme le paléontologue H. F. Osborn, accentuèrent cette inclination et développèrent des conceptions classiquement orthogénistes.

Le néolamarckisme français fut à l'opposé de cette conception ; la variation évolutive est pour ces scientifiques exclusivement la résultante d'une cause externe, le milieu. L'évolution n'est donc pas identifiable à une longue marche régulière au cours des temps géologiques mais au contraire à une somme de variations locales en fonction des milieux rencontrés. L'opposition se poursuit lorsqu'on s'attache à comprendre la manière dont ces scientifiques plaçaient le processus évolutif au sein des phénomènes naturels. A la différence de leurs collègues américains, ils se refusèrent à l'idée qu'il pouvait exister une force particulière à l'œuvre dans les corps vivants et qui serait responsable de leur évolution. Leur néolamarckisme fut un transformisme strictement matérialiste. Une telle conception excluait d'emblée la réintroduction de considérations théologiques au sein de leur spéculations théoriques ; de fait, ce matérialisme se prolongea souvent par un athéisme sans concession.

Définir le néolamarckisme par la valeur attribuée à la variation semble donc permettre de caractériser en propre ces conceptions de l'évolution des espèces. Cette définition permet aussi d'identifier plus précisément le néolamarckisme français au sein des autres néolamarckismes, et particulièrement de le différencier de l'école paléontologique américaine. On l'aura remarqué, il n'a jusqu'à présent pas été question d'hérédité des caractères acquis. Pourtant, depuis Weismann (1883), il est courant de caractériser le néolamarckisme comme

---

[10] Voir par exemple E. D. Cope, *Theology of Evolution*, Philadelphia, 1887. On lit à la page 39 (nous traduisons) :

« Récapitulons. Les preuves qui soutiennent la croyance en un grand Esprit aujourd'hui invisible pour nous […] sont fondées sur la connaissance que nous possédons du contrôle qu'exerce l'esprit sur la matière. Celle-ci provient de trois sources : La première ; du dessein montré par l'énergie des corps vivants. La seconde ; du contrôle par la vie de l'énergie chimique. La troisième ; du pouvoir directeur de l'esprit sur le processus de l'Evolution. »

une explication de l'évolution faisant majoritairement appel au processus d'hérédité des caractères acquis. Il est indéniable que repérer cette expression dans les considérations d'un évolutionniste est un indice fort en faveur d'une compréhension néolamarckienne de l'évolution. Néanmoins, si ce mode d'hérédité est nécessaire au néolamarckisme, il n'est ni fondateur, ni même discriminant.

Il n'est pas discriminant car des évolutionnistes darwiniens, et Darwin le premier, ont pendant un temps continué de postuler son existence. Plus étonnant encore, l'adhésion à ce mode d'hérédité n'appelle pas nécessairement une conception évolutive du vivant. Nombreux sont les auteurs qui, depuis Aristote, ont soutenu l'existence de l'hérédité des caractères acquis sans pour autant développer une vision transformiste de la Nature. Plus proches de notre histoire, des naturalistes indiscutablement fixistes comme Frédéric Cuvier ont également accepté ce mode d'hérédité[11].

Arrivés à ce point, il nous apparaît indispensable d'introduire une double distinction cruciale quant au syntagme « hérédité des caractères acquis ». Celui-ci peut renvoyer à au moins trois conceptions non équivalentes qu'il s'agit de distinguer absolument. D'une part, il est important de considérer le niveau d'échelle auquel se réfère l'emploi de l'expression hérédité des caractères acquis. On peut globalement en distinguer deux, celui de la lignée phylétique (P) et celui de l'organisme individuel et de sa descendance directe (O). D'autre part, mais simultanément, il est nécessaire de comprendre si l'usage de cette expression prend la valeur d'un énoncé descriptif (D) ou celle d'un mécanisme explicatif (M). Si l'on croise ces deux critères de spécification, on obtient alors trois conceptions rattachées à la même formulation.

SENS 1. A l'échelle de la phylogenèse, tout d'abord, l'idée d'hérédité des caractères acquis renvoie simplement au fait que, quels que soient les mécanismes en jeu, les espèces acquièrent au cours du temps des caractères nouveaux, adaptatifs ou non. L'énoncé prend bien là un sens descriptif car il ne présuppose aucune hypothèse sur la manière dont procède cette acquisition (P+D). Si ce sens peut nous paraître trivial, il ne l'était pas forcément à l'époque. Les thèses de Weismann, par exemple, étaient souvent comprises par les biologistes français comme y contrevenant.

SENS 2. A la même échelle, on peut en plus considérer que cette acquisition phylétique s'explique par la sommation dans le temps long d'acquisitions individuelles, l'hérédité des

[11] J. Gayon, « Hérédité des caractères acquis », in P. Corsi, J. Gayon, G. Gohau, S. Tirard, *Lamarck, Philosophe de la nature*, PUF, 2006, pp. 105-163.

caractères acquis renvoie alors au mécanisme microévolutif qui explique l'épigenèse macroévolutive (P+M). A l'échelle de la phylogenèse, cette idée prend bien la valeur d'un mécanisme. La même idée, mais considérée cette fois-ci à l'échelle de l'organisme individuel prend alors un sens descriptif : de quelque manière que ce soit, des modifications induites par l'environnement au niveau de l'individu réapparaissent au moins partiellement dans sa descendance (O+D). Le concept d'assimilation génétique développé par Waddington dans les années 1950[12] renvoie précisément à cette acception : on observe la transmission héréditaire de variations induites, que l'on explique au moyen de processus sélectifs et génétiques.

SENS 3. Enfin, à l'échelle de l'organisme individuel toujours, l'hérédité des caractères acquis peut qualifier un mécanisme physiologique spécifique qui autorise la transmission héréditaire partielle ou totale des effets phénotypiques produits par l'environnement sur un organisme vivant (O+M).

Cette double distinction est bien sûr loin d'épuiser la polysémie de l'expression « hérédité des caractères acquis », néanmoins, nous pensons qu'elle est peut-être la plus fondamentale, au moins pour l'histoire qui nous occupe. L'analyse rétrospective fait que l'on a tendance à prêter directement à cet énoncé la valeur d'un mécanisme opérant à l'échelle de l'individu (SENS 3), alors que, à certains moments, et surtout au début de l'histoire néolamarckienne, ce furent davantage les acceptions descriptives que les biologistes français faisaient leurs. Une des principales difficultés est de comprendre dans la littérature transformiste à quel sens renvoie l'emploi de cette expression. Assurément, la chose était très confuse. On trouve souvent au sein des mêmes textes des passages qui expriment une compréhension descriptive, à l'échelle de la phylogenèse ou de l'individu, alors que d'autres montrent nettement que l'hérédité des caractères acquis était mobilisée en tant que mécanisme physiologique opérant à l'échelle de l'organisme individuel. Cette ambiguïté entre description et explication se retrouve d'ailleurs à chaque moment de l'histoire du néolamarckisme, et demande une vigilance toute particulière. Le débat avec Weismann fut d'abord l'occasion de la révéler partiellement et éclaire rétrospectivement la complexité attachée à la signification du syntagme « hérédité des caractères acquis ».

Cette complexité se mesure également au fait que ni les sens descriptifs ni même le sens physiologique ne renvoient obligatoirement à une compréhension néolamarckienne de l'évolution, comme nous le disions. On peut très bien accepter que l'évolution procède globalement par incorporation dans la phylogenèse de caractères nouveaux, tout en

[12] C.H. Waddington, « Genetic assimilation of an acquired character », *Evolution*, 1953, 7, pp. 118-126.

comprenant ce processus comme étant la résultante de mécanismes strictement darwiniens. On peut aussi accepter cet énoncé à l'échelle de l'organisme, comme le faisait Waddington, tout en l'expliquant en termes génétiques et sélectifs. Enfin, on peut même admettre, voire revendiquer, que l'organisme individuel soit physiologiquement capable de transmettre à sa descendance une partie des variations acquises au cours de sa vie, tout en proposant une lecture globale du vivant qui ne soit pas néolamarckienne, ni même transformiste.

Le néolamarckisme, selon nous, renvoie certes nécessairement à l'une ou l'autre de ces acceptions (souvent les trois), mais les subordonne toutes au *processus d'acquisition individuelle* des variations. Hiérarchiquement, le phénomène important est d'abord la capacité d'acquérir, à l'échelle de l'organisme individuel, voire du protoplasme, des caractères nouveaux, et ensuite, mais secondairement seulement, de les transmettre par hérédité. Toute théorie néolamarckienne s'articule donc nécessairement autour de deux notions : celle de plasticité et celle d'hérédité. C'est pourquoi il nous a semblé qu'il était possible de comprendre l'histoire du néolamarckisme français en s'attachant prioritairement à l'étude de ces deux notions, même si elles furent rarement explicitées à l'époque[13].

L'idée de plasticité doit permettre l'explication de la variation de l'individu, celle d'hérédité sa persistance au-delà de l'individu. De façon plus générale, la notion de plasticité renvoie bien à la volonté de mettre à jour un chemin causal dont la variation est l'effet terminal. C'est donc elle, en premier lieu, qui vient fonder une compréhension néolamarckienne de l'évolution. La notion d'hérédité est seconde, et renvoie pour sa part au principe de continuité du vivant. Pour le dire rapidement, le néolamarckisme, et plus particulièrement le néolamarckisme français, fut une pensée organisée par les catégories de causalité et de continuité, la première primant la seconde. La causalité n'est explicable que si les organismes sont doués d'une certaine plasticité, soit une capacité spécifique à se déformer. La continuité n'est envisageable que si ces déformations sont au moins pour partie héréditaire. Ecrire l'histoire du néolamarckisme français renvoie donc à apprécier comment, au cours du temps, ces deux notions ont structuré, par leur dialogue incessant, les recherches des biologistes. C'est ce projet que nous nous sommes prioritairement fixé. Le plan que nous avons retenu en est l'expression la plus directe.

Cette appréciation épistémologique du néolamarckisme n'est pas sans rapport avec l'histoire française de ce courant. Durant sa période de développement (1880-1900), c'est

[13] On les retrouve néanmoins presque explicitées dans les titres de certains textes. Par exemple : M. Caullery, *Variation et hérédité, Tendances et problèmes actuels*, Alcan, 1910.

essentiellement l'idée de plasticité qui sous-tendait les programmes de recherche de cet évolutionnisme. Le transformisme expérimental, élaboré en botanique dès le début des années 1880, est d'abord un essai d'incarnation empirique de cette notion. Ce n'est que progressivement que l'équilibre s'est déplacé, et que l'on jugea primordial de développer également une approche expérimentale des questions liées à l'hérédité. Ce décentrage vers le pôle héréditaire correspond dans ses grandes lignes à la période de durcissement du néolamarckisme français (1900-1940). Le couple plasticité/hérédité semble bien structurer l'essence et l'histoire du néolamarckisme, et apparaît donc comme une entrée féconde pour tenter une analyse épistémologique et historique de ce transformisme.

L'historiographie néolamarckienne

Bien que moins étudiée que l'histoire du darwinisme ou même celle du néolamarckisme américain[14], l'histoire du néolamarckisme français a néanmoins déjà fait l'objet d'un certain nombre de travaux qu'il nous faut rapidement présenter. Certains furent pour nous riches d'enseignements, nous les convoquerons donc aussi au fur et à mesure de notre développement. L'ordre de présentation renvoie d'abord à la chronologie des publications.

La première étude d'importance fut celle dirigée par Jacques Roger et publiée en 1979 dans la *Revue de Synthèse*[15]. Il s'agit d'un travail collectif, réunissant les contributions de onze auteurs différents (Cl. Blanckaert, A. Diara, F. Dougherty, J.-L. Fischer, G. Gohau, A. Lagarde, G. Laurent, J. Roger, J.-C. Sillard, M. Viré et K. Wellmann). Chacun des auteurs présente un scientifique, non nécessairement français d'ailleurs, et la synthèse de ce travail est l'œuvre de J. Roger. Ces travaux ont permis de préciser le contour d'un objet encore plus flou à l'époque qu'aujourd'hui. En particulier, les textes de M. Viré, G. Gohau et J.-L. Fischer nous ont été d'une aide précieuse[16]. Quant à la synthèse de J. Roger, elle propose notamment de ne pas considérer Lamarck comme précurseur du néolamarckisme, ni de voir cet évolutionnisme comme une simple réponse nationaliste aux thèses de l'Anglais Darwin. Nous

[14] On pourra consulter E. Pfeifer, « The genesis of American Neo-Lamarckism », *Isis*, 1965, 56, pp. 156-167.
[15] « Les néo-lamarckiens français », sous la direction de J. Roger, *Revue de Synthèse*, Albin Michel, juillet-décembre 1979, pp. 279-468.
[16] Ils portent respectivement sur : « La création de la chaire d'Etude de l' « Evolution des êtres organisés » à la Sorbonne en 1888 », « Alfred Giard (1846-1908) », « Yves Delage (1854-1920) : l'épigenèse néo-lamarckienne contre la prédétermination weismannienne ».

souscrivons totalement à ces deux jugements, et aurons l'occasion de les étayer. L'hypothèse la plus intéressante de J. Roger, et nous la retenons également, est que l'identité spécifique du néolamarckisme français renvoie à une conception générale de la science « fondée sur la causalité déterministe »[17]. Cette idée se retrouve bien dans la définition que nous avons proposée. Il s'agira d'expliquer quelle fut sa forme spécifiquement française. En plus de cette étude collective, J. Roger a publié deux articles sur le transformisme français, dont nous avons pris connaissance grâce au recueil posthume qui fut édité en 1995[18]. Chacun des deux contient d'intéressantes hypothèses qui seront discutées plus loin.

En 1984 est parue aux PUF la thèse de Denis Buican portant sur l' « Histoire de la génétique et de l'évolutionnisme en France »[19]. La période retenue s'étend des thèses de Lamarck jusqu'aux conséquences françaises du lyssenkisme. A nouveau, ce travail eut comme intérêt de participer à combler un manque dans l'historiographie ; mais comme l'auteur propose une lecture trop orientée de cette histoire, l'assimilant à un pré-lyssenkisme, nous n'avons pu nous appuyer, la plupart du temps, sur ses conclusions[20].

On trouvera des bases de discussion plus objectives dans le chapitre que Peter J. Bowler a consacré à l' « Antidarwinisme en France » dans son ouvrage classique sur l'éclipse du darwinisme[21]. Venant s'insérer dans une description globale de l'état du débat, ce texte permet de situer l'évolutionnisme français par comparaison. Néanmoins, traité en à peine onze pages, il ne s'agit là que d'une description très générale.

Beaucoup plus dense et abouti est l'article qu'Yvette Conry publia en 1993 sur cette question[22]. Sans conteste, ce texte représente l'étude la plus développée qui ait été proposée. Elle est surtout organisée autour de la comparaison de l'œuvre d'Alfred Giard et d'Edmond Perrier. On regrettera seulement le style excessivement difficile qui fait que ce texte nous a plus servi de confirmation *a posteriori* que de guide *a priori*.

Dans une perspective équivalente, Antonello La Vergata, dans le *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution* dirigé par Patrick Tort, propose un long article sur le

---

[17] *Ibid.*, p. 282.
[18] J. Roger, *Pour une histoire des sciences à part entière*, Albin Michel, 1995. Les deux articles en question sont : « Les positions philosophiques des néo-lamarckiens français », pp. 394-405 (1982) ; « Darwin, Haeckel et les Français », pp. 372-393 (1983).
[19] D. Buican, *Histoire de la génétique et du transformisme en France*, PUF, 1984.
[20] Pour les mêmes raisons, il nous est également apparu très difficile de nous appuyer sur les conclusions des travaux de son principal élève, Cédric Grimoult, dont nous avons lu les deux ouvrages suivants :
C. Grimoult, *Evolutionnisme et fixisme en France*, *Histoire d'un combat, 1800-1882,* CNRS Editions, 1998.
C. Grimoult, *Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France, 1945-1995*, Droz, 2000.
[21] P. J. Bowler, 1992, *op. cit.*
[22] Y. Conry, « Comment a-t-on pu être néo-lamarckien en France (1843-1930) ? », *Nuncius*, 1993, 8, pp. 487-520.

néolamarckisme occidental qui dresse un état des lieux clair et complet des débats autour de 1900[23]. Il est en plus assorti d'une bibliographie très utile.

Complet également, mais cependant moins clair dans son projet, est le travail de thèse que François Bouyssi a consacré à Alfred Giard[24]. Si l'on est stupéfait par l'ampleur des sources bibliographiques réunies, il faut néanmoins avouer que nous ne comprenons pas vraiment ce que l'auteur a voulu en faire. Ce travail nous a été ponctuellement très utile pour des recherches bibliographiques et pour préciser certains points de biographie, mais ne saisissant pas les thèses générales qui y sont défendues, nous n'avons pu les discuter.

L'année suivante, soit en 1999, Stuart M. Persell publiait le seul travail qui jusqu'à présent se proposait de rendre compte globalement de ce que fut le néolamarckisme français[25]. Bien qu'il relève de manière très pertinente qu'il est temps d'aller au-delà du jugement classique d'hétérogénéité, l'auteur choisit cependant un plan qui découpe cette histoire en fonction de quelques acteurs principaux (en l'occurrence quatre : Alfred Giard, Yves Delage, Félix Le Dantec et Jean de Lanessan). Ceci a deux conséquences que l'on peut estimer fâcheuses ; d'abord, une telle structure empêche précisément de discuter directement ce que fut *le* néolamarckisme français pour s'attarder sur des parcours biographiques singuliers ; ensuite, comme l'objet n'est pas défini, on retrouve traités de manière égale des biologistes qui n'eurent pas la même importance dans l'histoire de ce courant, alors que d'autres ne sont pas même mentionnés. Surtout, comme nous nous sommes trouvé être en complet désaccord avec nombre d'intérprétations, il n'est donc certainement pas inutile qu'une étude en français vienne proposer une autre lecture de cette histoire.

Enfin, mentionnons trois articles récents consacrés spécifiquement à certaines figures de ce néolamarckisme et qui ont facilité notre travail. Deux sont l'œuvre de Stéphane Tirard ; l'un porte sur la botanique expérimentale de Gaston Bonnier[26], l'autre consiste en une comparaison des thèses transformistes de ce dernier avec celles d'Edmond Perrier. Le troisième article, publié par Marion Thomas, est d'abord consacré à la figure de Louis

---

[23] A. La Vergata, « Néo-lamarckisme », in P. Tort (sous la direction de), *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 3185- 3202.
[24] F. Bouyssi, 1998, *op. cit.*
[25] S. M. Persell, *Neo-Lamarckism and the Evolution Controversy in France, 1870-1920,* The Edwin Mellen Press, 1999.
[26] S. Tirard, « Gaston Bonnier (1853-1922) : un botaniste lamarckien », *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2003, 2, pp. 157-186.
S. Tirard, « L'hérédité des caractères acquis, les termes d'un enjeu pour deux biologistes français, Gaston Bonnier (1853-1922) et Edmond Perrier (1844-1921) », actes du colloque de la Société de Philosophie Biologique, Muséum d'Histoire Naturelle, 18 juin 2002 Marseille, *Épistémologie et évolution, L'inné et l'acquis dans l'évolution*, Marseille, Presses Universitaires de Provence, pp. 65-76.

Blaringhem ; il est plus synthétique que les deux précédents et dresse également les contours d'une histoire globale[27] que nous rejoignons pour l'essentiel.

En plus de ces travaux prioritairement consacrés au néolamarckisme français, d'autres textes qui abordent ces questions moins directement nous ont été également fort profitables. Ceux de Georges Canguilhem d'abord, et notamment son article classique sur la notion de milieu[28] ; les nombreuses entrées du dictionnaire de Patrick Tort nous ont aussi souvent facilité le travail, en permettant une orientation rapide et aisée des recherches[29] ; les travaux de Jean-Louis Fischer, notamment ceux portant sur le développement de la biologie marine en France, nous ont également été d'une aide précieuse[30] ; enfin, les travaux menés conjointement par Jean Gayon et Richard Burian sur l'histoire de l'hérédité et de la génétique en France, qui ont donné lieu à plusieurs publications[31], ont attiré notre attention sur certains points qui se sont avérés fondamentaux.

Pour clore cette partie consacrée à la bibliographie, ajoutons que deux sites internets nous ont permis de consulter facilement les textes de Lamarck et de Darwin : www.lamarck.cnrs.fr et http://darwin-online.org.uk.

---

[27] M. Thomas, « De nouveaux territoires d'introduction du mendélisme en France : Louis Blaringhem (1878-1958), un généticien néolamarckien sur le terrain agricole », *Revue d'Histoire des Sciences*, 2004, 57/1, pp. 65-100.

[28] G. Canguilhem, « Le vivant et son milieu », *La connaissance de la vie*, Vrin, 2003 (1965), pp. 165-198.

[29] P. Tort (sous la direction de), *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996.

[30] Notamment :

J. L. Fischer, « L'aspect social et politique des relations épistolaires entre quelques savants français et la station zoologique de Naples de 1878 à 1912 », *Revue d'Histoire des Sciences*, 1980, 3, pp. 19-26.

J. L. Fischer, « Créations et fonctions des stations maritimes françaises », *La Revue pour l'Histoire du CNRS*, novembre 2002, 7, pp. 26-31.

[31] On retiendra essentiellement :

R. Burian, J. Gayon, D. Zallen, « The Singular Fate of Genetics in the History of French Biology, 1900-1940 », *Journal of the History of Biology*, 1988, 21, pp. 357-402.

R. Burian, J. Gayon, « Un évolutionniste bernardien à l'Institut Pasteur ? Morphologie des ciliés et évolution physiologique dans l'œuvre d'André Lwoff », in M. Morange, *L'Institut Pasteur*, *Contributions à son histoire*, La Découverte, 1991, pp. 165-185.

R. Burian, « Coutagne, Delage, and the Reception of Weismann in France », *Bulletin dHistoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 1995, 2, pp. 182-192.

J. Gayon, « Les premiers pastoriens et l'hérédité », *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 1995, 2, pp. 193-204.

R. Burian, J. Gayon, « The French School of Genetics : From Physiological and Population Genetics to Regulatory Molecular Genetics », *Annual Review of Genetics*, 1999, 33, pp. 313-349.

J. Gayon, R. Burian, « France in the era of mendelism (1900-1930) », *C.R. Ac.Sci.*, *Sciences de la vie*, 2000, 323, pp. 1097-1106.

Comme le plan que nous proposons ne reflète pas directement la chronologie historique, il est nécessaire dans cette introduction d'en dessiner les grandes lignes pour rendre plus accessibles les développements qui vont suivre. Il ne s'agit pas ici de résumer notre travail, mais simplement de donner les repères chronologiques nécessaires à sa bonne compréhension. Pour les mêmes raisons, nous donnons en annexe de courtes notices biographiques des scientifiques qui furent les acteurs principaux de cette histoire. Les éléments biographiques nécessaires à la compréhension des idées développées sont insérés directement dans le corps du texte.

Commençons par décrire brièvement la période qui précéda directement la constitution du néolamarckisme français, moment sur lequel nous ne reviendrons que très ponctuellement par la suite.

Période précédant la constitution du néolamarckisme français, 1860-1879

Bien qu'étant la patrie de Lamarck, il est connu que le transformisme ne s'est imposé que tardivement en France en comparaison des autres nations occidentales. Ceci ne signifie nullement que les doctrines transformistes furent oubliées dès la mort de Lamarck (1829), comme l'a bien montré Pietro Corsi[32]. Néanmoins, l'influence de Cuvier puis de ses disciples, ainsi que le tour rigoureusement positiviste qu'allait prendre l'histoire naturelle et surtout la physiologie du milieu du XIXe siècle empêchèrent le transformisme d'avoir une reconnaissance académique.

Critique explicite de l'évolutionnisme : 1860-1872

La publication du maître-livre de Darwin ne fut pas l'occasion d'une révolution dans la communauté biologique française[33]. Certes, l'ouvrage ne passa pas inaperçu, mais les critiques n'y voyaient rien de plus qu'un avatar moderne des vues de Lamarck[34] ; ce

[32] P. Corsi, *Lamarck, Genèse et enjeux du* trasnformise, 1770-1830, CNRS éditions, 2001.
[33] Pour le détail de cette non introduction, nous renvoyons au travail classique d'Yvette Conry : Y. Conry, *L'introduction du darwinisme en France au XIXe siècle*, Vrin, 1974.
[34] Ce point est bien connu et a été souligné par différents historiens. On pourra notamment consulter J. Farley, « The Initial Reactions of French Biologists to Darwin's *Origin of Species* », *Journal of the History of Biology*, 1974, 7/2, pp. 275-300. L'auteur avance également l'hypothèse que le cadre socio-politique conservateur et

malentendu fut largement renforcé par la traduction française que proposa Clémence Royer en 1862, à partir de la troisième édition anglaise[35]. Le propos de Darwin y est régulièrement malmené dans le corps même du texte ; mais surtout, dans la préface, Cl. Royer inscrit l'œuvre du naturaliste anglais dans une histoire culturelle et scientifique émancipatrice car anticléricale, qui se déroule en droite ligne depuis Platon (présenté comme un socialiste !) jusqu'à l'œuvre dont elle propose ici la traduction. L'histoire, que ce soit celle des hommes ou celle de la vie, est dépeinte comme une progression[36]. Et déjà, première occurrence d'un malentendu qui allait connaître une longue histoire, Darwin est présenté comme le continuateur de Lamarck[37]. Or, comme il était connu que Cuvier l'avait emporté dans son duel avec Lamarck, et comme les vues de Darwin étaient rapidement identifiées par tous à celles de l'illustre naturaliste français, alors la chose apparaissait entendue. Aussi, le darwinisme, et quel que soit le sens que l'on attribue à ce terme, n'eut d'abord aucune incidence sur la recherche française. Les disciples de Cuvier étaient toujours à la tête des principaux postes académiques (du moins à Paris[38]), et la science positive qu'ils appelaient de leurs vœux était incompatible avec l'idée qu'il eût fallu s'attacher à l'explication de l'origine des êtres vivants. Seule semblait scientifique l'étude des organismes dans leur *actualité*, soit qu'il faille mieux en connaître la structure (anatomie, histologie), soit qu'il faille élucider les déterminismes de leur fonctionnement vital (physiologie). Quant aux causes premières, elles étaient bonnes pour les métaphysiciens ou les philosophes, mais certainement pas pour les scientifiques sérieux. Pour se donner une idée de l'atmosphère intellectuelle qui dominait les sciences de la vie en France au milieu du XIXe siècle, il est instructif de parcourir le texte

---

catholique de la France du Second Empire ne fut pas propice à la réception d'un livre au projet ouvertement matérialiste tel que l'était celui de Darwin.

[35] C. Darwin, *De l'origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés*, Paris, Masson, 1862.

[36] Le titre lui-même est l'occasion d'une trahison.

[37] « La vieille théorie de Lamarck, telle qu'il l'a exposée à la fin du siècle dernier, telle qu'elle était conçue en germe par Diderot dans une de ces intuitions rapides dont son esprit était si fécond, telle surtout qu'elle est devenue avec les deux Geoffroy Saint-Hilaire, était donc déjà à tous égards préférable à la théorie des créations indépendantes. Avec les développements que lui a donnés M. Darwin, elle peut désormais être considérée comme établie et inattaquable dans son ensemble, laissant la porte ouverte aux rectifications de détail que l'avenir pourra et devra même certainement y apporter. »
Ibid., p. XLIV.

[38] En province, il y eut plus tôt des universitaires acquis à la doctrine transformiste. Par exemple le botaniste Charles Martins à Montpellier, le paléobotaniste Gaston de Saporta à Aix, ou encore le zoologiste et paléontologue Antoine Marion à Marseille.

fondateur de la nouvelle *Société de Biologie*, rédigé par le très positiviste Charles Robin[39] et publié en 1849.

Deux livres sont également particulièrement représentatifs de cette atmosphère. Le premier est l'ouvrage classique que Pierre Flourens publia en réponse à la traduction de Clémence Royer[40]. En disciple de Cuvier, l'illustre physiologiste y combat avec fermeté les thèses transformistes en recourant aux mêmes arguments que ceux que son maître (souvent cité *in extenso*) avait employés pour discréditer les thèses de Lamarck : limitation de la variabilité naturelle[41], corrélations anatomiques rendant peu compréhensible la possibilité même d'une évolution[42], recours aux faits positifs que constituaient les animaux momifiés ramenés de la campagne d'Egypte[43]. Aux anciens arguments, il crut bon d'ajouter les récents résultats expérimentaux de Pasteur attestant l'impossibilité de l'hétérogénie[44] et ceux de Naudin ainsi que les siens propres montrant les limites de l'hybridation végétale[45] et animale[46]. Une nouvelle fois, c'est l'idée transformiste elle-même qui est combattue, et pas seulement le mécanisme d' « élection naturelle » proposé par Darwin (l'expression est l'œuvre de Cl. Royer et restera d'usage commun pendant quelques années encore). Car le « fait est que Lamarck est le père de M. Darwin »[47], et que pour faire œuvre de science en

---

[39] C. Robin, « Sur la direction que se sont proposée en se réunissant les membres fondateurs de la Société de Biologie pour répondre au titre qu'ils ont choisi ; », *Compte-rendus de la Société de Biologie*, 1849, I. Texte inséré en avant-propos, pp. I-XI.
On trouve dans l'œuvre de ce physiologiste des passages extrêmement clairs sur les raisons de son refus de l'hypothèse transformiste. On retiendra par exemple :
« Aussi, hormis les cas d'antiscientifique mélange des subjectivités théologiques aux problèmes biologiques, ce n'est aucunement le manque de culture philosophique des savants contemporains qui diminue en France le nombre des adhésions aux doctrines de Lamarck et de ses continuateurs, quelque vif que soit l'intérêt présenté par les documents qu'ils rassemblent ; c'est au contraire le développement de cette pensée philosophique que la portée d'une vue spéculative se juge par la possibilité d'un contrôle positif ; c'est enfin le manque d'un contrôle réel à cet égard, puisque jusqu'à présent ce contrôle n'a pas encore été donné pour une seule espèce d'êtres, pas plus que pour une seule espèce de cellules. Nul homme de science ne méconnaît ce qu'a de séduisant cette manière de substituer l'idée du métamorphisme indéfini à celle des variations individuelles : de représenter toutes les *collections d'individus* analogues comme des descendants du plus simple des organismes observés, c'est-à-dire de les considérer comme unies les unes aux autres par un lien généalogique direct, infléchi mais continu partout, remontant jusqu'à cette monade. Seulement nul ne peut nier que, sans méconnaître l'intensité et l'ingéniosité des efforts tentés, on est en droit de demander pour ces hypothèses une vérification, ne fût-ce que pour une seule de toutes les espèces vivantes, de manière à pouvoir déterminer, à l'aide de documents paléontologiques, de quels êtres elle descend ; car il est certain qu'il n'y a jusqu'à présent de donné comme preuves que des possibilités sur lesquelles peu de naturalistes s'accordent et non des réalités. »
Ch. Robin, *Anatomie et Physiologie cellulaires*, Paris, Baillière, 1873, pp. XXXIV-XXXV.
[40] P. Flourens, *Examen du livre de M. Darwin sur l'origine des espèces*, Paris, Garnier Frères, 1864.
[41] *Ibid.*, p. 18 et suivantes.
[42] *Ibid.*, pp. 70-71.
[43] *Ibid.*, p. 22 et pp. 59-61.
[44] *Ibid.*, p. 47, pp. 67-68, et pp. 169-170.
[45] *Ibid.*, pp. 91-98.
[46] *Ibid.*, pp. 105-117.
[47] *Ibid.*, p. 15.

France à ce moment, il est requis de laisser « enfin tous ces raisonnements inutiles »[48], pour leur préférer « l'art des expériences »[49].

Le second ouvrage, un classique également, est bien moins virulent sur la forme et montre une meilleure compréhension des enjeux scientifiques quant au fond ; il s'agit de la première édition du livre d'Armand Quatrefages consacré aux précurseurs français de Darwin. Le titre[50] déjà, montre que Darwin était bien compris comme un jalon dans une histoire qui ne débutait pas avec lui, mais remontait au moins à Lamarck, sinon à Buffon. L'auteur insiste sur le fait que l'idée transformiste, en elle-même, est loin d'être une idée neuve[51], ce qui implique que sans arguments nouveaux valables (c'est-à-dire positifs), l'issue du débat est déjà tranchée. Et sans surprise, en conclusion, alors qu'il dit s'être montré le plus objectif possible dans l'appréciation de la théorie de Darwin, il est bien obligé d'admettre que la question posée par son collègue anglais dépasse de beaucoup les possibilités de la science, en tout cas de la science parisienne positive de l'époque[52].

Avancées de l'évolutionnisme : 1872-1879

Comme souvent au cours de l'histoire, le renversement intellectuel ne fut pas la conséquence d'un changement des idées des principaux protagonistes, mais bien plutôt l'effet du remplacement progressif de ceux-ci. Ainsi voit-on apparaître au cours des années 1870 les principales figures qui sont sur le point d'incarner le renouveau du transformisme en France.

---

[48] *Ibid*., p. 31.
[49] *Ibid*., p. 102.
[50] A. Quatrefages, *Charles Darwin et ses précurseurs français*, Paris, Baillière, 1870.
[51] « La doctrine de Darwin se résume en une notion simple et claire qu'on peut formuler ainsi : Toutes les espèces animales ou végétales passées et actuelles descendent par voie de transformations successives de trois ou quatre types originels et probablement d'un archétype primitif unique.
Réduit à ces termes, le darwinisme n'a rien de bien nouveau. Si la majorité des partisans de cette doctrine qui en fait une conception toute de notre temps, la faute n'en est certes pas à l'auteur anglais. »
Ibid., p. 5.
[52] « L'inconnu ! voilà, il faut bien le reconnaître, le désert sans lumières où s'égare la science quand elle entreprend de pousser jusqu'aux questions d'origine ses études sur les êtres vivants. A cela, il n'y a rien d'étrange. Il en est des œuvres de la nature comme des nôtres. Chez nous, les propriétés des objets produits et les procédés de production sont choses parfaitement distinctes. Il y a là deux ordres de faits entièrement différentes ; il est impossible de juger de l'un par l'autre. S'il n'a visité les hauts fourneaux et les ateliers, l'homme le plus instruit et le plus perspicace, mais étranger à l'industrie, ne devinera jamais comment on tire le fer d'une sorte de pierre, et comment ce fer, transformé en acier, devient plus tard un ressort de montre ou une aiguille. Pourtant il connaît ces objets bien mieux que le naturaliste ne connaît la plus humble plante ou le dernier des zoophytes.
Voilà où nous en sommes quand il s'agit des organismes vivants. Nous les étudions tout faits : nous n'avons pu pénétrer encore dans l'atelier d'où ils sortent ; nous ne pouvons donc rien dire sur les procédés de formation. »
Ibid., pp. 373-374.

En 1872, et bien qu'il fut l'élève du très conservateur Henri de Lacaze-Duthiers, Alfred Giard soutint une thèse de doctorat explicitement consacrée à une question de phylogénie[53]. Il s'agit pour le jeune naturaliste (26 ans) de discuter l'hypothèse classique de Kowalevsky qui plaçait le groupe des ascidies comme intermédiaire entre les invertébrés et les vertébrés. Très vite, la brouille avec son maître Lacaze-Duthiers apparaît comme inéluctable, d'autant plus que Giard était loin d'être un personnage modéré. Dès 1873, le jeune homme obtint un poste de professeur suppléant d'histoire naturelle à la Faculté des Sciences de Lille ; l'exil, certainement contraint pour partie, fut aussi probablement l'occasion d'une plus grande liberté face aux maîtres parisiens. Giard en profita pour créer la station de biologie marine de Wimereux l'année suivante, en 1874, lieu important de la renaissance des idées lamarckiennes. Le discours d'inauguration fut d'ailleurs l'occasion de convoquer l'appui des grandes figures de l'évolutionnisme (Lamarck en est étrangement absent), dont Giard espérait bien devenir le dépositaire français[54]. Conjointement, il prit en 1878 la direction du *Bulletin scientifique du département du Nord et des pays voisins* qui devait rapidement devenir la revue officielle du néolamarckisme français.

Cette volonté de réinsérer la France dans le débat intellectuel européen fut largement renforcée par l'analyse qui fut faite de la cinglante défaite de 1870. Pour beaucoup, il est temps désormais de ne plus se contenter du ronronnement de la science officielle, et en particulier de l'histoire naturelle, mais d'associer le génie français à l'essor scientifique de l'Occident[55]. Aussi la science allemande, et en particulier les sciences du vivant, n'est-elle plus regardée avec mépris mais bien au contraire considérée avec estime. Le développement de l'approche expérimentale en botanique, par exemple, fut en partie le fruit d'une importation allemande. En effet, le chef de file français de la physiologie végétale, Philippe

---

[53] A. Giard, *Recherches sur les Synascidies*, Imprimerie A. Moussin, Coulommiers, 1872.

[54] « Mon plus grand désir, je dirai presque la seule passion qui m'anime, est de voir se propager, grâce aux travaux entrepris dans notre région, ces admirables doctrines que les Darwin, les Vogt, les Claparède, les Kowalevsky, les Haeckel, ont depuis bientôt vingt ans répandues chez tous les peuples où la science a fait les plus rapides progrès, ces doctrines qui ont opéré dans les recherches biologiques une révolution comparable à celle que l'hypothèse de Newton a jadis amenée dans les sciences astronomiques ; ces doctrines qui ont imprimé aux sciences naturelles le même caractère de grandeur et de simplicité que la théorie mécanique de la chaleur et l'hypothèse des ondulations avaient antérieurement communiqué à l'étude des grandes lois physiques de la nature. »
A. Giard, « Discours prononcé à l'inauguration du laboratoire de zoologie maritime à Wimereux (Pas-de-Calais) », in *Œuvres diverses*, 1913 (II), p. 17 (1874). La plupart des articles importants de Giard sont regroupés dans deux publications : les *Controverses transformistes* (1904) et deux volumes édités par ses élèves sous le titre d'*Œuvres diverses* (1911, 1913). Lorsque nous les avons consultés dans ces recueils, nous donnons également la date de première parution.

[55] Voir à ce propos le très éclairant discours d'inauguration de l'AFAS prononcé par Armand de Quatrefages à Bordeaux le 5 septembre 1872 (*AFAS*, 1872, pp. 36-41).

Van Tieghem, fut un des artisans majeur de l'introduction de la biologie allemande dans la communauté française. La traduction du volumineux traité de botanique de Julius Sachs qu'il rendit disponible dès 1874[56] offrit aux étudiants français la connaissance des principaux résultats et méthodes de la physiologie expérimentale allemande[57]. Lorsqu'on sait que Gaston Bonnier et Julien Costantin furent tous deux des élèves de Van Tieghem, on mesure mieux l'importance de cette influence. Rappelons également que beaucoup des protagonistes de cette histoire maîtrisaient les principales langues européennes[58] (contrairement peut-être à certains de leurs devanciers), et avaient souvent une connaissance de première main de la littérature scientifique étrangère (il suffit de parcourir les bibliographies pour s'en convaincre). On le voit, l'implantation du transformisme en France se fit aussi par la réception des idées étrangères, et notamment celles d'outre-Rhin. Il est donc vain de vouloir expliquer le néolamarckisme français par des considérations nationalistes ; si la France a certes refusé Weismann, elle a accepté Haeckel et Sachs. L'antigermanisme qu'on lit parfois dans certains textes tardifs, lorsque la menace d'une nouvelle guerre se précise, ne permet pas d'extrapoler qu'il fut un élément constitutif du particularisme du transformisme français.

Au même moment, soit au début des années 1870, le très actif Charles Martins, transformiste de la première heure, directeur du Jardin Botanique de Montpellier, s'investit dans un travail éditorial important. En 1873, avec l'aide de l'éditeur F. Savy, à soixante quatre ans de distance, une seconde édition de la *Philosophie zoologique* rend ce texte à nouveau disponible[59]. Ch. Martins fit précéder l'oeuvre de Lamarck d'une longue introduction biographique qui fut lourde de conséquences pour l'histoire qui nous occupe (voir Chapitre 8, 2.1).

---

[56] J. Sachs, *Traité de botanique*, Paris, F. Savy, 1874, traduit de l'allemand sur la 3e édition et annoté par Ph. Van Tieghem.

[57] Julien Costantin témoigne :
« Ses livres ont propagé au loin ses idées et ont étendu considérablement son champ d'influence. Par sa traduction du traité de Sachs, il a initié notre génération à la science d'outre-Rhin ; »
J. Costantin, « Philippe Van Tieghem », *Annales des sciences naturelles*, *Botanique*, 1914, 19, p. 8.

[58] Selon F. Bouyssi Alfred Giard était capable de lire sept langues européennes.
F. Bouyssi, 1998, *op. cit.*, p. 91.

[59] On lit dans les *Archives de zoologie expérimentale* (anonyme) :
« Les nouvelles théories sur l'évolution de l'espèce ont donné lieu à de très nombreuses publications, surtout à l'étranger. Elles ont aussi ramené les naturalistes à s'occuper des travaux si remarquables de l'un des zoologistes français à la fois le plus consommé dans les détails et aussi le plus hardi dans les conceptions générales.

La *Philosophie zoologique* de De Lamarck, dont on se procurait difficilement un exemplaire, vient d'être réédité avec soin par M. Savy, que l'on ne saurait trop louer d'avoir songé à permettre à tous ceux qui le désirent de se procurer le moyen de reconnaître facilement la part qui revient à notre grand naturaliste français dans les théories nouvelles pour lesquelles ou contre lesquelles se passionnent si vivement depuis quelques années les naturalistes on peut dire de tous les pays. »
Anonyme, *Archives de zoologie expérimentale,* 1873, 2, p. XXXIII.

L'année suivante paraissait une traduction française de l'ouvrage phare de Haeckel, l'*Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, à nouveau précédé d'une introduction de Ch. Martins[60]. Notons dès à présent, et ceci dépasse de loin le seul cas français, que les idées de Haeckel furent aussi pour beaucoup dans le sort qui fut fait de la théorie de Darwin. En effet, se présentant comme darwinien, Haeckel développa néanmoins une conception de l'évolution fort éloignée de celle de Darwin ; si l'on retire le mécanisme de sélection naturelle aux conceptions haeckeliennes, c'est à peine si l'on modifie l'édifice. En pointant Darwin comme le représentant d'une longue lignée de penseurs, qui, remontant jusqu'à Goethe, passait aussi par Lamarck, il conforta l'idée que Darwin n'était qu'un continuateur. Comme le monisme haeckelien fut une inspiration majeure du courant néolamarckien français[61], il est certain que la lecture historique que le savant allemand proposait contribua à biaiser la réception des idées darwiniennes. Durant les premières années de son développement, le néolamarckisme français put ainsi se dire darwinien, ce terme renvoyant simplement à l'idée que l'évolution des espèces était conçue comme un processus strictement matériel.

Enfin, rappelons que la fin des années 1870 fut le moment où l'idée transformiste fut tolérée au sein même de la très conservatrice Académie des sciences. Le 5 août 1878, après bien des tribulations, Darwin est finalement élu membre correspondant pour la Secion de Botanique[62]. Quelques années plus tard, en 1882, il fut rejoint par le paléontologue Albert Gaudry, un des premiers défenseurs français de l'évolutionnisme. Certes l'évolutionnisme est alors loin d'être régnant, mais il n'apparaît plus comme une hypothèse gratuite et invérifiable ; et l'asseoir sur une assise empirique solide fut précisément le projet du néolamarckisme français.

---

[60] E. Haeckel, *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, Paris, Reinwald, 1874, traduit de l'allemand par Ch. Letourneau.

[61] Alfred Giard et Edmond Perrier ont entretenu une petite correspondance avec leur collègue allemand. Perrier, dans une lettre datée du 21 décembre 1879 lui écrit qu'il lui « est venu quelques idées très monistes, quoique assez particulières que je compte exposer dans mon ouvrage de doctrine presque entièrement terminé [*Les colonies animales*] ». Dans un courrier du 12 avril 1881, Perrier explique : « Il est vrai que j'étais en train de corriger les épreuves du livre « Les colonies animales » que vous avez dû recevoir il y a quelques jours. Vous y verrez que si nous différons en quelques interprétations secondaires, nous sommes largement d'accord sur la doctrine de l'évolution. Ce qui pourrait bien ne pas me faire entrer de si tôt à l'Académie des Sciences. Mais le Jardin des Plantes est encore une bonne tribune ».
Lettres provenant du *Fonds Haeckel* (Iéna).

[62] Sur cet épisode rocambolesque, on pourra consulter D. Buican, 1984, *op. cit.*, pp. 20-30.

Périodisation du néolamarckisme français, 1879-1946

Le néolamarckisme français, pour des raisons bien particulières qu'il nous faudra analyser plus loin, ne se prête pas aisément au travail de périodisation. Le découpage que nous proposons est donc surtout indicatif, et il ne doit pas être compris comme révélant de profondes ruptures au sein de l'histoire qui nous occupe.

Premiers développements : 1879-1888

La fin des années 1870 nous paraît être le moment où certaines idées éparses cristallisent en un courant qui sans être unifié présente une certaine cohérence théorique et expérimental.

Sur le plan théorique, il est permis de comprendre l'article de Perrier intitulé à dessein « Le transformisme et les sciences physiques » (1879) comme le texte fondateur du néolamarckisme français[63]. Bien qu'au moment de sa rédaction l'auteur ne fût pas encore certain d'adhérer à la doctrine transformiste, il y développe les principaux thèmes qui structureront cet évolutionnisme. On y lit d'abord l'idée forte que l'évolution du vivant n'est qu'un moment dans l'évolution matérielle générale de l'univers, et qu'à ce titre elle ne peut contrevenir aux lois classiques de la physico-chimie[64] ; le déterminisme bernardien, explicitement revendiqué, devient le garant de cette compréhension causale et mécanique des vivants[65]. La vie est donc un pur phénomène physico-chimique, ce que les travaux de Pasteur ont contribué à imposer[66] ; son substratum est un matériau, le protoplasme[67]. Néanmoins, ce matériau, comme l'a également montré Pasteur, ne semble pas pouvoir être produit spontanément dans la nature, et résulte toujours d'êtres vivants préexistants : la vie est aussi un phénomène caractérisé par sa continuité[68]. L'évolution organique, de ce fait, s'apparente au déploiement d'une arborescence, comme l'a proposé Haeckel[69]. En bref, l'évolution du vivant n'est plus un processus face auquel le scientifique, c'est-à-dire le physicien

[63] E. Perrier, « Le transformisme et les sciences physiques », *Revue scientifique*, 22 mars 1879, 17e année, pp. 890-895.
[64] *Ibid.*, p. 891.
[65] *Ibid.*, p. 891.
[66] *Ibid.*, p. 891.
[67] *Ibid.*, p. 892.
[68] *Ibid.*, p. 893.
[69] *Ibid.*, p. 894.

matérialiste, est sans prise. Bien au contraire, comme elle n'est que la continuation des processus physiques, alors il doit être possible d'en révéler rigoureusement les déterminismes. Voilà, selon Perrier, la tâche d'un transformisme résolument scientifique – ce que ne fut jamais celui de Darwin, ce que ne pouvait pas encore être celui de Lamarck -, voilà le projet fondateur du néolamarckisme français. A peine deux ans plus tard, Perrier développa ses positions dans ce qui devait rester comme son livre majeur, *Les colonies animales et la formation des organismes* (1881).

C'est précisément au même moment que ce projet se concrétisa dans un programme de recherche expérimentale. Celui-ci fut développé simultanément et parallèlement en botanique et en microbiologie. En botanique, il fut l'œuvre d'abord de Gaston Bonnier, qui élabora dès 1882 des protocoles de cultures expérimentales. L'expérimentation contrôlée en laboratoire fut davantage l'objet des travaux de son collègue, Julien Costantin, qui soutint en 1883 une thèse consacrée à l'*Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones*. Ces premiers travaux de transformisme expérimental furent très bien accueillis par la communauté française, et valurent à leurs auteurs de nombreux prix (Costantin obtint par exemple le prix Bordin pour ses travaux de thèse).

Dans le champ de la microbiologie, les premiers pastoriens montraient au même moment que les propriétés des microbes (et notamment leur virulence) pouvaient être altérées en fonction des paramètres physico-chimiques des milieux de culture. Si leurs résultats expérimentaux donnaient lieu, en général, à des interprétations moins ouvertement lamarckiennes, certains affichaient explicitement leurs préférences théoriques, comme Etienne Wasserzug ou même Emile Duclaux ; ces résultats offrirent pour longtemps des arguments empiriques aux figures officielles du néolamarckisme qu'étaient Costantin, Bonnier, Félix Le Dantec puis Etienne Rabaud.

Les années 1880 furent donc le moment où l'expérimentation s'introduisit dans toutes les branches de la biologie, et cet expérimentalisme fut l'occasion de remettre au premier plan les liens de causalité qui unissent l'organisme à son milieu. Dans le champ de la zoologie, ce sont essentiellement les stations de biologie marine qui furent associées à ce changement de perspective, et celle de Wimereux tint évidemment le rôle majeur. Alfred Giard développa autour de son laboratoire une véritable école transformiste. L'étude approfondie des invertébrés marins, de leurs relations symbiotiques ou parasitaires, ainsi que la compréhension des étapes de leurs développements furent systématiquement interprétées dans

une perspective évolutive, le principe de récapitulation haeckelien et l'étiologie lamarckienne des milieux servant de lignes directrices majeures.

On le constate, c'est au moment où la République s'installe en France que le transformisme en fait autant dans la science nationale. Néanmoins, nous mettons en garde contre toute tentation d'une lecture trop sociologique de cette histoire. Certainement, l'idéologie de la IIIe République fut un contexte plutôt favorable au développement des idées transformistes. Les figures d'Alfred Giard (neveu de Henri Wallon) et Jean de Lanessan, qui menèrent de front une carrière scientifique et une carrière politique nettement engagée à gauche, montrent au-delà de tout doute possible que le transformisme matérialiste français n'était pas neutre idéologiquement ni même politiquement[70]. Mais ce lien réel ne permet pas d'extrapoler qu'il puisse constituer une explication complète et pertinente. D'abord parce que le jeu des influences fut certainement davantage orienté depuis la science vers la politique ; ce transformisme offrait en effet à l'idéologie républicaine, sur la base de l'hérédité des caractères acquis, la certitude du progrès par l'éducation. Il suffit de lire les mémoires de Georges Clémenceau pour comprendre à quel point la pensée républicaine emprunta à la science transformiste[71]. Notons que sa bibliothèque personnelle, qui est restée en l'état dans son appartement parisien devenu un musée, contient de très nombreux ouvrages sur l'évolution (*La Philosophie zoologique*, quelques livres de Haeckel), et notamment plusieurs livres de Félix Le Dantec.

Mais ce qui rendrait une lecture exclusivement sociologique incomplète, c'est surtout la forme spécifique du transformisme français, qui selon nous reste largement sous-déterminée par le seul contexte socio-politique. L'échec final de cet évolutionnisme n'est pas la garantie qu'il fut simplement une émanation directe de l'idéologie générale de son temps. En bien des points une rationalité affleura, même si elle échoua finalement à se constituer et à se désolidariser de son époque. Ce transformisme posa ses propres questions, et il n'est certainement pas inintéressant de tenter d'en restituer la logique et l'origine.

---

[70] On lit par exemple chez Giard en 1888, lorsqu'il débuta son enseignement à la Sorbonne :
« A d'autres il appartient de proclamer combien, en se préoccupant ainsi des progrès de l'enseignement supérieur, la Commune de Paris se montre la digne continuatrice de la grande Convention nationale, et comment, en faisant pénétrer les idées si fécondes du transformisme et la conception purement mécanique de la nature dans les cerveaux des futurs éducateurs de la jeunesse, on prépare de la façon la plus sûre et plus solide une forte génération débarrassée des superstitions du passé. »
A. Giard, « Histoire du transformisme », in 1904, *op. cit.*, p. 2 (1888).

[71] G. Clémenceau, *Au soir de la pensée*, Plon, 1927. Le livre comporte un chapitre consacré à la question de l'évolution.

Installation universitaire : 1888-1900

Grâce aux efforts prolongés du conseiller municipal Léon Donnat[72] (qui serait un sujet de choix pour une étude approfondie des liens entre le transformisme et l'idéologie de la Troisième République[73]) est inauguré le 22 novembre 1888 un « Cours d'Evolution des êtres organisés ». Celui-ci est rattaché à la Sorbonne, et son premier titulaire fut Alfred Giard. Sa création fut loin d'être aisée, tant les questions du transformisme et du matérialisme étaient l'objet de vives controverses au sein de la société parisienne (le 24 décembre 1887, sa création est votée par 31 voix contre 25[74] par le conseil municipal de Paris). Dès le lendemain du résultat du vote, le *Figaro* rapporte ainsi que « c'est la guerre à Dieu qui continue »[75].

Le 16 avril 1892, ce cours devient une chaire à part entière, et Giard son premier professeur, jusqu'à son décès en 1908. Durant cette période, l'influence du maître fut profonde, et Giard put poursuivre à Paris le travail de diffusion des thèses transformistes qu'il avait débuté dans le Nord. Parmi ses élèves, on compte notamment Félix Le Dantec, Maurice Caullery (qui prit sa suite à la Sorbonne en 1909), Etienne Rabaud ou encore Louis Blaringhem, qui développeront pendant encore de longues années certaines de ses idées. Surtout, l'intitulé même de l'enseignement oblige Giard à expliciter ses conceptions quant aux mécanismes de l'évolution. Ainsi, en 1889, il consacrait sa Leçon d'ouverture aux *facteurs de l'évolution*, texte important de l'orthodoxie néolamarckienne. Si la sélection naturelle n'est pas refusée, elle est cantonnée à la catégorie des facteurs secondaires, elle-même subordonnée aux facteurs primaires que sont l'action directe ou indirecte des milieux.

C'est précisément pour élucider l'action déterminante de ces facteurs primaires que Bonnier, au même moment, se donnait beaucoup de peine pour parvenir à fonder un laboratoire de biologie végétale. Celui-ci, rattaché à la Sorbonne, fut officiellement inauguré à Fontainebleau en 1890 par le président Sadi Carnot. En botanique, le néolamarckisme français

---

[72] La première proposition qu'il formula est datée du 31 mars 1886. Voir M. Viré, in J. Roger, 1979, *op. cit.*, p. 377.

[73] Voir notamment le livre qu'il publia en 1885, *La Politique expérimentale* (C. Reinwald, Paris). On retiendra que l'auteur fait figurer en première page une citation de Claude Bernard (« L'expérience seule doit nous diriger ; elle est notre critérium unique »). Dans le corps du texte, il s'applique à montrer comment la méthode physiologique , si elle était appliquée en politique, pourrait permettre l'amélioration des affaires publiques, et notamment l'atteinte d'un stade démocratique plus abouti.
Comme l'un des projets de notre travail est de montrer que la physiologie bernardienne fut pour beaucoup dans le renouveau du transformisme français, il est permis de penser, si l'on retient cette hypothèse, que l'idéologie républicaine – ou au moins une part de celle-ci – et le néolamarckisme français sont certes liés, mais que ce lien ne correspond certainement pas à un rapport génétique direct, plutôt à un rapport d'ascendance commune, ces deux courants partageant certainement la philosophie bernardienne comme origine.

[74] M. Viré, in J. Roger, 1979, *op. cit.*, p. 385.

[75] *Ibid.*, p. 386.

possédait aussi un lieu de recherche qui allait permettre l'éclosion d'une véritable école. Sa tribune fut la *Revue générale de Botanique*, que Bonnier fonda simultanément (1889). Le transformisme, que ce soit en botanique ou en zoologie, avait donc désormais une reconnaissance officielle, puisque ses principaux soutiens disposaient de postes clefs de l'université française.

Quelques années plus tard, ce fut au tour de l'Académie des sciences de lui apporter caution. Edmond Perrier fut le premier à intégrer la prestigieuse institution, en étant élu membre de la section d'anatomie et de zoologie dès le 12 décembre 1892. Il fut rejoint ensuite par Gaston Bonnier, fort de sa réputation d'expérimentateur et de taxonomiste, qui fut élu membre de la section de botanique le 8 mars 1897, à l'âge de 44 ans. Trois ans plus tard, le 25 juin 1900, c'était enfin le tour d'Alfred Giard, qui eut plus de mal à se faire élire, probablement à cause de l'influence de son ancien maître, Lacaze-Duthiers.

Crises du transformisme : 1900-1917

Bien que dès la fin des années 1880 le néolamarckisme français disposât en Weismann d'un adversaire de taille, les thèses du savant allemand, pour s'accorder très bien avec les premières données de la cytologie, ne pouvaient pas prétendre reposer sur une base positive, en tout cas pas comme l'envisageaient les biologistes français. Aussi, bien qu'ils eussent à répondre aux critiques serrées de leur collègue d'outre-Rhin, les néolamarckiens français purent-ils pendant longtemps se contenter de répéter l'idée que la théorie du plasma germinatif était certes une construction ingénieuse, mais guère plus.

Il en fut tout autrement dès les premiers moments du nouveau siècle. L'essor conjoint des conceptions mendélienne et mutationniste ne pouvait en effet être balayé comme relevant de la pure idéologie, étant donné l'assise positive que ces thèses pouvaient revendiquer. Aussi, beaucoup de néolamarckiens furent-ils profondément gênés par ces nouveaux développements qui semblaient invalider leurs propres conceptions évolutionnistes.

Certains, et d'abord les zoologistes, n'acceptèrent pas la possibilité que l'évolution pût résulter d'événements ponctuels, car la genèse d'adaptations complexes paraissait alors inconcevable (Le Dantec, Rabaud). Surtout, les thèses du botaniste hollandais Hugo de Vries semblaient faire peu de cas de la cause de la variation, objet d'étude principal et fondateur du néolamarckisme français ; il fallait donc ou refuser à ces résultats toute prétention à la

généralisation, ou au moins s'attacher à les compléter par une plus grande attention portée aux caractéristiques des milieux (Costantin, Blaringhem).

La plupart s'opposèrent également aux ambitions de la nouvelle génétique de décrire réellement le fonctionnement de l'hérédité biologique. Les raisons de ce refus sont nombreuses et compréhensibles, comme nous le verrons, et sont loin d'être réductibles au seul fait que cette nouvelle science ne laissait aucune place à la possibilité d'une hérédité de l'acquis. En général, la génétique ne fut pas refusée en tant que tel, mais systématiquement rétrogradée au rang de savoir secondaire, utile en priorité aux éleveurs et aux horticulteurs, mais n'intéressant pas directement la Biologie générale. Néanmoins, elle obligea le néolamarckisme français à se concentrer en premier lieu sur la question de l'hérédité au détriment de celle de la plasticité ; ce décentrage fut l'occasion d'un appauvrissement expérimental, car ce transformisme ne sut jamais produire de programme de recherche à même d'explorer ce nouvel ensemble de questions.

Avant l'avènement de la *Synthèse moderne*, l'irruption des conceptions mendélo-mutationnistes vint ainsi ajouter à la confusion qui régnait alors dans le champ de l'évolutionnisme. Cette confusion devait contribuer en retour au raidissement des positions néolamarckiennes. Giard, peut-être le plus éclectique de ces biologistes, mourut dès 1908, ce qui laissait le champ libre à Le Dantec et à Rabaud, moins enclins à faire évoluer leurs positions de principe. La période allant de 1900 à 1917 fut ainsi marquée par l'activité éditoriale frénétique de Le Dantec, qui publia plusieurs dizaines de livres et de nombreux articles sur ses conceptions néolamarckiennes de l'évolution, sa compréhension générale du processus vital, et au-delà, son idée de la science. L'orthodoxie néolamarckienne y trouvait l'occasion d'un nouveau durcissement.

Induration de la pensée néolamarckienne : 1917-1946

Alors que la génétique, forte de la nouvelle théorie chromosomique de l'hérédité, n'en finissait pas de produire de nouvelles données et d'approfondir de nouveaux questionnements, le néolamarckisme, parvenu à un état proche de l'impuissance expérimentale, attendait toujours une confirmation rigoureuse et non contestable de la possibilité d'une transmission héréditaire de caractères acquis. Cette longue attente conduisit ce transformisme à un ultime appauvrissement, porté différemment mais pour les mêmes raisons par Etienne Rabaud et

Maurice Caullery. Les années 1920 marquent donc la cristallisation définitive de la pensée néolamarckienne, rétrogradée au rang d'idéologie, et qui se perpétua encore pendant de longues années grâce à la longévité de ses derniers soutiens (Rabaud décèdera en 1956, Caullery en 1958). Ce long déclin, parce qu'il fut très graduel, ne permet pas facilement de délimiter la fin du néolamarckisme français. A bien des égards, nous le verrons, cette fin était déjà en puissance dans les principaux textes des premières années, par la façon dont ce transformisme avait posé ses énoncés fondateurs.

L'année 1946 correspond à la création de la première chaire universitaire d'enseignement de la génétique en France (Sorbonne). Elle fut attribuée à Boris Ephrusi et officialise une « nouvelle » compréhension des questions touchant à l'hérédité biologique.

Thèses soutenues

Afin de rendre bien indentifiables les principaux enjeux du travail qui suit, nous présentons dès à présent - sous la forme des huits points distingués ci-dessous - un bref aperçu des thèses qui vont y être défendues et développées. Indiquons également que, bien que nous ayons eu parfois recours à certains éléments de correspondance épistolaire entre scientifiques, l'essentiel de notre travail est fondé avant tout sur l'examen des textes publiés. Ce choix tient à deux raisons principales. La première est que l'histoire dont nous proposons une reconstruction demeure encore largement vierge de toute analyse synthétique. Beaucoup des textes principaux des néolamarckiens français restent peu pris en compte par le travail historiographique. C'est aussi pour cela que nous donnons directement dans le corps du texte certaines citations qui permettent d'apprécier la forme des explications et des arguments proposés par ces scientifiques. La seconde tient à ce que nous estimons que ce type de sources est plus à même de permettre de dresser un état des lieux sur une période relativement longue, car ce sont en priorité les articles et les livres qui figurent à chaque instant ce qu'est l'état du développement des questions scientifiques.

1. Trop souvent, on s'est contenté du jugement indiquant que le néolamarckisme français, surtout en regard de son *alter ego* américain, était un courant hétérogène, au sein duquel les savants ont eu à s'affronter, et parfois avec violence. Nous pensons au contraire que ce néolamarckisme possède une certaine cohérence épistémologique, et que les luttes que l'on peut parfois observer sont d'abord des luttes de pouvoir entre mandarins universitaires, avant d'être des oppositions doctrinales[76]. Il est connu que ces biologistes furent de grands polémistes ; certains voyaient là une façon rapide et efficace de régler les différends[77].

2. L'homogénéité de cette pensée transformiste tient à ce qu'elle mit au premier plan la recherche incessante du lien causal qui s'établit entre le milieu et l'organisme individuel. Cette attitude expérimentale se lit dans la totalité des protocoles de recherches, et dans beaucoup de textes théoriques. Ces scientifiques ont voulu aller au-delà du darwinisme, en recherchant la *cause* de l'évolution.

3. Ceci nécessite que l'organisme, c'est-à-dire essentiellement le protoplasme, soit pensé comme une entité plastique : l'idée de plasticité sous-tend implicitement la quasi-totalité des recherches expérimentales du néolamarckisme (1880-1900). Dans le cadre de la biologie française, elle renvoie également à une conception très dévalorisée de la morphologie, au profit de la seule physiologie, jugement qui se

---

[76] Pour se faire une idée des jeux de pouvoir qui se déroulaient au Muséum d'histoire naturelle de Paris, on lira avec intérêt le seul roman qui place sa trame au sein même des murs de la vénérable institution. Dans *L'Arbre de Science*, l'écrivain et naturaliste Maurice Maindron (M. Maindron, *L'Arbre de Science*, Alphonse Lemerre Editeur, 1906), qui eut lui-même à souffrir des intrigues académiques, dresse un portrait peu flatteur des principaux chefs de file français de l'histoire naturelle. Les carrières sont le fruit des relations plus que du labeur scientifique ; Edmond Perrier, en particulier, y est violemment caricaturé sous les traits du tyranique « Mirifisc » ; ce livre coûta d'ailleurs très certainement à l'auteur sa place à l'Académie française, et l'on rapporte que Perrier ne fut pas étranger à cet épilogue.
Notons que Giard en cite un passage au début de son dernier article « L'éducation du morphologiste » (1908).

[77] Chez Giard notamment, on sent un vrai goût pour l'opposition directe :
« Ces discussions un peu vives ne me paraissent pas inutiles pour le progrès de la science et il me serait facile de montrer par d'illustres exemples qu'elles ont été fréquentes, surtout aux époques où l'humanité faisait en avant les pas les plus décisifs. En science, comme en d'autres matières, l'indifférence est un fâcheux symptôme. Que si l'on m'objecte que les polémiques prennent vite un caractère personnel, je répondrai que cela doit être forcément, car les idées ne circulent pas librement dans l'espace et, quand nous voulons les combattre, nous trouvons devant nous le cerveau pensant qui les a formulées. La courtoisie ne doit pas aller jusqu'à l'effacement du caractère. Malgré leurs inconvénients passagers, les luttes scientifiques ont toujours un résultat avantageux : elles empêchent certaines erreurs de se perpétuer indéfiniment grâce au prestige des noms connus leur servant d'abri et de pavillon. Or détruire l'erreur, n'est-ce pas faciliter la recherche de la vérité ? « Cultivons notre jardin », soit, mais, avant tout, n'y laissons pas croître les mauvaises herbes. »
A. Giard, *Exposé des titres et travaux scientifiques*, Paris, 1896, p. 36.

renforça au fur et à mesure de la durée de cette histoire, pour trouver son expression la plus extrême dans les thèses d'Etienne Rabaud.

4. Cette spécificité s'explique en partie par l'*influence*[78] marquée et revendiquée des idées de Claude Bernard. Le néolamarckisme français fut d'abord une tentative de transposition des méthodes et des concepts de la physiologie bernardienne dans le champ de l'évolutionnisme, afin d'en assurer la scientificité. Cependant, cette influence fut complexe, et en certains points les transformistes français eurent à prendre le contre-pied des principes bernardiens.

5. L'aridité théorique de ce transformisme fut aussi la marque du positivisme propre aux sciences du vivant en France au cours du XIXe siècle. Ce positionnement épistémologique fut un obstacle majeur à tout essai de théorisation, et l'argument du rejet des conceptions particulaires de l'hérédité (celle de Weismann d'abord puis celles de la génétique) jugées trop ouvertement métaphysiques.

6. Le postulat d'hérédité des caractères acquis, s'il est nécessaire à toute théorie de l'évolution exclusivement centrée sur la physiologie de l'organisme individuel, n'est néanmoins pas fondateur de ce néolamarckisme. Dès qu'il eut à faire face à cet épineux problème, le transformisme français y perdit l'essentiel de la cohérence explicative dont il disposait et s'enferma dans une démarche phénoménaliste de recherche de la preuve qui s'avéra d'une stérilité complète.

7. L'explication néolamarckienne de la transformation des vivants, construite uniquement autour des notions de plasticité et d'hérédité, repose en dernière analyse sur une contradiction interne. L'idée de plasticité indique que le déterminisme actuel des milieux est capable de prendre le pas sur celui du passé ;

[78] Nous ne sommes pas sans savoir que cette notion d'influence (tout comme celle proche parente de tradition) a été soumise à de sévères critiques, notamment en France par Michel Foucault puis Yvette Conry. Ces critiques soulignent l'allure floue de ces notions qui de ce fait constitueraient une réponse insatisfaisante car trop immédiate à des questions mal posées car insuffisamment spécifiées. Pour ce qui nous concerne, c'est précisément parce que nous pensons qu'il est impossible d'aller au-delà de certains implicites qu'il est souhaitable de recourir à ces notions floues. Celles-ci ne sont jamais utilisées pour tenter de faire apparaître de fausses continuités, mais pour marquer la réalité de transpositions complexes, certainement inobjectivables dans le détail de leur déroulement historique.
On trouvera l'analyse critique de ces notions dans M. Foucault, *L'archéologie du savoir*, Gallimard, 1969, notamment page 33 et suivantes.

l'idée d'hérédité, au contraire, indique que ces déformations actuelles sont susceptibles de perdurer dans le temps, au delà des changements des conditions du milieu.

8. Du fait de la pauvreté (voulue et organisée) de ses développements théoriques, et du fait de la contradiction interne sur laquelle il repose, ce transformisme, une fois passés les premiers résultats confirmant la plasticité du vivant, fut incapable de s'incarner expérimentalement et de produire une explication physiologique consistante des processus dont il postulait l'existence, au premier rang desquels l'hérédité des caractères acquis. Il n'évolua plus qu'en réponse à des théories exogènes, au point que l'on peut considérer qu'il ne connut pas d'histoire, au sens le plus fort de ce mot. Il offre donc l'intéressant exemple d'une pensée qui, bien que parfois infiniment proche, ne parvint pas à franchir le seuil de la scientificité, et permet ainsi, par contre-épreuve, d'aider à la compréhension des conditions et des modalités de l'objectivation.

Enfin, nous ne pouvons quitter cette introduction sans marquer ce que nous devons aux œuvres de Gaston Bachelard et Georges Canguilhem. Par leur fréquentation régulière nous avons pu apprécier jusqu'à quel niveau d'exigence intellectuelle pouvait être conduit le travail d'histoire des sciences.

PREMIERE PARTIE : LA PLASTICITE DES VIVANTS, EXPLIQUER LA VARIATION

La tâche fondatrice du transformisme expérimental, et donc du néolamarckisme français, fut l'explication de la construction progressive des formes et de la constitution protoplasmique du vivant. Une telle perspective nécessitait une opposition radicale aux thèses embryologiques perçues comme n'étant qu'une réactualisation maladroite des idées préformationnistes, et d'abord celles de Weismann. La construction des organismes devait résulter en permanence de l'interaction entre le protoplasme et les conditions physico-chimiques du milieu dans lequel il évoluait. L'épigenèse stricte, appliquée au développement ou à l'évolution, fut donc la perspective qui guida les recherches expérimentales de ces premiers transformistes.

Le vivant, s'il n'était pas l'objet d'une création spéciale, devait donc pouvoir être transformé. Pour les biologistes français, c'était à juste titre qu'on avait demandé à Darwin des exemples de transformation qu'il n'avait pas à l'époque était capable d'apporter. Il était temps désormais de compléter et dépasser les thèses de l'illustre naturaliste anglais par les résultats solides que pouvait procurer la méthode expérimentale. Dans un tel schème de pensée, l'organisme doit être conçu comme une entité déformable, susceptible d'imprimer dans sa masse les « circonstances des milieux cosmiques ». L'idée de plasticité renvoie à ce réquisit nécessaire. Si elle fut rarement explicitée, bien que le terme apparaisse parfois, c'est indéniablement elle qui fut au cœur des conceptions transformistes de ces biologistes expérimentateurs. Elle était l'explication la plus simple et la plus immédiate des résultats positifs que produisit le transformisme expérimental durant la phase la plus active et la plus riche du néolamarckisme français (1880-1900).

CHAPITRE 1 : L'EMPREINTE DU MILIEU SUR LES ORGANISMES, LES DONNEES SCIENTIFIQUES

Durant le dernier quart du XIXe siècle, de nombreux travaux sont venus conforter l'idée (qui elle était plus ancienne) que l'organisme vivant n'était plus étudiable indépendamment de son milieu de vie. Le niveau de corrélation entre les caractéristiques anatomo-morphologiques et les propriétés physico-chimiques du milieu constitua notamment un objet d'étonnement et d'intérêt pour les biologistes. Cette correspondance étroite, attestée par de nombreuses études, empêchait de considérer la forme comme exclue du déterminisme du milieu. La corrélation était si forte qu'elle devait traduire, d'une manière ou d'une autre, une relation causale.

Parallèlement, l'acceptation du transformisme conduisit à inscrire ce constat dans une perspective évolutive. Le lien causal devait s'établir dans le temps long, obligeant une posture fonctionnaliste. Comme pour Darwin et les néodarwiniens, c'est en terme d'adaptation à l'environnement que fut d'abord posé le problème de l'évolution. C'est elle qui venait diriger la nature des trajectoires évolutives et qui devait expliquer la structure actuelle des êtres vivants. Mais alors que l'adaptation fut considérée comme un résultat dans la pensée darwinienne, elle apparaissait au contraire comme la cause de la transformation pour les néolamarckiens français. La corrélation milieu/structure fut traduite directement dans un rapport causal, au sens mécanique du terme.

Ces deux aspects - corrélation structure/milieu et explication fonctionnaliste directe - émergent au même moment dans la pensée biologique française. Nous les traiterons néanmoins séparément, car le second engage directement une posture lamarckienne, alors que le premier reste libre de tout présupposé théorique quant à l'explication des transformations adaptatives.

1. Les corrélations entre la structure et le milieu

Sans souci d'exhaustivité, nous aborderons ici trois classes de faits qui ont eu une incidence importante sur la manière de concevoir le déterminisme de la structure des organismes : la découverte des faunes abyssales, la mise en évidence de l'existence de nombreux parasites chez les animaux marins, et l'étude comparée des flores arctiques et alpines. Bien d'autres auraient pu être rapportés dans cette partie, comme par exemple la découverte des faunes cavernicoles. Le choix s'est porté sur ces exemples car ils ont été le résultat du travail des principales figures françaises du néolamarckisme commençant.

Edmond Perrier participa aux expéditions scientifiques du *Travailleur* et du *Talisman* en 1881 et 1883. Alfred Giard, en créant dès 1874 la station de biologie marine de Wimereux, contribua fortement à l'étude des invertébrés marins, groupe comprenant de très nombreuses espèces parasites ; lui-même y consacra une part importante de ses recherches. Enfin, Gaston Bonnier fut le principal initiateur des études botaniques portant sur les flores arctiques et alpines, dès l'année 1878.

Dans les trois cas, il s'agit donc d'études précoces dans la chronologie du néolamarckisme français et conduites par des scientifiques qui feront bientôt figures de fondateurs de ce courant ; ce qui doit permettre de comprendre la forte incidence de ces nouvelles données scientifiques.

1.1 La découverte des faunes abyssales

Lorsqu'il embarqua à bord du *Travailleur*, en 1881, Edmond Perrier était déjà professeur de zoologie au Muséum national d'histoire naturelle depuis cinq ans, et faisait figure de zoologiste reconnu. Son ralliement à la doctrine transformiste, lui, était plus récent, et peut être daté relativement précisément. En 1873, il admettait ne pas « partager les doctrines de Darwin », et ne se croyait « pas encore le droit de parler pour ou contre »[79]. Six ans plus tard, en 1879, il publia deux articles importants. Le premier, intitulé *Le transformisme et les sciences physiques*[80], dont nous avons déjà parlé, peut être vu comme l'acte de naissance officiel du néolamarckisme français. Il dessine déjà les grandes lignes qui vont structurer la pensée néolamarckienne pendant près de soixante-dix ans. Nous aurons à y

[79] E. Perrier, « Le transformisme en Angleterre », *Revue scientifique*, 1873, 11e année, p. 717.
[80] E. Perrier, « Le transformisme et les sciences physiques », 1879, *op. cit.*, pp. 890-895.

revenir plusieurs fois. C'est toutefois dans le second que Perrier avoue sa conversion au transformisme ; conversion qui résulte d'une longue réflexion, et qui a nécessité une opposition avec les conceptions de son maître, Henri de Lacaze-Duthiers :

> « J'avoue sans embarras, messieurs, avoir subi cette influence. Je commençais l'an dernier une série d'études sur le transformisme ; je n'avais aucun parti pris relativement à cette puissante doctrine. Si des idées générales que j'ai eu l'honneur de vous exposer dans une de mes premières leçons m'attiraient vers elle, j'avais aussi présentes à l'esprit les objections, sans cesse répétées, que lui font les plus illustres des naturalistes français, et, parmi eux, les hommes que j'aime et que je vénère le plus. Il m'a semblé cependant, au cours de mes leçons, que ces objections n'avaient rien d'insurmontable, qu'elles s'attaquaient à des façons de concevoir l'évolution des êtres qui n'avaient rien de nécessaire et laissaient parfaitement intact le fond même de la doctrine. »[81]

Ce ne sont donc pas les résultats de ces expéditions en haute mer qui convainquirent Perrier de la réalité de l'évolution, mais bien plutôt sa conviction d'avoir trouvé dans *l'association* le mécanisme expliquant la genèse progressive d'individus de plus en plus complexes. Dès 1879, il énonce les principales idées qu'il développera deux ans plus tard dans son maître-livre, *Les colonies animales et la formation des organismes*[82] :

> « Remontant la série des organismes, depuis les plus humbles jusqu'aux plus parfaits, cherchant entre eux non pas des différences, mais bien des rapports, j'ai cru voir qu'une loi simple et très générale avait présidé à leur formation, qu'ils étaient dérivés les uns des autres par un procédé constant, et je me suis trouvé avoir ajouté quelques arguments de plus à la théorie de la parenté généalogique des espèces.
>
> La loi dont je vous demande la permission de vous entretenir aujourd'hui peut être désignée du nom de *loi d'association*. Le procédé suivant lequel elle a produit la plupart des organismes, c'est la *transformation des sociétés en individus*. »[83]

Si ces expéditions ne furent pas à l'origine de son adhésion au transformisme, elles jouèrent néanmoins un rôle important dans la manière de comprendre l'influence modelante du milieu sur les organismes. En effet, la loi de développement par association/individuation

[81] E. Perrier, « Rôle de l'association dans le règne animal », *Revue scientifique*, 13 décembre 1879, 17e année, p. 553.
[82] E. Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, Masson, 1881.
[83] E. Perrier, « Rôle… », 1879, *op. cit.*, p. 553.

postulée par Perrier ne fait aucune place à l'idée d'une adaptation des êtres vivants à leurs conditions de vie ; elle se contente d'expliquer l'évolution progressive, sans rien dire de l'évolution adaptative. Pourtant, dès son retour de l'expédition en Méditerranée à bord du *Travailleur*, Perrier publia un article explicitement consacré au problème de l'adaptation. Après avoir montré l'origine côtière des faunes abyssales, il déclare sans détour l'importance de l'étude de celles-ci pour la mise en évidence du déterminisme joué par l'environnement sur la forme des êtres vivants :

> « Dans tous les cas, le parallèle entre les espèces côtières et les espèces abyssales ne peut manquer de nous renseigner dans une certaine mesure sur les modifications qu'une pression considérable, une basse température, une obscurité presque totale, peuvent imprimer aux formes vivantes. »[84]

En 1883, Perrier prit part à une seconde expédition, à bord du *Talisman*. Celle-ci, préparée par Alphonse Milne-Edwards, se déroula dans l'océan Atlantique, et fut semble-t-il motivée par la recherche de faunes archaïques[85]. De meilleures conditions matérielles permirent des relevés faunistiques très importants. Chaque récolte fut pour Perrier l'occasion de se convaincre davantage de l'étroite corrélation entre la structure des organismes et leurs conditions de vie. Par exemple, considérant les organismes sessiles vivant à grande profondeur, il déclare :

> « En l'absence de corps solides fixes, les animaux sédentaires sont dans l'obligation de prendre pour ainsi dire racine dans la vase, et de vivre au sommet de pédoncules plus ou moins longs, s'ils ne peuvent s'enfouir dans le sol pâteux qui les entoure. […] c'est ce qui explique que les Crinoïdes pédonculés, tels que les Pentacrines, et surtout ceux qui sont pourvus de racines, comme les *Rhizocrinus, Bathycrinus* et *Hyocrinus*, aient persisté uniquement dans les grands fonds ; c'est encore ce qui explique pourquoi, dans ces grands fonds, les Ascidies pédonculées, à la façon des Bolténies, telles que les *Ascopera*, les *Corynascidia*, etc., sont plus fréquentes que partout ailleurs. Une même disposition que l'on rencontre chez des animaux aussi différents vivant dans les mêmes conditions éveille évidemment l'idée que cette disposition est la conséquence plus ou moins directe des conditions d'existence auxquelles sont soumis les animaux qui la présentent. »[86]

---

[84] E. Perrier, « L'adaptation aux conditions d'existence », *Revue scientifique*, 1882, 20e année, p. 833.
[85] E. Perrier, « L'expédition du Talisman », *Revue scientifique*, 1883, 21e année, pp. 737-741.
[86] E. Perrier, *Les explorations sous-marines*, Paris Hachette, 1891 (2e édition, 1884), pp. 321-322.

L'absence de lumière constitue indéniablement la caractéristique la plus remarquable de ces environnements. Dès 1884, Perrier la met en jeu dans un raisonnement explicitement lamarckien, en posant qu'il « est incontestable que, par défaut d'excitation, les organes s'atrophient et disparaissent : nous l'avons déjà dit, les animaux des cavernes obscures et des grandes profondeurs de la mer sont fréquemment aveugles »[87]. Les résultats de l'étude systématique des faunes des hauts fonds sont donc sans appel : « les conditions spéciales dans lesquelles vivent les animaux des régions abyssales de la mer sont très nettement empreintes sur leur organisme. La plupart de ces animaux ont une physionomie caractéristique, qui ne permet pas de se méprendre sur leur provenance. »[88].

La conclusion est explicite. Elle l'est d'autant plus que rien, dans les considérations théoriques formulées par Perrier, ne le prédisposait à prendre en compte l'adaptation des êtres à leurs conditions d'existence. Sa théorie coloniale, nous l'avons dit, est avant tout une tentative d'explication causale de la complexification. Ceci vient encore renforcer, rétrospectivement, l'incidence que l'on peut attribuer à la découverte de ces faunes littéralement modelées au cours du temps par leurs conditions d'existence. A la fin de sa carrière, Perrier continua de présenter celles-ci comme un argument puissant en faveur d'une compréhension fonctionnaliste du processus évolutif :

> « Il est certain d'autre part que les espèces qui sont descendues vers les abîmes se sont modifiées en gagnant les grands fonds, puisqu'on ne retrouve plus haut que des formes génériquement différentes, pour le moins ; le problème de la transformation des formes organiques par le milieu est ainsi étayé par un argument de première importance. »[89]

[87] E. Perrier, *La Philosophie zoologique avant Darwin*, Alcan, 1886 (2e édition, 1884), p.77.
[88] E. Perrier, 1891, *op. cit.*, p. 333.
[89] E. Perrier, *La Vie en action*, Flammarion, 1918, p. 154.

Figure n°1 : ***Quelques animaux des abysses étudiés lors des expéditions du Travailleur et du Talisman et montrant l'empreinte du milieu sur les formes des organismes***
(E. Perrier, *Les explorations sous-marines*, Paris, Hachette, 1891)

1.2 Le parasitisme et la déformation des structures

Parallèlement aux nombreuses expéditions en haute mer organisées à partir de 1870 (la plus célèbre étant celle du *Challenger*[90] (1872-1876)), la biologie marine se constitua également sur un autre terrain, celui de l'étude systématique des faunes littorales. A la même époque, de nombreuses stations de biologie marine matérialisèrent cet engouement pour ce nouveau champ de recherches[91]. Rien qu'en France, on assista à une véritable prolifération de ce type d'équipements (Concarneau (1859), Roscoff (1872), Wimereux (1874), Banyuls-sur-Mer (1881), Villefranche-sur-Mer (1882), Arcachon (1883), St-Vaast-la-Hougue (1887), Tamaris (1900))[92]. Le développement des thématiques transformistes ne fut pas pour rien dans cet intérêt pour l'étude des animaux marins. En effet, la transparence relative des individus juvéniles et leur mode de développement en faisaient un matériel de choix pour tester certains énoncés des théories de l'évolution, au premier rang desquels la *Loi biogénétique fondamentale* de Ernst Haeckel (1866).

Parmi toutes ces nouvelles stations, c'est évidemment celle de Wimereux (Pas-de-Calais) qui doit retenir notre attention. Mise au point et développée, d'abord de manière très artisanale, par Alfred Giard lorsqu'il enseignait à l'université de Lille, elle fut un des lieux privilégiés de la résurgence du lamarckisme dans la pensée biologique française[93]. En effet, de manière particulièrement nette, la faune littorale montre une adaptation remarquable des organismes à leurs milieux. Adaptations chez l'adulte, certes, mais surtout, chose étonnante à l'époque, adaptation chez la larve. Ce constat conduisit Alfred Giard à formuler le concept de *poecilogonie*[94], toujours actif dans le savoir biologique actuel. Il s'agissait alors d'expliquer pourquoi de si nombreux organismes ne semblaient pas se développer selon les prédictions de la loi haeckelienne de récapitulation (cf. Chapitre 5, 2.)

Parmi l'ensemble des faits d'adaptation révélés par l'étude des faunes littorales, ceux liés au parasitisme vont jouer un rôle considérable d'une double manière. D'une part, ils vont constituer autant d'arguments jugés irréfutables en faveur du *fait* de l'évolution lui-même. En effet, il ne faut jamais oublier que le néolamarckisme français, dans ses premières années surtout, a d'abord comme ambition d'imposer le transformisme comme cadre théorique

---

[90] Pour un récit vivant et instructif, on pourra consulter P. Scaps, *Histoire de la biologie marine*, Ellipses, 2005.
[91] J.-L. Fischer, 2002, *op. cit.*
[92] Pour une description exhaustive de ces équipements, mais comportant semble-t-il quelques incertitudes sur les dates, on consultera R. Sand, « Les laboratoires maritimes de zoologie », *Revue de l'université de Bruxelles*, 1897-1898, 3e année, pp. 23-47, pp. 121-151, pp. 203-235.
[93] Ceci a déjà été noté par plusieurs historiens. On consultera ente autres Y. Conry, 1993, *op. cit.*
[94] A. Giard, « La poecilogonie », *Bulletin scientifique*, 1905, 39, pp. 153-187.

incontestable des travaux biologiques. Maurice Caullery, élève et successeur d'Alfred Giard dans la chaire d'Evolution des êtres organisés, fut le plus explicite à ce sujet :

> « Le fait même du parasitisme implique, en effet, *a priori*, presque nécessairement l'Evolution. On ne se représente pas, dans la conception créationniste, la création spéciale et délibérée d'espèces parasites. […] Le parasitisme ne peut logiquement être qu'un état secondaire ; les parasites doivent dériver de formes primitivement libres et secondairement adaptées à la condition parasitaire. Nous en avons d'ailleurs une preuve d'ordre général dans le fait que les parasites ne constituent pas des groupes indépendants, mais qu'on a pu les rattacher nettement tous à des groupes de formes libres, dont ils constituent des types spéciaux plus ou moins modifiés. »[95]

D'autre part et surtout, le parasitisme montre de manière extrêmement spectaculaire à quel point le mode de vie peut retentir sur la morphologie, mais également sur l'anatomie et la physiologie des organismes. Par exemple, toujours sous la plume de Caullery :

> « La *dégradation* parasitaire est une notion classique. Plus le parasitisme est profond, c'est-à-dire plus le parasite se sert de l'activité de l'organisme de son hôte pour assurer sa propre nutrition, plus il est déformé et simplifié […]
>
> Il y a donc une grande simplification des divers appareils qui ne concourent pas à la reproduction ; dégradation si l'on veut par rapport aux formes libres, mais c'est là un point de vue subjectif et on peut tout aussi bien dire que les parasites offrent une spécialisation poussée plus ou moins loin et en somme une adaptation qui atteint souvent une perfection très grande. A leur manière, ce sont des formes très adaptées, que l'on pourrait considérer en un sens comme très élevées en organisation. […]
>
> Au total, les parasites sont, plus qu'aucune catégorie d'organismes, une illustration collective et frappante de l'adaptation. Nulle part ailleurs, la structure n'apparaît avec autant de relief, comme modelée par le genre de vie et la préadaptation moins vraisemblable. »[96]

Giard lui-même consacra une part importante de ses recherches à l'étude d'associations parasitaires (comme la sacculine, crustacé parasite des crabes, extrêmement dégradé et réduit presque exclusivement à son appareil reproducteur). L'étude qui eut le plus d'influence à l'époque, fut peut-être celle qu'il consacra, avec son fidèle collaborateur Jules

[95] M. Caullery, *Le problème de l'évolution*, Payot, Paris, 1931, pp. 145-146.
[96] M. Caullery, « Le parasitisme et la symbiose dans leurs rapports avec le problème de l'évolution », *Revue scientifique*, 1919, 57e année, pp. 742-743.

Bonnier, au groupe des bopyriens (crustacés parasites des décapodes (crabes, crevettes, langoustes, etc.)). En 1887, ils publièrent une monographie extrêmement complète et détaillée sur ces animaux encore peu connus[97]. Celle-ci est illustrée par de nombreuses planches – d'une très grande qualité graphique - montrant directement à quel point la structure de ces parasites est éloignée de celle des malacostracés libres (cf. figure n°2).

Symétriquement, l'hôte connaît aussi de profondes modifications anatomo-morphologiques, qui chez le mâle le rapproche souvent du type femelle, et parfois du type juvénile. Giard développa les concepts de *castration parasitaire* et de *progenèse* pour rendre compte de ces transformations induites par le parasite sur l'hôte[98] ; ces études montraient sans détour à quel point la morphologie était tributaire des conditions du milieu, ici des liens trophiques ente le parasite et l'hôte que Giard qualifiaient de *conditions éthologiques*.

[97] A. Giard, J. Bonnier, *Contributions à l'étude des Bopyriens*, Lille, Imprimerie L. Daniel, 1887.

[98] « En résumé, l'arrêt de développement dû à la progenèse résulte d'une dérivation des principes nourriciers au détriment de l'animal progénétique. Dans les exemples de castration parasitaire que nous avons étudiés, le parasite joue, par rapport à son hôte, absolument le même rôle que la glande génitale d'un type progénétique. Il détourne, pour sa propre subsistance, une partie des principes qui auraient servi au développement de l'animal infesté. Aussi les effets produits sont tout à fait de même ordre. »
A. Giard, « La castration parasitaire », *Œuvres diverses*, 1911, *op. cit.*, p. 259 (1887).

Figure n°2 : ***Espèces du genre Entione (bopyriens)***
Crustacés parasites des décapodes
(A. Giard, J. Bonnier, *Contributions à l'étude des Bopyriens*, Lille, Imprimerie L. Daniel, 1887)

Le texte lui-même, très austère et descriptif, n'aborde pas les problèmes théoriques liés au parasitisme. Deux raisons à cela ; la première est qu'il s'agit d'une monographie, genre académique extrêmement codifié où il n'y a pas de place pour des considérations trop « théoriques », surtout dans le cadre de la biologie française ; la seconde, plus intéressante, est qu'il s'agit d'un travail antérieur à 1888, c'est-à-dire antérieur à la nomination d'Alfred Giard dans la chaire d'Evolution des êtres organisés de la Sorbonne. Ainsi, durant la première partie de sa carrière, si Giard fut d'emblée un partisan convaincu du transformisme, il fut surtout intéressé, comme beaucoup de ses collègues évolutionnistes, par le travail phylogénétique. Ce n'est qu'à partir de 1888 qu'il développa ses réflexions sur les mécanismes de l'évolution, mettant alors en avant la corrélation entre le milieu de vie et la morphologie des organismes[99].

Quoi qu'il en soit, cette étude des bopyriens allait connaître une large audience et fut souvent utilisée comme argument censé être décisif en faveur d'une compréhension lamarckienne de la variation. Par exemple, dans son article « Zoologie », Rémy Perrier s'y réfère en ces termes, parfaitement dégagés de toute ambiguïté :

> « Il nous resterait à parler de l'influence du milieu. Les exemples en sont tellement connus qu'il est peu utile d'insister longuement.
>
> Il nous faut cependant dire l'influence extraordinaire du parasitisme ; les beaux travaux de MM Giard et Jules Bonnier sur les Bopyres, crustacés vivant en parasite dans la cavité branchiale des crustacés décapodes, montrent à quel degré peut atteindre la variation ainsi produite ; »[100]

1.3 Les flores arctiques et les flores alpines

Cette troisième classe de faits venant soutenir l'approche fonctionnaliste du néolamarckisme naissant mérite de retenir l'attention pour deux raisons au moins. D'une part, il s'agit cette fois-ci d'études de botanique, ce qui indique déjà que le néolamarckisme ne peut être réduit au seul champ des disciplines zoologiques, mais qu'il constitue au contraire un mouvement plus général, et donc plus profondément enraciné dans la culture biologique française.

---

[99] A. Giard, « Les facteurs de l'évolution », in 1904, *op. cit.*, pp. 109-134 (1889).
[100] R. Perrier, « Zoologie », *Revue encyclopédique*, 1891, 1, p. 736.

D'autre part, ces études comparatives vont ensuite donner naissance à tout un programme de *transformisme expérimental*, qui va mobiliser de très nombreux chercheurs pendant plus d'une vingtaine d'années. Ceci montre à quel point il était *naturel* pour les biologistes français de l'époque de passer d'une étude descriptive des corrélations à une étude expérimentale de leur déterminisme, celui-ci étant pensé sous le mode d'une causalité directe milieu-organisme.

En 1878, Gaston Bonnier[101], alors jeune chargé de conférences à l'ENS, et Charles Flahault furent envoyés par le Ministère de l'Instruction Publique en Suède et en Norvège dans le cadre d'une mission scientifique[102]. Ils y effectuèrent de très nombreuses observations sur la flore arctique, qu'ils se proposèrent de comparer avec les flores des Alpes et des Pyrénées[103]. De cette comparaison systématique ils tirèrent la conclusion que les variations anatomo-morphologiques des plantes en fonction de la latitude sont comparables, bien que non identiques en amplitude, à celles que l'on note selon l'altitude. Bonnier écrivit plus tard :

> « Quand on voyage dans les contrées polaires, au Spitzberg, à l'île Jan Mayen, par exemple, on voit en été, sur les rivages, une étroite bordure de végétation qui rappelle beaucoup celle que nous venons d'examiner dans les Alpes, à la base de la région des neiges éternelles. »[104]

Que l'on s'approche des hautes latitudes, ou que l'on monte en altitude, on constate entre autres : une réduction de la taille des végétaux, une augmentation de la proportion d'espèces vivaces, une augmentation de l'éclat des pigments, de la quantité de chlorophylle, etc. Dès lors que ce parallélisme est établi, il reste à l'expliquer, ce qui nécessite d'abord d'expliciter une correspondance entre les milieux de hautes latitudes et de hautes altitudes. C'est bien évidemment vers les caractéristiques physiques communes de ces milieux que se tournent les auteurs, notamment la quantité de lumière disponible.

A la fin de leur article, ils dressent un véritable programme de recherche expérimentale afin de s'assurer que les corrélations qu'ils sont parvenus à révéler traduisent bien des rapports de causalité entre les conditions de vie et la structure anatomo-morphologique des végétaux :

---

[101] Nous rappelons que le transformisme expérimental de G. Bonnier a déjà été étudié : S. Tirard, 2003, *op. cit*.
[102] G. Bonnier, *Notice sur les Travaux scientifiques de M. Gaston Bonnier*, Corbeil, 1894.
[103] G. Bonnier, Ch. Flahault, « Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu », *Annales des Sciences naturelles*, *Botanique*, 1878, 7, pp. 93-125.
[104] G. Bonnier, *Le Monde végétal,* Flammarion, 1907, p. 338.

> « Nous avons donné les résultats précédents en groupant les faits suivant la manière dont nous les avons observés. D'après les considérations dont nous avons fait suivre nos observations, on voit qu'on pourrait établir entre les variations végétales et les variations des conditions physiques une certaine corrélation qui permettrait de grouper les faits d'une manière plus rationnelle.
>
> Les conditions physiques variables que nous avons considérées sont surtout les suivantes :
>
> Température moyenne ;
>
> Chaleur ou lumière reçues par rayonnement ;
>
> Eau contenue dans le sol ;
>
> Etat hygrométrique de l'air.
>
> Nous pourrions rapprocher les modifications des végétaux des variations que présentent ces quatre conditions physiques.
>
> Le nombre relatif des espèces vivaces varie avec la température moyenne.
>
> L'éclat des pigments colorés, la quantité de chlorophylle des feuilles, la grandeur des feuilles des Dicotylédones, etc., varient avec la quantité de lumière reçue.
>
> La répartition des plantes palustres dans les divers habitats est en relation avec la quantité d'eau contenue dans le sol.
>
> L'abondance des Lichens est en rapport avec l'état hygrométrique de l'air.
>
> Telles sont les conclusions que nous pouvons déduire de l'observation de la nature. *Pour leur enlever tout caractère hypothétique, il faudrait faire varier par l'expérience les diverses conditions physiques de l'existence des végétaux et étudier les modifications ainsi artificiellement produites*. »[105]

A lire ces lignes, on constate aisément comment la correspondance structure/milieu fut dès le début interprétée en terme de causalité milieu/organisme. Pour ce groupe de scientifiques, il ne fait aucun doute que l'état actuel de la biosphère résulte de l'action directe et prolongée des milieux sur la structure des êtres vivants. Le néolamarckisme français fut à ses débuts une théorie fonctionnaliste de l'évolution, qui se proposait de rendre compte de l'adaptation. En cela, il se place sur le même champ théorique que le néodarwinisme, ce qui fut explicitement reconnu par certains de ces biologistes, ici Félix Le Dantec :

> « Ce qui nous frappe le plus chez les êtres vivants, c'est le mécanisme extrêmement précis et coordonné, grâce auquel chaque animal fait, à chaque instant, précisément ce qu'il doit faire pour

[105] G. Bonnier, Ch. Flahault, 1878, *op. cit.*, pp. 124-125. Nous soulignons.

> continuer de vivre dans les conditions où il se trouve. En d'autres termes, un animal qui vit depuis longtemps dans un certain milieu est *adapté* à ce milieu.
>
> C'est cette adaptation qu'ont voulut nous expliquer les deux grandes écoles évolutionnistes, l'école Lamarckienne et l'école Darwinienne. »[106]

Ce qui distingue ces deux théories fonctionnalistes, c'est évidemment le mécanisme invoqué pour expliquer l'adaptation. Dans un cas, le milieu joue le rôle de crible sélectif, dans l'autre, il oriente plus ou moins directement la variation des organismes. Il joue alors simultanément, et de manière confuse pour ces biologistes, le rôle de cause efficiente et de cause finale des transformations individuelles, ce qu'il s'agit désormais de tester par l'expérimentation. Dans un tel schéma de pensée, où le milieu prend la valeur d'une cause mécanique, il est alors automatique et nécessaire de prolonger ces études de terrain par l'expérimentation contrôlée :

> « Nous voyons en résumé que nous sommes parfaitement en possession d'un certain nombre de causes qui influent sur la variation des animaux.
>
> Grâce à ces tendances, inspirées par Lamarck, l'idée devait forcément venir aux naturalistes d'expérimenter eux-mêmes les causes de variation ; le *transformisme expérimental* devait prendre naissance. »[107]

2. Le déterminisme de ces corrélations : développement du transformisme expérimental

Ici aussi, les exemples présentés ci-après sont loin d'épuiser l'histoire de ce que fut cette période expérimentale du néolamarckisme français. Il aurait été possible de détailler les expériences de Henry de Varigny[108] relatives à la croissance des lymnées en fonction du volume d'eau disponible ; ou encore celles d'Emile Maupas sur le déterminisme du sexe chez

---

[106] F. Le Dantec, *Eléments de philosophie biologique*, Alcan, 1907, pp. 283-284.
[107] R. Perrier, 1891, *op. cit.*, p. 736.
[108] H. de Varigny, « Recherches sur le nanisme expérimental, Contribution à l'étude de l'influence du milieu sur les organismes », *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie normales et pathologiques*, 1894, 30, pp. 147-148. Celui-ci reste célèbre non pas pour son travail expérimental mais davantage pour ses traductions, et notamment celle qu'il fit dès 1892 des principaux textes de Weismann. Néanmoins, ses résultats expérimentaux ont connu une certaine audience puisque, par exemple, ils furent cités par E.D. Cope comme attestant de la réalité du processus de *physiogenèse* : E.D. Cope, 1896, *op. cit.*, p. 229.

les rotifères[109]. Le critère principal qui a guidé nos choix fut à nouveau le rayonnement des scientifiques dans le courant néolamarckien. Gaston Bonnier et Julien Costantin, les principaux instigateurs du transformisme expérimental en botanique furent tous deux des représentants éminents du néolamarckisme commençant. De la même manière, Etienne Rabaud, qui développa à la suite de Camille Dareste, la tératogénie expérimentale, joua un rôle important dans la persistance de ce mouvement, jusque très tard dans le XXe siècle. Voilà pourquoi les deux premières parties leurs sont consacrées.

La troisième partie traite des expériences qui portèrent, non pas sur des organismes pluricellulaires macroscopiques, mais sur des bactéries d'une part et des enzymes d'autre part ; une nouvelle fois, cela permet de montrer toute l'étendue de la pensée néolamarckienne dans la totalité des disciplines biologiques. Ce sera également l'occasion de constater l'influence directe de Louis Pasteur, qui rencontra un temps dans ses recherches le problème de la variation héréditaire.

2.1 Transformations anatomo-morphologiques chez les végétaux

Comme la conclusion de l'article de 1878 le laissait supposer, Gaston Bonnier développa au cours des années 1880 un programme de recherche expérimentale visant à élucider le déterminisme des transformations subies par les végétaux. Celui-ci s'articule autour de deux axes. Dans un premier temps, Bonnier élabora des protocoles de cultures expérimentales en milieu naturel, qui débutèrent en 1882[110]. Puis, conjointement à plusieurs chercheurs, dont son beau-frère Julien Costantin, de nombreuses expérimentations furent menées en laboratoire, ce qui permettait d'isoler les différents facteurs responsables des modifications constatées[111].

Dès 1882, Bonnier établit donc ses premières cultures comparées, d'abord dans les Alpes, puis dans les Pyrénées. Pour ce faire il sélectionnait des angiospermes dont il pensait *a priori* qu'elles étaient capables de résister aux conditions plus rudes des hautes altitudes. A partir du même pied initial, par bouturage, il plantait plusieurs individus à différentes

[109] E. Maupas, « Sur le déterminisme de la sexualité chez l'*Hydatina senta* », *C.R. Ac.Sci.*, 1891, 113, pp. 388-390.
[110] G. Bonnier, « Note sur des cultures comparées de mêmes espèces à diverses altitudes », *Bulletin de la Société Botanique de France*, 1887, 34, pp. 467-469.
[111] Ce programme expérimental fut très bien accueilli en France puisque dès 1883 Costantin se vit attribuer par l'Institut le prix Bordin pour ses premiers travaux d'anatomie expérimentale.
J. Costantin, *Notice sur les travaux scientifiques de J. Costantin*, Crété, 1901.

altitudes, dans un sol rendu artificiellement identique (provenant de Fontainebleau) et dans des lieux également découverts. De cette façon, il s'assurait que seules les caractéristiques climatiques variaient d'une station à l'autre. Les stations alpines étaient choisies d'altitude croissante : Chamonix (1060 m), La Para (1600 m), Montanvers (1900 m), Lognan (1970 m), Pierre-Pointue (2030 m) et Aiguille de la Tour (2300 m). Dans les Pyrénées, les stations retenues furent : Cadéac (750 m), Hourquette d'Arreau (1520 m), Col d'Aspin (1500 m), Col de la Paloume (2400 m). Les cultures de basses altitudes étaient réalisées près de Paris, à Fontainebleau, et dans le Gers.

Les résultats furent rapides, certains plants montrant des modifications appréciables dès l'année qui suivit leur implantation en altitude ; pour les plants qui parvinrent à survivre, Bonnier nota :

> « D'une manière générale, pour les plantes réellement acclimatées dans les deux stations, et dans les conditions où ont été faites les cultures, on observe le plus souvent que le plant de la station supérieure présente :
> 1° *Une taille plus petite* ;
> 2° *Des entre-nœuds plus courts* ;
> 3° *Un développement relatif plus considérable des parties souterraines* ;
> 4° *Des feuilles plus petites* ;
> 5° *Des feuilles plus épaisses relativement à leur surface et souvent même plus épaisses en valeur absolue* ;
> 6° *Une teinte plus verte des feuilles* ;
> 7° *Une coloration plus vive des fleurs* ; »[112]

Les résultats les plus spectaculaires s'observent chez les herbacées, dont la morphologie est radicalement transformée par le changement de climat. Par exemple, chez l'*Helianthemum vulgare*, Bonnier rapporte (figure n°4) « que l'échantillon de la culture supérieure a des parties souterraines relativement très développées par rapport à ses parties aériennes ; les feuilles sont plus petites, plus velues, et à entre-nœuds beaucoup plus courts ; les tiges fleuries sont toutes recourbées ou aplaties sur le sol ; enfin, c'est dans les fleurs qu'il y a le moins de changements. Toutefois les pétales de ces dernières présentent une différence de coloration de + 0,5° à + 1° avec ceux de l'échantillon inférieur. »[113]

---

[112] G. Bonnier, « Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées », *Revue générale de botanique*, 1890, 2, pp. 544-545.
[113] G. Bonnier, « Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin », *Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 1895, 20, p. 229.

Figure n°3 : ***Différences morphologiques entre des plants cultivés en altitude et en plaine***

(G. Bonnier, « Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin », *Annales des sciences naturelles, Botanique*, 1895, 20, pp. 217-360)

Mais la morphologie n'est pas seule à subir l'empreinte du milieu. Bonnier s'attacha également à montrer que l'anatomie et la physiologie des végétaux sont également profondément modifiées par le climat alpin. Des études histologiques montrent sans détour de grandes modifications dans la structure des tissus, notamment en ce qui concerne le limbe des feuilles. Par exemple, chez le *Lotus corniculatus* :

Figure n°4 : ***Différences anatomiques entre des plants cultivés en altitude et en plaine***
(G. Bonnier, *Notice sur les Travaux scientifiques de M. Gaston Bonnier*, Corbeil, 1894)

Ces modifications anatomo-morphologiques sont elles-mêmes corrélatives de changements physiologiques. Bonnier, dans la continuité des travaux de physiologie expérimentale qu'il avait réalisés avec Louis Mangin sur la respiration des champignons, tenta de comprendre comment un végétal soumis au climat alpin parvenait « après une

évolution si rapide, à accumuler des réserves en si peu de temps ? »[114]. Pour répondre à cette question, « des branches feuillées de deux pieds provenant de la même plante étaient cueillies à la même heure dans la station supérieure (2300 mètres) et dans la station inférieure (1050 mètres) entourées de mousse humide et placées dans un boîte de fer-blanc. Puis, l'échantillon d'en haut étant descendu à Chamonix, on plaçait dans deux appareils deux feuilles comparables et on les exposait à la fois *à la même lumière* »[115]. Les résultats furent explicites :

> « dans les mêmes conditions d'éclairement, de température et d'état hygrométrique, pour une même surface, les feuilles des altitudes supérieures dégagent toujours plus d'oxygène que les feuilles des altitudes inférieures. […] Donc, pour la même surface foliaire, l'assimilation chlorophyllienne et par suite la nutrition de la plante sont plus considérables dans le climat de la région alpine que dans le climat des zones inférieures ».[116]

Il n'est pas neutre, et nous aurons à y revenir dans le détail, que dès 1888, Bonnier fasse appel à la thématique de la nutrition pour expliquer les variations physiologiques, elles-mêmes étant comprises comme causes des modifications anatomo-morphologiques.

A la fin de sa carrière, Bonnier fit le bilan de plusieurs décennies de cultures comparées. L'incontestable transformation des plantes de plaines dans le sens d'une adaptation au climat alpin fut pour lui un argument fort en faveur d'une compréhension lamarckienne de l'évolution :

> « Si l'on remarque, par exemple, pour le passage du climat tempéré de plaine au climat alpin, que les caractères acquis par l'adaptation, varient tous *dans le même sens* que celui présenté par les espèces, spécialement de plaines comparées aux espèces similaires de montagnes, ces faits sont en faveur de l'hypothèse Lamarckienne qui attribue au changement de milieu l'une des causes principales de la transformation des organismes. »[117]

Parallèlement à ces expériences de cultures comparées, toute une série d'expériences en laboratoire furent réalisées durant la période 1880-1900. Elles occupèrent de très nombreux

---

[114] G. Bonnier, « Cultures expérimentales dans les hautes altitudes », *C.R.Ac.Sci.*, 1890, 110, p. 363.
[115] G. Bonnier, « Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes », *Bulletin de la Société Botanique de France*, 1888, 35, p. 439.
[116] *Idem.*
[117] G. Bonnier, « Sur les changements, obtenus expérimentalement, dans les formes végétales », *C.R.Ac.Sci.*, 1920, 170, p. 1359.

botanistes (Henri Jumelle, Pierre Lesage, Edmond Gain, M.A. Lothelier, Joseph Vallot, Léon Dufour, etc.), signe qu'il s'agissait d'un champ particulièrement fertile et attractif pour les jeunes chercheurs. Il faut dire que la plasticité naturelle et bien connue des végétaux, surtout en comparaison des organismes animaux, offrait des possibilités infinies aux expérimentateurs[118]. Beaucoup de ces expériences furent menées au laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, fondé en 1890 par Bonnier.

Figure n°5 : ***Gaston Bonnier dans son laboratoire de Fontainebleau***
(*Dossier personnel*, Archives de l'Académie des sciences)

[118] J. Costantin reconnut que « l'étude des végétaux présente à ce point de vue [celui du transformisme expérimental] d'incontestables avantages. Ce sont des êtres plus malléables, de plus, normalement attachés au sol ; ils n'ont pas, comme les animaux, les moyens de fuir les conditions qui ne leur plaisent pas, et de s'éloigner du milieu qui les opprime ; pour eux, la règle est qu'il faut s'adapter ou disparaître. »
J. Costantin, *Les végétaux et les milieux cosmiques*, Alcan, 1898, p. 12.

Dès à présent, il est important de souligner le rôle qu'ont joué ces travaux dans l'acceptation en France du transformisme même. Par exemple, selon Julien Costantin :

> « Dans les années qui suivirent la guerre de 1870, il y avait peu de transformistes en France. A partir de 1883, surtout grâce aux travaux d' « Anatomie expérimentale » entrepris à l'instigation de Bonnier par ses élèves, puis par lui-même, les modifications de la structure des plantes par l'action d'un grand nombre de milieux (souterrain, aquatique, lumière et ombre, humidité et sécheresse, hautes et basses altitudes, etc.) se révélaient comme profondes et toujours très instructives. Mais, dans les mémoires où ces résultats étaient exposés, on ne trouvait ni le nom de Lamarck, ni celui de Darwin. C'était d'ailleurs plutôt à la doctrine du premier que se rattachaient les faits observés, mais personne ne s'avisait de le dire.
>
> Cependant il était incontestable que les résultats innombrables ainsi constatés expliquaient d'une manière saisissante l' « Anatomie comparée » des plantes vivant dans un milieu uniforme, par exemple le cas de tous les végétaux aquatiques ; c'est ce qui a contribué à rendre transformistes certains disciples de Bonnier presque inconsciemment, et j'ai été de ce nombre. »[119]

Bonnier lui-même réalisa un certain nombre de ces expérimentations en laboratoire ; il s'intéressa essentiellement à l'influence de la lumière électrique (à partir de 1892[120]) et à celle de l'alternance des températures extrêmes (à partir de 1898[121]). A sa grande satisfaction, il parvint dans ce dernier cas à obtenir des végétaux qui, bien que cultivés en plaine, présentaient « presque complètement l'aspect de ceux de même espèce que l'on rencontre à l'état naturel dans les altitudes élevées des montagnes »[122] . Il avait donc, au moins dans ce cas précis, réussi à mener à son terme le programme de recherche qu'il s'était fixé, et qui devait finalement permettre la caractérisation des paramètres physico-chimiques du milieu directement responsables des transformations des végétaux.

Néanmoins, le botaniste le plus investi dans de ce genre d'expérimentations en laboratoire fut sans conteste Julien Costantin. Bonnier n'a d'ailleurs jamais contesté la priorité

---

[119] J. Costantin, « Aperçu historique des progrès de la botanique depuis cent ans, 1834-1934 », *Annales des sciences naturelles, Botanique*, 1934, 16, p. 167.

[120] G. Bonnier, « Influence de la lumière électrique continue et discontinue sur la structure des arbres », *C.R.Ac.Sci.*, 1892, 115, pp. 347-350 ; « Influence de la lumière électrique sur la structure des plantes herbacées », *C.R.Ac.Sci.*, 1892, 115 pp. 475-478 ; « Influence de la lumière électrqiue continue sur la forme et la structure des végétaux », *Revue générale de botanique*, 1895, 7, pp. 241-257.

[121] G. Bonnier, « Expériences sur la production des caractères alpins des plantes par l'alternance des températures extrêmes », *C.R.Ac.Sci.*, 1898, 127, pp. 307-312 ; « Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures extrêmes », *C.R.Ac.Sci.*, 1899, 128, pp. 1143-1146.

[122] G. Bonnier, 1898, *op. cit.*, p. 307.

de son collègue dans ce domaine[123]. Costantin, élève et gendre de Philippe Van Tieghem, comme Bonnier, orienta dès le départ son travail de recherche dans la voie du transformisme expérimental. Sa thèse, soutenue en 1883, portait déjà sur la question du déterminisme physico-chimique des modifications que l'on peut induire chez un végétal supérieur[124]. Durant près de sept ans, entre 1881 et 1887 (date de son arrivée à l'ENS), Costantin multiplia ce type d'expériences, cherchant à chaque fois à cerner précisément la cause environnementale à l'origine de la variation[125]. Ses travaux sur les feuilles des plantes aquatiques furent certainement ceux qui eurent le plus d'audience[126], et méritent d'être brièvement décrits.

Il s'agit là de la dernière série de travaux que Costantin consacra directement à la question du transformisme expérimental. En 1887, il réorienta ses recherches sur le groupe alors très peu connu des champignons, notamment parce qu'ils lui apparaissaient comme encore plus plastiques que les végétaux supérieurs[127] ; mais les travaux préliminaires de mise en ordre de la classification occupèrent finalement la majeure partie de son temps, ne lui permettant pas de réaliser le programme qu'il s'était initialement fixé.

Pour conduire ses expériences sur la structure des feuilles des plantes aquatiques[128], Costantin sélectionna différentes espèces d'angiospermes herbacées, plus ou moins adaptées à

---

[123] G. Bonnier, « L'anatomie expérimentale », *Revue scientifique*, 1893, 31e année, p. 227.

[124] J. Costantin, *Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones*, Masson, 1883.

[125] En plus de son travail de thèse, on retiendra :
« Etude anatomique sur l'enracinement d'une branche de Ronce », *Bulletin de la Société Botanique*, 1882, 29, pp. 76-78 ; « Influence du séjour sous le sol sur la structure anatomique des tiges », *Bulletin de la Société Botanique*, 1883, 30, pp. 230-232 ; « Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques », *Annales des Sciences naturelles*, *Botanique*, 1884, 19, pp. 286-331 ; « Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines », *Annales des Sciences naturelles*, *Botanique*, 1885, 1, pp. 1-282 ; « Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, pp. 83-92 ; « Contribution à l'étude de la tige des Lécythidées » (avec M. Dufour), *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, p. 115-119 ; « Sur l'origine des faisceaux libéro-ligneux surnuméraires dans la tige des Cycadées » (avec M. Morot), *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, pp. 173-175 ; « Recherches sur la Sagittaire », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, pp. 218-223 ; « Influence du milieu aquatique sur les stomates », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32 pp. 259-264 ; « Sur la structure des feuilles du *Nymphea rubra* et du *Nuphar luteum* », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, session extraordinaire, pp. XV-XIX ; « Etude sur les feuilles des plantes aquatiques », *Annales des Sciences naturelles*, 1886, 3, pp. 94-162.

[126] G. Bonnier, 1907, *op. cit.*, p. 301.

[127] J. Costantin, *Notice…*, 1901, *op. cit.*, p. 4.

[128] Notons que Lamarck lui-même avait dès 1802 argumenté ses conceptions en s'appuyant sur des « expériences » analogues. Rappelons notamment le cas de la structure des feuilles de la renoncule aquatique, exemple célèbre qui fut ensuite repris par Charles Lyell :

« Lorsque le *ranunculus aquatilis* habite dans des eaux profondes, tout ce que peut faire son accroissement, c'est de faire arriver l'extrémité de ses tiges à la surface de l'eau, où elles fleurissent. Alors la totalité des feuilles de la plante n'en offre que de finement découpées. Si la même plante se trouve dans des eaux qui ont peu de profondeur, l'accroissement de ses tiges peut leur donner assez d'étendue pour que les feuilles supérieures se développent hors de l'eau ; alors ses feuilles inférieures seulement seront partagées en découpures capillaires, tandis que les supérieures seront simples, arrondies et un peu lobées. »

la vie en milieu semi-aquatique. Nous ne retiendrons que celles portant sur la pesse d'eau, *Hippuris vulgaris*.

Le protocole est d'une grande simplicité : après avoir comparé la structure des feuilles aériennes à celle des feuilles immergées d'un même plant, il procède à l'immersion de jeunes feuilles aériennes et à l'émersion de jeunes feuilles aquatiques. Il constate alors la transformation de la morphologie des organes sous l'action du nouveau milieu de vie :

> « Si le rhizome de la même plante végète dans un terrain desséché, il émet à l'air une tige dont les feuilles de tous les verticilles ont un autre aspect : elles sont très courtes, très épaisses, charnues même et souvent redressées (fig. 1). C'est bien à l'action du milieu aérien qu'il faut attribuer cette transformation, car, dès qu'une tige aquatique arrive à l'air, elle prend cette dernière forme ; et si une tige aérienne vient à être submergée, les feuilles du bas de la tige peuvent rester courtes parce qu'elles ont achevé leur évolution, mais les feuilles nouvelles qui se développent s'allongent considérablement en rubans minces et ondulés. »[129]

Comme Bonnier, il ne se contente pas d'une description morphologique, et observe également de profondes transformations anatomiques, comme par exemple la présence éventuelle de stomates selon le type de milieu :

> « Les stomates manquent, en effet, sur les feuilles minces et rubanées des pousses submergées de l'*Hippuris* qui apparaissent au printemps ; lorsque ces tiges arrivent à l'air, les feuilles changent d'aspect et les stomates apparaissent (pl. II, fig. 3, *st*). Inversement, si l'on plonge sous l'eau une pousse aérienne ayant déjà produit des fleurs, la branche continuant à croître à son extrémité donne bientôt naissance à des feuilles nouvelles qui ont l'aspect et les caractères anatomiques (pas de stomates) des feuilles aquatiques premières (fig. 4). »[130]

Les répercussions se font sentir jusque dans la structure des tissus conducteurs[131], et même au niveau de la composition chimique des parois cellulaires[132]. En bref, l'action du milieu (aérien ou aquatique) semble profonde et rapide, à tel point que l'on pourrait

---

Lamarck, *Recherches sur l'organisation des corps vivans*, Maillard, Paris, 1802, pp. 145-146.
[129] J. Costantin, 1886, *op. cit.*, p. 6.
[130] *Ibid.*, p. 27.
[131] *Ibid.*, p. 61.
[132] *Ibid.*, p. 48.

soupçonner qu'elle finisse par uniformiser la structure de plantes pourtant phylogénétiquement éloignées, ce que Costantin envisageait explicitement :

> « Il semble, au moins après un premier examen, que le milieu dans lequel vivent ces végétaux leur donne un air de famille qui pourrait souvent faire méconnaître leurs affinités véritables. Rien n'est plus frappant, par exemple, que de comparer le *Cabomba caroliniana*, plante américaine, aux *Ranunculus aquatilis* de nos pays. Chez les deux plantes on trouve presque le même aspect ; chacune a deux sortes de feuilles : les unes, inférieures, sont submergées et lacinées presque identiquement ; les autres, supérieures, sont nageantes et limbées d'une manière semblable. Cependant, la première espèce appartient aux Nymphéacées, la seconde aux Renonculacées. Cet exemple, pris au hasard, montre comment l'on peut concevoir que, dans le cours des siècles, l'action du milieu a pu s'exercer d'une manière uniforme et profonde. »[133]

[133] *Ibid*., p. 3.

Figure n°6 : ***Transformations expérimentalement induites chez Hippuris vulgaris***
(J. Costantin, « Etude sur les feuilles des plantes aquatiques », *Annales des Sciences naturelles*, 1886, 3, pp. 94-162)

On le constate, en expérimentant sur la plasticité des organismes individuels, Costantin, comme ses collègues, entend en fait apporter sa contribution à la compréhension du déterminisme de l'évolution elle-même. Car, et c'est là une observation fondamentale, pour l'ensemble des néolamarckiens, l'organisme est en totalité le lieu de la transformation évolutive, tout comme chez Lamarck d'ailleurs. Plus précisément, l'évolution des espèces est

en fait intégralement réduite aux transformations des protoplasmes des individus. La constitution du *transformisme expérimental* est l'expression la plus directe de cet arrière plan théorique, puisqu'il présuppose, comme condition de possibilité, que les transformations qu'il révèle sont signifiantes du point de vue évolutif.

2.2 Développement de la tératogénie expérimentale

Dans le champ des disciplines zoologiques, on réclamait également des faits positifs de transformation. Néanmoins, les organismes animaux étant souvent moins plastiques que les organismes végétaux, l'établissement de protocoles expérimentaux était plus problématique. Souvent, faire varier les conditions du milieu au cours du développement de l'individu entraînait directement sa mort, ce qui était évidemment sans intérêt pour le biologiste transformiste. Aussi H. de Varigny pouvait-il regretter, en 1891, que « la démonstration [du transformisme] n'en est point encore faite »[134]. Le développement de la tératogénie expérimentale, dans le sillage des travaux de Camille Dareste, allait permettre d'apporter quelques résultats qui furent regardés comme intéressant directement le problème de l'évolution des espèces[135]. Nous nous limitons ici aux travaux du seul Etienne Rabaud.

Celui-ci, nous le verrons, tient une place intéressante dans le mouvement néolamarckien car son cas est exemplaire de l' « indurescence »[136] dogmatique qui vint scléroser le transformisme en France à partir de 1910 environ. Ses travaux, dans le domaine

---

[134] H. de Varigny, « Le transformisme expérimental », *Revue scientifique*, 1891, 29e anée, p. 769.

[135] En 1891, de Varigny propose aux zoologistes transformistes de s'emparer de la question en procédant selon la méthode de la tératogenèse :

« Pareillement on abordera dans les meilleures conditions l'étude des causes de la variation organique. Ici, on invoque la sélection naturelle. Mais la sélection n'est point une cause, c'est un fait, c'est l'expression d'un fait, et c'est en dehors d'elle qu'il convient de chercher l'agent qui provoque la variation. Est-ce le milieu ? Le lamarckisme doit-il occuper la place que lui assignent nos amis transatlantiques, ou nous faut-il suivre Romanes et adhérer à la sélection physiologique ?

Etudiant les causes de la variation, nous pourrons en même temps nous appliquer à mieux mesurer et jauger celle-ci. Non seulement nous utiliserons les excellents préceptes donnés par Galton à cet effet, mais nous appelerons à notre aide le microscope, les appareils du physiologiste et les réactifs du chimiste. Nous mesurerons la variation, non point seulement celle qui frappe nos yeux, mais la variation intime, profonde, physiologique ou chimique, si difficile à saisir, encore si peu connue, mais si évidente au raisonnement, et dont l'importance doit être grande. Et ceci nous donnera la mesure de l'influence des agents extérieurs dans leur action sur l'organisme. Quand on sait à quoi un homme isolé, presque sans ressources et privé des encouragements qui devraient d'instinct aller en droite ligne à ses pareils, a pu arriver en étudiant simplement l'influence de quelques facteurs sur le développement de l'œuf de la poule, on ne peut douter qu'avec des moyens d'action réels et sérieux les Dareste ne deviennent plus nombreux et ne nous découvrent la solution de problèmes qui préoccupent les biologistes depuis Aristote jusqu'à Darwin. »

Ibid., p. 776.

[136] Nous empruntons le terme à Yvette Conry (1993, *op. cit.*, p. 495).

de la tératogenèse, bien que postérieurs (les premiers résultats furent publiés en 1897[137]) peuvent être considérés comme l'équivalent, dans le champ de la zoologie, de ceux menés par Bonnier et Costantin en botanique. Il arriva d'ailleurs à Rabaud de citer avec intérêt les travaux de ses collègues botanistes[138] ; et comme Bonnier fut le président de son jury de thèse, il n'est pas permis de douter de l'existence d'un lien fort entre le transformisme expérimental et les travaux de tératogenèse de Rabaud.

Elève de Camille Dareste, Rabaud, bien qu'il eût à s'opposer à de nombreuses thèses de son maître, lui garda jusqu'à la fin de sa vie une estime sincère[139], et le crédita notamment d'avoir réussi à faire de l'étude des monstres une science expérimentale à part entière[140]. C'est sous son influence qu'il orienta ses travaux vers l'étude des anomalies du développement chez les mammifères et les oiseaux, dès qu'il intégra son laboratoire en 1894[141]. A la mort de Dareste, en 1899, le laboratoire fut supprimé ; Rabaud poursuivit alors ses recherches comme préparateur auprès d'Alfred Giard (Sorbonne), dont, à n'en pas douter, il subit également l'influence ; celle-ci se traduisit surtout par l'inscription de ses recherches dans le cadre des grandes questions de la biologie générale, soit l'évolution et l'hérédité[142].

L'étude de ses premiers travaux permet de constater qu'il changea assez rapidement sa manière d'interpréter le développement embryonnaire. D'abord conçu comme la réalisation nécessaire d'un plan d'organisation, il se convainquit de plus en plus qu'il s'agissait en fait d'une épigenèse véritable, tributaire des conditions du milieu. Ce changement d'interprétation se lit surtout lorsqu'on étudie sa façon d'expliquer les anomalies du développement. Dans le

---

[137] E. Rabaud, « Note sur l'appareil circulatoire d'un Poulet omphalocéphale », *Comptes-rendus de la Société de Biologie*, 1897, 49, pp. 327-328.

[138] Par exemple : « De nombreuses et probantes expériences ont été instituées par Gaston Bonnier sur des végétaux très divers ; il en ressort avec la dernière évidence que des individus acquièrent des caractères nouveaux comme conséquence de leur changement d'habitat. »
E. Rabaud, *Le Transformisme et l'Expérience*, Alcan, 1911, p. 184.

[139] E. Rabaud, *Titres et travaux scientifiques*, PUF, 1922, p. 8.

[140] « Il appartenait à Camille Dareste (1891) de démontrer expérimentalement le bien fondé de cette dernière hypothèse de l'influence du milieu ; du même coup C. Dareste substituait à la Tératologie la Tératogenèse, progrès considérable à tous égards, puisque, intégrant l'étude des Monstres dans le domaine de la biologie expérimentale, il rendait possible, tant l'analyse des processus anormaux et du mécanisme de leur formation que de la recherche de leur signification véritable. Ainsi, non seulement la production des Monstres rentrait dans de le cadre des phénomènes généraux, mais son étude devenait encore le moyen d'une connaissance plus approfondie de ces phénomènes, parce qu'elle conduisait à l'étude immédiate des variations embryonnaires. »
E. Rabaud, *La tératogénèse, Etude des variations de l'organisme*, Paris, Octave Doin, 1914, p. 17.

[141] P.P. Grassé, « Etienne Rabaud », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1958, 92, pp. 1-6.

[142] En 1922, Rabaud déclarait :
« Alfred Giard voulut bien recueillir le préparateur sans chef et sans service. A vivre au contact de ce maître bienveillant et charmant, qui répandait autour de lui une atmosphère de vie et de pensée, toutes les aspirations du naturaliste redevinrent bientôt l'axe de mon activité. La Tératogenèse m'apparut alors ce qu'elle est en réalité, un point de départ solide et une matière féconde pour l'étude des phénomènes biologiques. »
E. Rabaud, *Titres et travaux…*, 1922, *op. cit.*, p. 9.

cadre d'une conception fermée de l'embryogenèse, il fit appel aux notions classiques d'arrêt ou d'excès de développement, telles qu'elles avaient été formulées par Isidore Geoffroy Saint-Hilaire et reprises par Camille Dareste. La monstruosité résulte alors d'un échec relatif dans la réalisation du plan d'organisation caractéristique de l'espèce à laquelle l'individu appartient.

Au contraire, si l'on adopte une conception ouverte du développement, l'anomalie peut désormais être interprétée comme une *variation*, sans considération dépréciative vis-à-vis de la norme attendue. Dès lors, si l'on accepte l'hérédité partielle de telles modifications, la tératogenèse devient une discipline fondamentale, car capable de renseigner sur les modalités de l'évolution. Examinons cette transition majeure dans l'œuvre de Rabaud.

Le 10 janvier 1898, il soutint sa thèse de doctorat ès sciences naturelles qui portait sur l'embryologie des poulets omphalocéphales[143]. De tels embryons, d'abord étudiés par Dareste, présentent de profondes malformations au niveau de leur pôle antérieur, la future tête étant littéralement invaginée dans le reste du corps, ce qui a pour effet de refouler le cœur en position dorsale.

Figure n°7 : ***Structure d'un embryon de poulet omphalocéphale***
(E. Rabaud, *La tératogenèse, Etude des variations de l'organisme*, Paris, Octave Doin, 1914)

[143] E. Rabaud, *Essai de tératologie, Embryologie des poulets omphalocéphales*, Alcan, 1898.

Bien que le mémoire de Rabaud soit extrêmement descriptif, il est possible de comprendre qu'à ce moment, il interprétait encore les monstruosités comme des arrêts ou des excès de développement, et donc qu'il comprenait l'embryogenèse comme un déroulement largement prédéterminé. Dès le début, il choisit de minimiser le rôle du milieu dans l'explication des anomalies embryonnaires :

> « Mais, dit-on, le sens de la différenciation des feuillets se fait suivant les rapports de position, d'ailleurs inconnus, de ces feuillets avec le monde extérieur. Une telle pensée méconnaît trop les lois tracées par l'hérédité et livre les processus embryologiques au caprice tyrannique d'influences extrinsèques. L'action de ces influences est certainement indéniable : elle s'exerce simplement sur la morphologie de ces organes, non pas sur les origines premières. La loi des connexions formulées par Isidore Geoffroy Saint-Hilaire est encore le meilleur argument que l'on puisse fournir, pour indiquer que la tératogénie ne fait pas des choses exceptionnelles, qu'elle modifie seulement et superficiellement en somme les modalités existantes. Elle travaille avec des matériaux tout faits, elle ne crée pas les matériaux. C'est là l'opinion généralement admise, depuis Geoffroy Saint-Hilaire et Dareste. »[144]

De la même manière, lorsqu'il conclut son étude, il restreint les perturbations du milieu au rôle de processus déclenchants, sans renoncer à l'interprétation classique des excès ou arrêts de développement :

> « Les variations de température, l'air confiné, les trépidations, jouent le rôle de milieu extérieur défavorable ; ce sont les influences tératogènes en général. Elles produisent telle ou telle monstruosité, suivant les réactions particulières de chaque individu, dans les limites des réactions possibles. Elles donnent lieu à une perturbation organique, qui sera le phénomène initial et cette perturbation se fera dans un sens ou dans l'autre, qu'il y ait suractivité ou arrêt de développement. »[145]

Pourtant, dès 1901, il renonça explicitement à cette explication des monstruosités. Sans détour, il déclare alors « que cette doctrine ne possède en aucune façon la portée

[144] *Ibid.*, pp. 4-5.
[145] *Ibid.*, p. 92.

générale que l'on s'est plu à lui attribuer »[146]. S'il n'y a plus lieu de comprendre les monstruosités comme des arrêts ou des excès de développement, il n'est plus nécessaire non plus de comprendre l'embryogenèse comme un processus totalement dirigé et contrôlé par l'hérédité. Rabaud s'affiche alors comme un épigéniste convaincu :

> « Tandis que par une conception étroite dans son apparente généralisation, Isidore Geoffroy Saint-Hilaire s'ingéniait à établir des rapports intimes de dépendance entre le normal et l'anormal, nous constatons au contraire la variété des moyens par lesquels l'organisme qui se forme, aboutit à son état définitif. Dès lors, nous ne pouvons plus considérer cet organisme, comme lié par une série de lois immuables. Nous sommes conduits à reconnaître, que s'il existe, au point de départ, un déterminisme impératif, réglé par la constitution fondamentale des milieux, l'organisme jouit d'une liberté considérable pour répondre à des exigences accessoires et locales de ces milieux, qu'il n'est pas strictement réduit à des questions de plus ou de moins dans la dimension ou la structure de ses ébauches. Ainsi, la conception de l'être et de ses formes possibles s'élargit ; il n'y a pas nécessairement un seul plan, ni un seul moule. »[147]

Ce changement théorique important fut semble-t-il motivé par ses premières expériences sur les embryons omphalocéphales. Minimisant son accord initial à la théorie classique, Rabaud rapporte :

> « Se fondant sur des données insuffisantes, les biologistes admettent, sans discussion, qu'une variation quelconque résulte d'un Arrêt ou d'un Excès de développement. Suivant eux, tous les animaux sont construits sur un plan commun dont ils ne s'écartent pas, mais qu'ils réalisent d'une façon plus ou moins complète. Dès mes premières recherches sur les embryons *omphalocéphales*, je fus aux prises avec cette conception et, victime de l'argument d'autorité, je m'attendais à en trouver confirmation dans mes préparations. J'avais sous les yeux un processus singulier, sans aucun rapport avec un arrêt ou un excès de développement, mais qui correspondait, sans aucun doute, à un développement autre que le normal. Mes recherches ultérieures sur les Cyclocéphaliens, le Spina bifida, la Symélie, les Anidiens, l'Ourentérie, montrèrent des processus non moins distincts d'un processus d'arrêt ou d'excès.
>
> Alors s'imposa comme un fait l'idée que la différenciation des cellules n'est en aucune façon prédéterminée, ni limitée par une

[146] E. Rabaud, « Fragments de tératologie générale, l'arrêt et l'excès de développement », *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 1901, 34, p. 482.
[147] *Ibid*., pp. 510-511.

> influence inhérente à l'organisme et extérieure aux contingences. Les cellules ne subissent pas une destinée fatale dès le moment où l'œuf existe, elles acquièrent des différenciations diverses en fonction des circonstances actuelles, celles-ci comprenant à la fois l'organisme et le milieu. »[148]

Quoi qu'il en soit, cette nouvelle compréhension des données tératologiques confère une tout autre importance à l'étude des monstres. Il ne s'agit plus d'êtres anormaux vis-à-vis d'un développement normal par essence, mais d'êtres variants vis-à-vis d'un développement normal par circonstance. Ceci entraîne directement que la tératogenèse « dépasse […] le cadre un peu restreint de l'embryologie morphologique pure ; les données qu'elle fournit projettent quelque clarté sur les phénomènes de variation et d'hérédité, c'est-à-dire sur l'origine et l'évolution des êtres »[149]. L'ambition est strictement identique à celle des botanistes néolamarckiens : parvenir à fonder une science expérimentale de la variation évolutive, en exhibant ses déterminismes environnementaux. C'est essentiellement à cette tâche que furent consacrées les recherches ultérieures de Rabaud dans le domaine de la tératogenèse, et dont il fit le bilan dans l'ouvrage qu'il publia en 1914. L'ensemble des données qu'il recueillit, proches de celles qu'il avait obtenues initialement en étudiant les embryons de poulet, furent pour lui, tout comme beaucoup d'autres, autant d'arguments forts en faveur de l'action directe du milieu sur la structure d'organismes plastiques. Dès 1911, sur la base de cet ensemble de faits, il s'autorisa à conclure :

> « Dès lors, on comprend toute la haute portée du concept lamarckien, d'après lequel les êtres vivants dérivent les uns des autres à la suite de transformations directement provoquées par leurs interactions avec le milieu. Appuyé sur les faits, il donne leur véritable sens aux résultats de la recherche expérimentale. Nous avons la certitude d'obtenir des variations qui soient des transformations évolutives, et non point la simple extériorisation d'une forme préexistante, demeurant cachée, latente, durant un certain laps de temps, ainsi qu'on l'a prétendu pour donner au Transformisme, difficilement niable, une tournure congrûment téléologique. »[150]

[148] E. Rabaud, *Titres et travaux…*, 1922, *op. cit.*, pp. 9-10.
[149] E. Rabaud, 1914, *op. cit.*, p. 3.
[150] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 38.

2.3 Les données issues de l'école pastorienne

Incontestablement, les deux grandes institutions qui furent le lieu principal du courant néolamarckien français furent le Muséum national d'histoire naturelle de Paris (avec comme chefs de file Edmond Perrier et Julien Costantin) et la Sorbonne (avec Gaston Bonnier, et autour de la figure d'Alfred Giard, ses élèves Félix Le Dantec, Maurice Caullery et Etienne Rabaud). Néanmoins, au moins à ses débuts (1880-1900), la pensée néolamarckienne ne fut pas limitée à ces murs ; on la retrouve liée à d'autres domaines de la biologie, exprimée dans d'autres institutions. Nous traitons ici le cas de l'école pastorienne pour trois raisons principales.

D'abord, les travaux en microbiologie, notamment ceux portant sur la bactéridie charbonneuse, furent la base empirique des spéculations théoriques du néolamarckien le plus actif et productif (en terme de volume de pages), Félix Le Dantec, élève de Pasteur et Metchnikoff. Ensuite, nous verrons que Pasteur lui-même sembla accepter l'explication de l'hérédité de l'acquis lorsqu'il fallut rendre compte des variations de virulence des souches bactériennes, signe supplémentaire de l'extension du raisonnement néolamarckien. Enfin et surtout, ce sera l'occasion d'introduire une interprétation sur laquelle nous aurons à revenir : les préoccupations physiologiques propres à la tradition biologique française, dont R. Burian, J. Gayon et D. Zallen ont déjà montré qu'elles étaient à la base du développement de l'école moléculaire à partir des années 1940[151], furent également à l'origine de la « renaissance » du lamarckisme dans les années 1880. Comme l'Institut Pasteur joua le premier rôle dans cette étape bien connue de l'histoire de la génétique moléculaire, il était intéressant de voir qu'il ne fut pas pour rien dans le développement du néolamarckisme, et ce d'autant plus si, comme nous le pensons, ces deux moments sont la conséquence d'une tradition qui trouve en partie ses racines dans la physiologie bernardienne du milieu du XIXe siècle.

[151] R. Burian, J. Gayon, D. Zallen, 1988, *op. cit*.

2.3.1 La virulence des bactéries : cas exemplaire de transformation adaptative

Par comparaison avec les résultats expérimentaux traités précédemment (transformations induites chez les angiospermes et les embryons de vertébrés par perturbation des conditions du milieu), il s'agit de noter dès à présent deux particularités importantes des programmes de recherche sur la variabilité microbienne. D'une part, les données qui en découlèrent renvoient non seulement à la mise en évidence de la plasticité des êtres vivants, mais aussi directement à la question de l'hérédité possible des variations engendrées. En effet, étant donné le temps de reproduction extrêmement bref des procaryotes (moins d'une heure dans des conditions optimales), il n'était pas envisageable de constater séparément de la reproduction les phénomènes de variation. La transformation de la virulence des souches fut donc interprétée dans les termes généraux de l'hérédité des caractères acquis, sans qu'il soit empiriquement possible de distinguer les processus d'acquisition et de transmission. Aussi les résultats expérimentaux que nous détaillons ici furent également mis à contribution lorsque Weismann mit en doute la possibilité pour une variation de durer et se transmettre au-delà de l'action causale qui l'a engendrée (cf. Chapitre 8, 2.1.). Quoi qu'il en soit, les explications apportées par les scientifiques qui se penchèrent sur cette question montrent nettement que la transformation évolutive était bien conçue comme la continuation par hérédité d'une variation *individuelle*.

D'autre part, il faut noter que ces recherches furent conduites dans une perspective initialement inverse de celle des botanistes et des embryologistes. En effet, pour ces derniers, il s'agissait d'apporter la démonstration que la structure anatomo-morphologique n'est pas prédéterminée, qu'elle résulte prioritairement, voire exclusivement, des interactions épigénétiques qui se nouent entre le protoplasme en développement et les paramètres physico-chimiques et trophiques du milieu. Or, pour beaucoup de microbiologistes, en tout cas pour la plupart des pastoriens, la problématique était au début opposée : à la suite des idées propres de Pasteur, le but était de montrer que les microbes n'étaient pas des entités douées d'une plasticité absolue, mais que leurs propriétés, au premier rang desquelles leur virulence, était au moins pour partie contrainte par l'hérédité. C'est que la seconde moitié du XIXe siècle vit s'affronter deux conceptions antagoniques de la diversité microbienne. Pour certains, les partisans du *pléomorphisme*, les propriétés des microbes étaient la conséquence presque

exclusive des milieux dans lesquels ils évoluaient[152] ; l'espèce était une catégorie inapplicable au monde microbien, car les formes étaient d'une trop grande fugacité. Pour d'autres, les partisans du *monomorphisme*, les formes étaient certes variables, mais néanmoins largement contraintes par l'hérédité du pathogène ; il y avait donc lieu de procéder à un inventaire systématique de la diversité microbienne. C'est cette interprétation qui fut largement défendue par les pastoriens et par Pasteur lui-même. L'essentiel de l'opposition entre celui-ci et le microbiologiste Antoine Béchamp tient à cette question cruciale. Dès la fin des années 1880, la plupart des microbiologistes français (qui pour beaucoup étaient pastoriens) se rangèrent aux conceptions héréditaristes, même si on discutait encore parfois la possibilité d'un pléomorphisme restreint[153]. Néanmoins, certains scientifiques, et parfois aux plus hauts postes de la science française, continuèrent de préférer l'hypothèse d'une plasticité intégrale. Le plus célèbre et le plus extrémiste fut sans conteste Jules Tissot (1870-1950)[154], qui fut l'élève d'Auguste Chauveau, puis le titulaire de la chaire de Physiologie générale et comparée du Muséum ; celui-ci maintint en effet durant toute sa vie, à l'encontre des idées de la plupart de ses collègues, que les microbes étaient issus de « germes » présents naturellement dans les cellules, et qu'ils devenaient plus ou moins pathogènes au fur et à mesure de leurs transformations successives. Ceci le conduisit d'ailleurs à refuser le bien-fondé des campagnes de vaccination !

On le constate, le débat qui présida à la réalisation de ces travaux ne fut initialement pas le même que celui qui motivait les premières recherches d'anatomie expérimentale ou de tératogenèse. Néanmoins, assez rapidement, ces deux voies de caractérisation de la variation furent rapprochées puis identifiées, à l'initiative d'abord de certains pastoriens eux-mêmes (E. Wasserzug, E. Duclaux), puis par la lecture qu'en proposaient les néolamarckiens les plus autorisés (J. Costantin par exemple).

La bactéridie charbonneuse (*Bacillus anthracis*) fut un des matériaux de choix des microbiologistes qui travaillèrent sur ces questions. Cette bactérie est responsable de la maladie du « charbon », qui doit son nom à l'aspect noirâtre des organes des animaux

---

[152] J. Gayon, 1995, *op. cit.*, pp. 199-200.

[153] Voir par exemple :
E. Metchnikoff, « Contribution à l'étude du pléomorphisme des bactéries », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1888, 2, pp. 61-68.
S. Winogradsky, « Sur le pléomorphisme des bactéries », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1888, 2, pp. 249-264.
E. Metchnikoff, « Notes sur le pléomorphisme des bactéries », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1888, 2, pp. 265-267.

[154] P. Jaussaud, « Tissot Jules », in P. Jaussaud, E.-R. Brygoo, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies*, Archives du Muséum, 2004, p. 494.

mortellement contaminés. Elle peut toucher la plupart des animaux d'élevage, comme les moutons, les bovidés, les chèvres ou les chevaux. Capable de sporuler, la bactéridie charbonneuse peut ainsi résister à des conditions de milieu très défavorables avant d'entamer un nouveau cycle d'infection, ce qui explique les dégâts importants que causa cette maladie au XIXe siècle dans toute l'Europe.

En 1881, Pasteur, Chamberland et Roux signèrent un premier article traitant des variations de la virulence de la bactéridie charbonneuse, obtenues expérimentalement à l'aide de différents milieux de culture[155]. Cet article, comme l'a déjà noté J. Gayon[156], introduisit dans la microbiologie française l'explication lamarckienne de la variation[157]. S'attachant d'abord à expliciter les conditions de culture qui permettent l'atténuation puis la suppression de la virulence, les auteurs montrent qu'il suffit d'élever la température du milieu à 42°C et de s'assurer que la concentration en oxygène y demeure importante. Après plusieurs jours d'un tel traitement, la virulence de certaines souches a complètement disparu, comme le prouve l'inoculation répétée chez différents organismes. Les auteurs proposent ensuite une méthode permettant un retour à la virulence initiale : cultiver les bactéries dans des organismes dont on sait par expérience qu'ils possèdent une résistance croissante à la maladie du charbon (cobayes de plus en plus âgés, puis mouton). L'explication de ce retour à la virulence mobilise l'idée d'*accoutumance*, caractéristique de la pensée lamarckienne :

> « Si l'on passe alors d'un premier cobaye d'un jour à un autre, par inoculation du sang du premier au second, de celui-ci à un troisième, et ainsi de suite, on renforce progressivement la virulence de la bactéridie, en d'autres termes son *accoutumance* à se développer dans l'économie. Bientôt, par suite, on peut tuer les cobayes de trois et de quatre jours, d'une semaine, d'un mois, de plusieurs années, enfin les moutons eux-mêmes. La bactéridie est revenue à sa virulence d'origine. »[158]

En 1883, Chamberland et Roux publièrent un second article sur le problème de l'atténuation de la virulence. Ils y énoncent une nouvelle manière de l'obtenir, par l'action de

---

[155] L. Pasteur, Chamberland, Roux, « De l'atténuation des virus et de leur retour à la virulence », *C.R.Ac.Sci.*, 1881, 92, pp. 429-435.
[156] J. Gayon, 1995, *op. cit*.
[157] En 1934, J. Costantin eut ce commentaire à propos de Pasteur et de ses disciples :
« Bien que Pasteur n'ait jamais songé à se demander s'il était partisan de la fixité ou de l'instabilité de l'espèce, en fait il a été inconsciemment lamarckien, et ses disciples les plus chers, Roux et Chamberland, l'ont été expérimentalement, mais sans jamais le dire. »
J. Costantin, 1934, *op. cit.*, p. 178.
[158] L. Pasteur, Ch. Chamberland, E. Roux, 1881, *op. cit.*, p. 433. Nous soulignons.

différents antiseptiques. Le fait qu'ils jugent le plus intéressant et la permanence de cette atténuation, signe que la modification peut devenir héréditaire :

> « La diminution de la virulence des bactéridies ainsi modifiées par les antiseptiques n'est pas passagère ; […] Les bactéridies atténuées par les antiseptiques, qu'elles donnent ou non des germes, conservent dans les cultures répétées une virulence amoindrie. Il semble donc que les variétés de bactéridies ainsi créées sont d'autant mieux fixées dans leur virulence nouvelle que l'action qui les a modifiées s'est exercée plus lentement sur elles. »[159]

Enfin, en 1890, Roux présenta un résultat qui venait confirmer la plasticité des bactéridies. Par un traitement adapté, il était parvenu à leur faire perdre le caractère que l'on jugeait comme le plus essentiel de cette espèce, soit sa faculté à produire des spores. A nouveau, c'est une interprétation lamarckienne des résultats qui semblait prévaloir[160].

Les résultats obtenus durant les années 1880 par Pasteur et ses collaborateurs furent commentés et systématisés par d'autres auteurs. A chaque fois, c'est en termes lamarckiens que furent formulées les explications de ces variations expérimentalement provoquées.

Auguste Chauveau (1827-1917), qui ne fut pas lui-même un pastorien[161], consacra à cette question une partie importante de ses recherches. Dès 1883, il publia un article censé rectifier les interprétations pastoriennes à propos du rôle de l'oxygène dans l'atténuation de la virulence des bactéries. Selon lui, celui-ci n'est pas directement un facteur causal, mais, en permettant aux cultures de se reproduire sans sporuler, il autorise leur transformation progressive. Certains passages montrent nettement que l'explication générale reste celle de l'hérédité de l'acquis :

> « L'oxygène joue cependant un rôle très actif, quoique indirect, dans la production du phénomène de la transmission héréditaire de

[159] Ch. Chamberland, E. Roux, « Sur l'atténuation de la virulence de la bactéridie charbonneuse, sous l'influence des substances antiseptiques », *C.R. Ac.Sci.*, 1883, 96, p. 1090.

[160] « Ces bactéridies asporogènes nous donnent un nouvel et très intéressant exemple des modifications permanentes, héréditaires, que l'on peut faire subir aux microbes. Depuis les travaux du laboratoire de M. Pasteur, on sait que la virulence est une qualité que les microbes peuvent perdre et acquérir, et que les propriétés pathogènes ne sont pas suffisantes à caractériser une espèce. Les caractères morphologiques ne sont pas immuables non plus. La manière dont la bactéridie donne des spores, la résistance de celles-ci aux divers agents, la façon dont elles germent dans les milieux convenables ont été regardées, depuis que l'on connaît la bactéridie, comme des particularités très caractéristiques. Et cependant la fonction sporogène de cette bactéridie peut être modifiée au point qu'on la fait disparaître sans retour. »
E. Roux, « Bactéridie charbonneuse asporogène », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1890, 4, p. 33.

[161] Il fut professeur de pathologie comparé au Muséum national d'Histoire naturelle à partir de 1886. Voir M.G. Moussu, *Auguste Chauveau,sa vie et ses travaux*, Paris, 1918.

> l'atténuation. En effet, cette transmission est surtout assurée dans les cas où l'atténuation s'opère sur des cultures non pas agénésiques, mais simplement dysgénésiques, c'est-à-dire les cultures placées dans les conditions imaginées par M. Pasteur, où le développement se continue, sans atteindre néanmoins à la formation de vraies spores. L'*atténuation, pendant l'évolution lente des éléments qui la subissent*, voilà pour le *Bacillus anthracis*, la condition qui favorise le plus la transmission héréditaire de cette atténuation. Or, c'est la présence de l'oxygène, combinée avec l'action de la chaleur, qui assure la continuation du développement dans les cultures en voie d'atténuation. »[162]

En 1885, dans une publication moins spécialisée, Chauveau insiste, dans des termes plus explicites, sur l'explication néolamarckienne de la variation de la virulence de la bactéridie charbonneuse :

> « Quels que soient, du reste, la méthode et l'agent mis en œuvre, il est incontestable que le virus charbonneux, une fois atténué sous leur influence, se propage dans les conditions ordinaires de culture en conservant l'atténuation qui a été imprimée à son activité infectieuse. C'est bien dans ce cas qu'on semble avoir obtenu une véritable transformation du virus primitif. »[163]

Insérant cette question dans une perspective plus générale, il propose à cette occasion un véritable programme de recherche expérimentale sur le transformisme. Etant donné les caractéristiques particulièrement intéressantes des micro-organismes (taille réduite, culture aisée, temps de reproduction bref), ils apparaissent comme un matériel de choix pour mettre à l'épreuve la manière dont les espèces évoluent :

> « Justement ces infiniment petits sont particulièrement sensibles aux influences que l'homme peut faire agir sur eux. De plus, ils se distinguent par leur prodigieuse fécondité, l'incroyable rapidité de leur multiplication : mieux que toute autre série d'êtres vivants, ils réalisent la condition regardée comme essentielle à la fixation des caractères nouveaux acquis par les espèces du monde organique, c'est-à-dire la multiplicité des générations successives. Voilà bien des garanties de succès. On est loin d'en trouver d'équivalentes dans les sujets des espèces supérieures. Si donc l'observation et l'expérimentation ont chance de nous mieux

[162] A. Chauveau, « Du rôle respectif de l'oxygène et de la chaleur dans l'atténuation du virus charbonneux par la méthode de M. Pasteur. Théorie générale de l'atténuation par l'application de ces deux agents aux microbes aérobies », *C.R.Ac.Sci.*, 1883, 96, p. 1476.
[163] A. Chauveau, « L'atténuation des virus », *Revue scientifique*, 1885, 23e année, p. 618.

> renseigner sur la nature des rapports qui unissent entre elles les espèces végétales ou animales, ce sera surtout grâce aux études faites sur les infiniments petits. »[164]

Ce programme, Chauveau y travailla personnellement dans les années qui suivirent, et publia dès 1889 un bilan de ses recherches sur ce qu'il était désormais convenu d'appeler le transformisme expérimental. Reprenant l'ensemble des travaux antérieurs, il insistait à nouveau sur l'explication lamarckienne de la variation, et n'hésitait pas à insérer sa recherche dans la perspective des grandes questions de la Biologie générale[165].

Parallèlement, Emile Duclaux (1840-1904) développa une interprétation authentiquement lamarckienne des résultats expérimentaux issus de la microbiologie et de l'immunologie naissantes. En 1898, lorsqu'il écrivit son œuvre majeure, un monumental traité de microbiologie, Duclaux récapitula l'ensemble des recherches qui, depuis l'article référence de Pasteur, abondamment cité (à propos des résultats de Pasteur, Duclaux conclut de manière explicite : « il y a transmission héréditaire d'une faculté acquise» [166]), étaient venues appuyer les considérations des scientifiques partisans de la plasticité des êtres vivants. Le terme lui-même apparaît dans la conclusion générale du premier tome, ce qui révèle une nouvelle fois la prégnance du schème plasticité/hérédité à ce moment de l'histoire de la biologie française :

> « Bref, à l'idée de spécificité, encore dominante il y a dix ans, à l'époque où j'ai publié mon *Traité de microbiologie*, s'en est substituée une autre, que développe mon livre d'aujourd'hui, celle de la *plasticité de la fonction protoplasmique*. Qui dit plasticité, en physiologie, dit d'ordinaire adaptation, ou au moins acclimatation, accoutumance. Les microbes s'habituent en effet d'une façon remarquable aux diverses conditions d'existence qu'on leur fait, aux changements de nourriture, à l'action de la chaleur, du froid, de la lumière qui leur est pourtant si funeste, des antiseptiques, etc. Après une période d'hésitation et de faiblesse, pendant laquelle les moins bien armés périssent, des générations nouvelles se forment, mieux adaptées au milieu qu'on leur a imposé. Or, dans le courant d'une même fermentation, les conditions du milieu deviennent de plus en plus hostiles au microbe qui la produit : il y fait disparaître sa

---

[164] *Ibid.*, p. 621.

[165] « Mais ce ne sera pas à ce dernier point de vue que mon exposition sera faite. On l'a prévu, du reste, si l'on a remarqué que, cette fois, j'ai restitué à mon travail sa véritable étiquette. Dans le titre, ce n'est plus l'aptitude vaccinale du *bacillus anthracis* modifié qui est mise en vedette, mais bien la *variabilité* même de ce microbe infectieux considéré au point de vue de l'histoire naturelle générale. »
A. Chauveau, *Recherches sur le transformisme en microbiologie pathogène, des limites, des conditions et des conséquences de la variabilité du Bacilus Anthracis*, Paris, 1889, p. 758.

[166] E. Duclaux, *Traité de microbiologie*, Tome I, *Microbiologie générale*, Masson, 1898, p. 257.

> matière alimentaire, et la remplace par des matériaux qu'il a éliminés et dont il ne veut plus. Concluons que les générations qui se sont succédé dans un même vase ne sont pas identiques, et que la poussière vivante qu'on trouve au fond doit, malgré son homogénéité apparente, être composée parfois d'éléments très différents de propriétés, d'autant plus différents qu'ils appartiennent à une espèce encore plus plastique et moins fixée. »[167]

Cette conclusion vient semble-t-il valider notre choix : comme dans le cas des expérimentations sur les végétaux et sur les embryons animaux, il s'agissait aussi pour ces chercheurs de montrer la variabilité importante (mais non absolue) des caractéristiques des micro-organismes[168] ; variabilité contrainte par les conditions du milieu et susceptible de donner lieu à des transformations capables de se perpétuer par hérédité. La principale différence entre les recherches portant sur les organismes supérieurs et celles portant sur les procaryotes est le type de modification étudié. Dans un cas, il s'agit surtout de transformations anatomo-morphologiques, dans l'autre, de modification de la virulence de micro-organismes pathogènes. Cette différence tient surtout à ce que la virulence était jugée comme plus fondamentale que la forme ou la structure des bactéries[169]. Un auteur, néanmoins, s'était penché sur la question des variations morphologiques inductibles expérimentalement.

Etienne Wasserzug (1860-1888), élève et protégé de Pasteur, mort prématurément d'une fièvre scarlatine, avait en effet engagé ses travaux de thèse dans l'étude expérimentale des variations de forme de certaines espèces bactériennes. Ses travaux, qui portaient notamment sur *Micrococcus prodigiosus,* devaient aboutir à la démonstration que la

---

[167] *Ibid.*, pp. 605-606.

[168] De façon tout à fait remarquable, le médecin Arthur Bordier, lorsqu'il vint faire un exposé sur le transformisme, en 1888, devant la Société d'Anthroplogie, compara explicitement les résultats obtenus par Pasteur et ses collaborateurs à ceux obtenus en tératologie par C. Dareste, qui fut le maître d'E. Rabaud :
« Il est cependant des cas où l'on voit le transformisme s'accentuer, sans espoir de retour en arrière au prétendu type de l'espèce. Un moyen d'arriver sûrement à cette transformation radicale de l'espèce, c'est d'agir sur ce qui représente ici la graine, sur les *spores* ; il suffit de placer pendant un certain temps les spores de la bactéridie charbonneuse dans l'eau d'une température de + 35° additionnée de 2 pour 100 d'acide sulfurique, pour que les bactéridies auxquelles elles donnent naissance soient à tout jamais dépourvues de leur virulence. Cette sûreté d'action de l'expérimentateur, quand il agit sur les spores, est à rapprocher des expériences de Dareste : elles montrent, en effet, que les plus légers troubles apportés dans l'œuf de la poule donnent presque sûrement naissance à la production des malformations, de troubles anatomiques chez le poussin. »
A. Bordier, « Les microbes et le transformisme », *Revue scientifique*, 1888, 26e année, p. 488.

[169] A. Chauveau déclare par exemple : « En effet, la variabilité, chez ces microbes pathogènes, se traduit moins par des modifications dans la forme que par les changements d'activité physiologique des produits de la vie microbienne.La forme peut certainement servir de critère pour apprécier les variations de ces microbes. Mais combien ce critère est incertain ! Pour qu'elles aient une valeur, une signification, les modifications morphologiques doivent accompagner les modifications d'activité physiologique. Ainsi, un microbe infectieux qui perd toute virulence, en conservant ses caractères morphologiques, est certainement plus modifié que s'il perdait ceux-ci en conservant celle-là ».
A. Chauveau, 1889, *op. cit.*, p. 762.

morphologie des bactéries était elle aussi soumise au déterminisme du milieu. Une nouvelle fois, ces travaux n'étaient pas réalisés sans un arrière-plan théorique fort, puisque Wasserzug s'intéressait explicitement aux grandes questions soulevées par la théorie transformiste, comme le rapportèrent R. Perrier et F. Bernard[170].

Pour Wasserzug, les résultats qu'il était parvenu à collecter étaient autant d'arguments en faveur de ses conceptions lamarckiennes : le milieu est capable d'imprimer sa marque sur la forme des bactéries, celle-ci perdurant au-delà de l'action de celui-là[171].

Les quelques travaux de Wasserzug, s'ils ne furent pas nombreux, ont néanmoins rencontré une audience relativement forte dans la communauté biologique française[172]. On les retrouve souvent cités[173], que ce soit dans des articles généraux ou des travaux spécifiquement

---

[170] Dans la notice qu'ils consacrent à leur jeune collègue disparu (R. Perrier, F. Bernard, *Notice biographique et travaux scientifiques*, Sceaux, 1889), on lit notamment (p. 5 et p. 8) :
« Les grandes théories de la biologie, les doctrines physiologiques et transformistes, passionnaient Wasserzug au plus haut point. Nos maîtres les plus chers et les plus respectés, au Muséum et à l'Ecole, n'ont jamais eu d'adepte plus enthousiaste, de défenseur plus convaincu. Cet enseignement exerça sur son esprit une influence profonde, dont ses travaux originaux devaient porter la marque indiscutable. »
« Il voulait étudier non pas les variations que fait subir le microbe au milieu vivant ou inerte aux dépens duquel il vit, mais, au contraire, les variations dans la forme et le mode de reproduction de ce microbe même sous l'influence de ce milieu ambiant ; il rêvait de reproduire à volonté ces variations, d'étudier leurs lois, et de contribuer ainsi pour une part, si modeste qu'elle fût, à la résolution du grand problème de l'évolution. »

[171] « Reprenons le *Micrococcus prodigiosus* que nous avons déjà étudié, et considérons-en une culture dans un bouillon de veau légèrement alcalin, où les cellules prennent nettement la forme microcoque. Soumettons cette culture, le premier ou le second jour de développement, pendant cinq minutes environ, à la température de 50°. Prélevons, après refroidissement, une petite quantité de semence que nous porterons dans un milieu semblable au premier : le développement se fait abondamment dans ces conditions. Traitons cette seconde culture comme nous avons fait de la première, et répétons ces chauffages à 50° pour toutes les cultures successives.

On constate ainsi, au bout de quelques cultures, que la forme microcoque disparaît et fait place à une forme très nettement bacillaire qui se conserve d'autant mieux dans la suite des générations que les chauffages ont été plus nombreux. Nous obtenons donc, en employant l'action répétée de la chaleur, les résultats déjà trouvés sous l'influence des antiseptiques ou des milieux acides. »
E. Wasserzug, « Variations durables de la forme et de la fonction chez les bactéries », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1888, 2, pp. 154-155.

[172] On relève par exemple chez J. Costantin, à propos de la plastcité des organismes unicellulaires :
« M. Weismann, il est vrai, pourrait répondre que les Champignons dont il vient d'être question se comportent comme les Protozoaires. En effet, d'après une conception assez singulière de cet auteur, la règle inflexible de la non-hérédité des caractères acquis souffre une exception : pour les Protozoaires […]. Cette exception est évidemment applicable aux Bactéries : d'ailleurs les expériences décisives de M. Wasserzug […] prouvent surabondamment qu'il en est ainsi. »
J. Costantin, *L'hérédité acquise*, *ses conséquences horticoles, agricoles et médicales*, C. Naud Editeur, 1901, p. 19.

[173] Par exemple :
« Le vibrion septique, court et ramassé dans les muscles d'un animal, prend dans son sang l'aspect de longs filaments. Enfin MM. Guignard et Charrin ont vu le microbe du pus bleu, suivant qu'on ajoutait à la culture de l'acide phénique, du thymol, du bichromate de potasse ou de l'acide borique, prendre la forme d'un *bacterium*, celle de *longs filaments*, l'aspect *feutré*, la forme de *bacilles en virgule*, ou enfin celle de *spirilles*, et récemment M. Wasserzug signalait le fait du *micrococcus prodigiosus*, qui, chauffé à la température de + 55°, prend la forme d'un *Bacillus*. Dans tous ces cas, nous voyons le milieu ranger le même individu dans ce que nos classifications regardent comme des espèces différentes. »
A. Bordier, 1888, *op. cit.*, p. 484.

attachés à la microbiologie. E. Duclaux, notamment, voyait dans ces recherches les premiers travaux véritables de transformisme expérimental[174]. Enfin, notons que Wasserzug ne fut pas le seul à travailler sur la question complexe de la variabilité morphologique inductible des microbes. D'autres pastoriens[175], à sa suite, produisirent des résultats expérimentaux sur différents types de micro-organismes, soumis aux variations du milieu de culture (éclairement, nutrition, température, proportions des gaz, etc.). Ces résultats étaient connus, et parfois cités à titre d'arguments par les grandes figures françaises du néolamarckisme[176].

Durant sa phase de développement (1880-1900), le néolamarckisme français put donc également s'appuyer sur les résultats obtenus par l'école pastorienne, et particulièrement sur ceux ayant trait à la pathologie microbienne et à l'immunologie.

En 1888, ce fut Félix Le Dantec qui obtint le poste de préparateur à l'Institut Pasteur laissé vacant par la mort prématurée d'Etienne Wasserzug. Sa candidature, comme l'atteste sa correspondance, fut notamment appuyée par Alfred Giard et Julien Costantin[177]. Les travaux portant sur les variations de la bactéridie charbonneuse furent les arguments expérimentaux qu'il mobilisa le plus au fil de ses nombreux ouvrages (au moins quarante !) développant sa conception néolamarckienne de l'évolution des espèces.

En 1897, il publia un livre consacré intégralement à l'étude de ce micro-organisme pathogène[178]. Il trouvait là l'occasion d'illustrer l'ensemble de ses conceptions sur la nature de la vie, qu'il avait déjà largement élaborées dans ses premiers textes[179]. Faisant référence à

---

[174] On lit sous sa plume (1898, *op. cit.*, p. 254) :
« Malheureusement, toutes les formes ainsi produites sont passagères. L'une quelconque d'entre elles, aussi bien pour les spores mycéliennes du *mucor* que pour les formes courtes, longues ou contournées du B. pyocyanique, rapportée dans le milieu normal du microbe, reprend ses caractères normaux. C'est Wasserzug qui a, le premier, essayé de les fixer, en accumulant sur elles, par des cultures successives, l'hérédité de plusieurs générations, et surtout en employant des actions antiseptiques, ce qui, comme nous l'avons vu, est un moyen d'étendre et de généraliser les effets d'une même hérédité. »

[175] Notons par exemple :
Em. Laurent, « Etudes sur la variabilité du bacille rouge de Kiel », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1890, 4, pp. 465-483.
M. C. Gessard, « Des races du bacille pyocyanique », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1891, 5, pp. 65-78.

[176] Par exemple : J. Costantin, *L'hérédité…*, 1901, *op. cit.*, p. 19.

[177] F. Le Dantec, *lettre à Léon Perdrix*, 28 avril 1888, Archives de l'Institut Pasteur, *Fonds Félix Le Dantec* :
« Mon cher ami,

J'ai appris de Pigeon que Monsieur Pasteur a décidé de donner à un Normalien la place laissée vacante par la mort de notre pauvre ami Wasserzug, et que Messieurs Tannery, Giard et Costantin ont songé à me la faire obtenir.

Il y a déjà assez longtemps que Messieurs Perrot et Tannery m'avaient parlé de m'attacher à ma sortie de l'Ecole à Monsieur Pasteur dont j'ai toujours suivi les travaux avec admiration.

Puisque la mort de notre pauvre ami laisse une place vacante à son laboratoire, je n'ai pas besoin de te dire combien je serai heureux d'accepter, si Monsieur Pasteur me fait l'honneur de me l'offrir. »

[178] F. Le Dantec, *Bactéridie charbonneuse, assimilation – variation – sélection,* Masson, 1897.

[179] F. Le Dantec, *La Matière Vivante*, Masson, 1895 ; *Théorie nouvelle de la vie*, Alcan, 1896.

l'ensemble des travaux que nous venons d'étudier, Le Dantec, dans le 11e chapitre (*Lutte pour l'existence et immunité*) aborde la question cruciale du mécanisme de la variation microbienne. Le plus lamarckien des biologistes français développe alors une conception rigoureusement darwinienne de celui-ci :

> « Le milieu animal est infiniment plus hétérogène que tout milieu artificiel, il est donc tout naturel que des variations de divers sens se produisent aux différents endroits d'une culture de bactéridie qui s'y développe. Mais précisément, dans un tel milieu, la bactéridie ne donne pas de spores, de telle sorte qu'aucune des variations ne se trouve fixée à un moment donné à l'état permanent. Ce sont des conditions excellentes pour que la sélection naturelle s'exerce à chaque instant et favorise la multiplication du plus apte, et que, par conséquent, ceux des plastides qui ont subi une variation dans le sens de l'augmentation de virulence deviennent à chaque instant plus nombreux par rapport aux autres. […] Tout ce qui précède montre l'extrême complexité de cette question de la variation et en même temps l'utilité immense du principe de Darwin qui nous sert de fil d'Ariane à travers tous ces dédales. Chaque fois qu'il semble en défaut, c'est qu'il y a eu analyse incomplète du phénomène. »[180]

Ses écrits postérieurs ne permettent pas de douter de sa compréhension réellement sélectionniste de la transformation de la virulence. En 1900, dans un article intitulé « Pasteur darwiniste », Le Dantec développe des explications équivalentes :

> « C'est cette remarque qui a dicté à M. Pasteur le procédé *purement darwinien* par lequel il rend la virulence à des cultures affaiblies conservées au laboratoire sans soin particuliers. Ces cultures sont des mélanges de bactéridies de virulence différente ; Pasteur les inocule à un mouton : si la virulence a trop diminué, les bactéridies meurent toutes ; mais s'il y a encore dans la culture un petit nombre de bactéridies virulentes, celles-là se développent seules, et le mouton meurt bientôt, fournissant une culture de bactéridies virulentes ; voilà de bonne *sélection naturelle*, et c'est précisément le procédé qu'enseigne Pasteur pour exalter de temps en temps la virulence, qui se perd plus ou moins dans les cultures conservées au laboratoire. »[181]

[180] F. Le Dantec, 1897, *op. cit.*, pp. 146-147.
[181] F. Le Dantec, « Pasteur darwiniste », *Revue encyclopédique*, 1900, 9, p. 845.

On pourrait croire que son darwinisme s'arrête à la prise de conscience que ce genre de sélection présuppose une hétérogénéité initiale dans le milieu de culture. Certains commentateurs y voient alors un darwinisme de façade[182]. Cette question fut explicitement posée par Le Dantec, qui se référa aux expériences de Tsiklinski[183] (jeune chercheuse du laboratoire de Metchnikoff) pour tenter de la résoudre. En 1892, celle-ci montra en effet qu'il était possible d'élever la virulence d'une souche bactérienne par inoculations successives, selon les procédés classiques, même si cette souche était intégralement issue d'une bactérie unique atténuée[184]. Etant initialement homogène, il a donc fallu que cette culture produise à un moment un certain degré d'hétérogénéité pour donner prise à la sélection. Il s'agit alors de savoir si le sens des variations apparues est ou non gouverné par le milieu. Dans un cas, la variation est aléatoire du point de vue de ses effets, la transformation est donc bien guidée par la sélection naturelle : il y a darwinisme strict. Dans l'autre, la variation est d'emblée adaptative, la sélection naturelle devient alors un facteur secondaire dans la transformation. Notons que cette question cruciale demeura longtemps difficilement testable dans le champ de la microbiologie, et il fallut attendre les célèbres expériences de Luria et Delbrück en 1943 (test de fluctuation) pour être en mesure de décider entre l'hypothèse lamarckienne et l'hypothèse darwinienne[185].

Pour Tsiklinski, c'est incontestablement l'interprétation d'une variation induite qui prévaut. Reconnaissant l'intérêt de l'explication sélectionniste, développée notamment par Jules Bordet dès 1891[186], elle conclut son article de manière explicite :

> « Le renforcement du vaccin ne peut pas être attribué exclusivement à la sélection des bactéridies les plus fortes. Il doit être attribué aussi à un renforcement fonctionnel de ce microbe. »[187]

Le Dantec, pour sa part, propose une interprétation bien différente de ces résultats :

> « La sélection naturelle, s'exerçant à chaque instant, favorisera donc la multiplication de toute bactéridie ayant acquis, par hasard,

[182] P. Tort, « PASTEUR Louis », in P. Tort, 1996, *op. cit.* pp. 3379-3383.
[183] Les articles qu'elle publia ne mentionnent pas son prénom qui nous est demeuré inconnu.
[184] Tsiklinski, « Recherches sur la virulence de la bactéridie », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1892, 6, pp. 465-477.
[185] M. Morange, *Histoire de la biologie moléculaire*, La Découverte, 1994, pp. 71-75.
[186] J. Bordet, « Adaptation des virus aux organisme vaccinés », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1891, 5, pp. 328-334.
[187] Tsiklinski,1892, *op. cit.*, p. 477.

> une virulence plus grande que ses voisines ; les bactéridies ayant subi une variation dans le sens de l'augmentation de la virulence deviennent à chaque instant plus nombreuses par rapport aux autres ; et ainsi de suite, le même phénomène se reproduisant sans cesse jusqu'à la mort de l'hôte, la virulence des bactéridies que l'on retirera de son corps à la fin de l'expérience sera *plus forte* que celle des bactéridies qui lui avaient été inoculées au début. […]
>
> C'est exactement de la même manière que, sous l'influence de la lutte constante avec les éléments histologiques du mouton, les variations désordonnées des bactéridies isolées sont, dans l'organisme de cet animal, *canalisées* par la sélection naturelle dans le sens de l'augmentation de virulence. Il est impossible de trouver un meilleur exemple de ce que Darwin appelle l'*adaptation au milieu* sous l'influence de la sélection naturelle. »[188]

Il paraît indéniable qu'il avait parfaitement compris que la sélection naturelle pouvait jouer un rôle créateur, dans la mesure où si certes elle n'induit pas la variation, elle guide la transformation évolutive, à condition que les variations soient isotropes et de faibles amplitudes. Or, s'il y a un aspect de la théorie de Darwin qui fut très peu compris durant la première partie du long débat sur les mécanismes de l'évolution, c'est bien la créativité du processus de sélection naturelle. En France surtout, la sélection naturelle fut quasi systématiquement comprise comme l'élimination des inaptes, voire des monstres, ce qui la cantonna obligatoirement dans la catégorie de ce qu'Alfred Giard appelait les *facteurs secondaires* de l'évolution. Il est donc d'autant plus étonnant de constater que l'un des représentants les plus éminents du néolamarckisme français, non seulement avait certainement compris que la sélection naturelle pouvait jouer le rôle de facteur principal dans l'évolution adaptative des espèces, mais en plus expliquait de manière darwinienne un ensemble de résultats expérimentaux qui avaient été interprétés de manière lamarckienne par les premiers pastoriens.

Résoudre ce paradoxe nécessite de se pencher plus avant sur les écrits de Le Dantec, afin de bien comprendre, non seulement ce qu'il entend par néolamarckisme, mais aussi et peut être surtout ce qu'il attend d'une explication scientifique. Nous indiquons simplement ici l'idée que nous développerons en détail plus loin (Chapitre 2, 3.1.) : le lamarckisme de cet auteur correspond à l'explication macroscopique du processus évolutif, et apparaît comme résultant d'un darwinisme s'exerçant à l'échelle cellulaire et infra-cellulaire. En d'autres termes, Le Dantec expliqua l'adaptativité des transformations individuelles en postulant

[188] F. Le Dantec, 1900, *op. cit.*, pp. 845-846.

l'existence d'une sélection infra-organismique. Le lamarckisme lui est toujours apparu comme une loi macroscopique (qu'il jugea d'intérêt supérieur), sous-tendue par des processus microscopiques de nature darwinienne.

2.3.2 Le problème de l'accoutumance des diastases[189]

Ce qui allait devenir le phénomène d'adaptation enzymatique n'a pas constitué en tant que tel un argument majeur dans le développement des explications lamarckiennes comme ont pu l'être les résultats issus de la botanique expérimentale ou de la tératogenèse expérimentale[190]. Néanmoins, il s'agit là d'une histoire particulièrement intéressante pour au moins deux raisons.

D'abord, s'il ne fut pas un argument fort en faveur du néolamarckisme pour les scientifiques de l'époque, il montre, symétriquement, pour les historiens actuels, à quel point le mode de pensée lamarckien avait pénétré tous les domaines de la biologie, y compris ceux traitant des phénomènes qui furent par la suite rattachés à la biologie moléculaire. Les explications lamarckiennes, au tournant du XXe siècle, ont prévalu depuis l'organisme métazoaire jusqu'à la molécule, soit pour tout le spectre des objets biologiques. Même à l'échelle moléculaire, on retrouve cette idée que le milieu, via le processus de *nutrition*, informe la structure.

D'autre part, cet exemple permet, mieux que n'importe quel autre, de saisir toute la différence qui sépare une compréhension lamarckienne des mécanismes biologiques de son *alter ego* mendélo-darwinien. En effet, le fait que ce soit précisément l'étude de ce phénomène, reprise après la Seconde Guerre mondiale dans une perspective radicalement différente, qui ait permis l'éclosion de la nouvelle école biologique française, instruit sur l'écart théorique qui sépare deux modes d'explication qui furent pourtant immédiatement successifs. Lorsque nous reprendrons brièvement l'étude de cette question (Chapitre 2, 3.2.), il nous faudra tenter de comprendre quelles furent les conditions historiques qui autorisèrent

---

[189] Terme synonyme d'enzyme qui prévalut dans la littérature française au moins jusqu'aux années 1920.

[190] On trouve néanmoins dans la littérature quelques néolamarckiens notoires qui y font allusion. Par exemple F. Houssay en 1920 :
« En vérité le cas qui nous occupe est un mécanisme pur. Si nous réfléchissons que toutes les digestions sont des actions diastasiques, que les diastases de chaque être sont rigoureusement adaptées à la nature de ses aliments ordinaires, que l'on peut faire changer en qualité et en quantité les diastases en changeant avec précaution l'aliment, que, par suite, une congruence s'est rencontrée et s'est établie entre le chimisme de l'être et le chimisme de ce qui le nourrit ; »
F. Houssay, *Force et Cause*, Flammarion, 1920, p. 178.

un tel renversement. Contentons-nous pour l'instant de voir comment l'adaptation des diastases fut intégrée au paradigme néolamarckien.

Dès 1899, E. Duclaux, à la suite d'un nombre conséquent de recherches expérimentales, notamment sur l'aspergillus (un champignon inférieur), déclare que chez les « espèces microscopiques, la production des diastases est en rapport avec le mode d'alimentation »[191]. Autrement dit, il semble y avoir une adaptation des diastases au milieu nutritif. Ce fait reconnu, il restait alors à comprendre le mécanisme qui est à l'origine de cette adéquation entre la diastase et les éléments nutritifs sur lesquels elle agit. Duclaux proposa à un de ses élèves, Frédéric Diénert (1874-1948) de s'attacher à la résolution de cette question. Celui-ci utilisa comme matériel un eucaryote unicellulaire, la levure, et testa essentiellement l'accoutumance de cette dernière à la présence de galactose dans le milieu.

Il consacra sa thèse de doctorat à cette question, puis s'en détourna rapidement après avoir accepté, une nouvelle fois sur les conseils de son « maître Duclaux, d'occuper les fonctions […] de chef du Service de la Surveillance des eaux de Paris »[192].

Pour expliquer l'adaptation des diastases au milieu, Diénert conçoit deux possibilités : l'une consiste en une activation par le milieu de la sécrétion d'une zymase[193] différente (hypothèse sélectionniste). L'autre consiste en une modification directe par le milieu de la zymase (hypothèse lamarckienne). Il déclare :

> « On peut faire deux hypothèses : La première, c'est d'admettre que l'accoutumance favorise la sécrétion d'une zymase spéciale, la deuxième suppose seulement une modification de la zymase existante. »[194]

Or, nombre de résultats expérimentaux semblent indiquer que la seconde hypothèse, par ailleurs d'allure plus simple, est la bonne. Le fait, notamment, que la fermentation des deux sucres (glucose et galactose) ne paraisse pas être indépendante constitua à l'époque un argument fort en faveur de l'existence d'une seule zymase capable de se modifier en fonction du sucre en présence :

---

[191] E. Duclaux, *Traité de microbiologie,* Tome II*, Diastases, toxines et venins*, Masson, 1899, p. 87.
[192] F. Diénert, *Notice sur les travaux de M. Frédéric Diénert*, Paris, 1930, p. 15.
[193] Diénert préfère le terme de zymase à celui de diastase, qu'il utilise aussi cependant.
[194] F. Diénert, *Sur la fermentation du galactose et sur l'accoutumance des levures à ce sucre*, Sceaux, 1900, p. 67.

> « Bien entendu, l'existence d'une zymase capable de faire fermenter le galactose explique la période d'accoutumance qu'on constate avec les levures non habituées à ce sucre, mais elle semble en contradiction avec certains faits que nous allons passer en revue.
>
> Supposons qu'il y ait deux zymases. Une levure acclimatée ferait fermenter le glucose et le galactose avec des vitesses différentes suivant les levures. Ces vitesses dépendent du rapport de l'activité des deux zymases qui devrait varier avec la levure. Nous avons vu qu'il n'en est rien.
>
> Le *principe de Dumas* se trouve vérifié également pour un mélange de deux sucres, (glucose et galactose par exemple). Or si l'acclimatation développait une zymase spéciale, la fermentation du glucose devrait continuer de fermenter comme auparavant et le galactose fermenterait indépendamment de l'autre sucre. Or l'expérience apprend qu'aussitôt que le galactose fermente, la fermentation du glucose diminue.
>
> Un fait qui plaide encore en faveur de l'hypothèse d'une seule diastase est relatif à l'action du toluène sur une levure accoutumée ou non au galactose. La zymase de la première étant moins sensible que celle de la seconde, on en déduit qu'une transformation de la zymase a pu se produire, la rendant moins sensible à l'action du toluène. »[195]

En conclusion de ses recherches, Diénert intègre son travail dans la question plus générale de l'acclimatation des êtres vivants. Il s'agit là, pour lui, d'une caractéristique propre au vivant et résultant en dernier lieu d'une modification directe du protoplasme par le milieu :

> « Nous avons émis l'hypothèse, en nous basant sur nos résultats, qu'il n'y avait qu'une seule zymase qui pouvait se transformer pendant l'acclimatation, de façon à permettre la décomposition du galactose. Ce changement dans la constitution de la zymase est accompagné d'un changement dans la constitution du protoplasma.
>
> Le phénomène de l'acclimatation est donc, dans ce cas, une modification profonde de l'état de la cellule provoquée par un hydrate de carbone très voisin du glucose.
>
> Il doit en être de même des toxines agissant sur les leucocytes. »[196]

Toutes ses conclusions, Diénert les reprit dans un article qu'il publia en 1900[197]. En 1930, lorsqu'il rédigea une notice sur ses travaux, il rappela que les interprétations qu'il avait

[195] *Ibid.*, pp. 67-68.
[196] *Ibid.*, p. 71.
[197] F. Diénert, « Sur la fermentation du galactose et sur l'accoutumance des levures à ce sucre », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1900, 14, pp. 139-189.

alors proposées restaient toujours d'actualité, tout en observant cependant que le mécanisme de l'adaptation n'était pas encore totalement compris :

> « Depuis ce travail, que j'ai été obligé d'abandonner pour des raisons que j'indiquerai par la suite, les différents auteurs qui se sont occupés de cette question, n'ont fait que confirmer les résultats de mes expériences et jusqu'ici personne n'est arrivé à expliquer définitivement le mécanisme de l'accoutumance et de l'attaque du galactose par les levures pour le transformer en alcool et en acide carbonique. »[198]

Le problème du mécanisme de l'adaptation des diastases, traité dès que la réalité du phénomène fut avérée, reçut donc, comme cela était prévisible, une réponse authentiquement lamarckienne : le milieu, via la nutrition, informe directement les structures plastiques propres au monde vivant. Après les expériences de Diénert, la question resta semble-t-il sans suite dans la biologie française du début du XXe siècle, avant d'être finalement reprise par un jeune chercheur de l'Institut Pasteur à la fin des années 1940. Et si Jacques Monod posa bien la même question que Frédéric Diénert, la réponse qu'il construisit progressivement fut évidemment très différente (cf. Chapitre 2, 3.3).

Ce bref aperçu des différents domaines qui fournirent certains arguments jugés irréfutables en faveur de la plasticité des organismes amène à constater qu'ils appartiennent à toutes les branches des sciences du vivant : zoologie, botanique, embryologie, tératogénie, microbiologie, enzymologie. L'extension de la pensée néolamarckienne est incontestable, et pose la question de son enracinement dans une tradition intellectuelle.

Un champ disciplinaire n'est toutefois pas représenté dans les exemples étudiés, celui de la paléontologie. Cette absence ne résulte pas d'un choix, mais est l'expression d'un constat : l'étude des fossiles n'a pas contribué à l'essor du néolamarckisme français. Le principal paléontologue de l'époque qui fut en même temps un des premiers à adhérer au transformisme, Albert Gaudry[199] (1827-1908), développa des idées très éloignées de ses contemporains biologistes sur les modalités de l'évolution des espèces[200]. S'attachant d'abord

---

[198] F. Diénert, 1930, *op. cit.*, p. 14.

[199] Lorsqu'il fut nommé dans la chaire de paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, en 1872, il rompit par son adhésion au transformisme avec la tradition cuviériste incarnée par ses prédécesseurs (Alcide d'Orbigny (1853-1857), Adolphe d'Archiac (1861-1868), Edouard Lartet (1869-1871)). Voir M. Boule, « La Paléontologie au Muséum et l'œuvre de M. Albert Gaudry », *Revue scientifique*, 1904, 42e année, pp. 676-684.

[200] A. Gaudry, *Essai de paléontologie philosophique*, Masson, 1896.

à la description des successions faunistiques à la surface du globe, il tenta ensuite d'identifier ces *enchaînements*[201] à la réalisation d'une tendance harmonieuse vers le progrès[202], chaque époque représentant « un stade d'évolution »[203]. Cet évolutionnisme, par ailleurs explicitement relié à des considérations théologiques[204], ne peut donc, sauf à considérer le néolamarckisme français comme un simple non-néodarwinisme, être rattaché à ce mouvement. Et d'ailleurs, les néolamarckiens français eux-mêmes marquèrent nettement les différences profondes qui séparaient leur conception transformiste des thèses paléontologiques de Gaudry[205].

L'absence de la paléontologie comme contributeur à l'émergence du néolamarckisme s'explique aisément si l'on garde à l'esprit l'un des projets de ce travail : montrer que ce transformisme est d'abord une physiologie inscrite dans la durée. Si tel est le cas, seule l'étude du vivant en tant qu'il est vivant apparaît digne d'intérêt, et seule l'expérimentation est à même de révéler cet intérêt. En termes modernes, la macroévolution est réduite à la microévolution, elle-même conçue sur le mode d'une physiologie continuée. Rien d'étonnant alors à ce que les fossiles soient regardés comme des objets sans pertinence, insignifiants au sens étymologique. Le Dantec confirme :

> « Ainsi l'étude actuelle des lois de la vie impose au biologiste la croyance au transformisme Lamarckien, sans qu'il ait besoin de recourir aux documents incomplets des collections paléontologiques. »[206]

Par ailleurs, le fait que le néolamarckisme français se soit constitué à l'écart de la paléontologie explique également en partie le peu de place qu'il fit aux idées orthogénistes.

---

[201] A. Gaudry, *Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques*, Masson, 1878-1890.

[202] « Ainsi, l'histoire du monde nous révèle un progrès qui s'est continué à travers les âges. Ce progrès s'arrêtera-t-il ? j'ignore si, dans l'avenir, les plantes porteront des fleurs plus belles, des fruits plus délicieux. Je ne sais si les animaux s'amélioreront, mais ce qu'on peut assurer, c'est que l'homme n'a pas atteint son perfectionnement. »
A. Gaudry, 1896, *op. cit.*, p. 205

[203] *Ibid*. p. 202. .

[204] « J'arrive maintenant aux rapports du monde avec Dieu. Les êtres animés ne sauraient avoir eux-mêmes produit leurs forces vitales, car nul ne peut donner ce qu'il n'a pas. Quand nous imaginerons toutes les forces physiques ou chimiques, elles ne feront pas une force vitale et surtout une force pensante. C'est donc la cause première, c'est-à-dire Dieu qui crée les forces. […] Dans tous les cas, soit qu'on pense que Dieu a fait chaque force, soit qu'on suppose qu'il a multiplié et modifié une partie des forces qu'il a créées, il me semble que l'activité divine s'est manifestée d'une manière continue. »
Ibid., pp. 208-209.

[205] On lit chez Giard : « L'évolutionnisme idéaliste de Gaudry et de ses élèves ne peut trouver place dans une science basée sur le principe de causalité. »
A. Giard, « L'évolution dans les sciences biologiques », 1911, *op. cit.*, p. 118 (1905).

[206] F. Le Dantec, *La « mécanique » de la Vie*, Flammarion, 1913, p. 29.

Bien qu'il soit extrêmement difficile de définir ce que fut l'orthogenèse, il semble néanmoins possible de s'entendre sur le point suivant : pour certains scientifiques, dont nombre de paléontologues, l'évolution n'était pas explicable uniquement en terme d'adaptation au milieu, mais devait résulter, majoritairement, de l'action d'un facteur interne qui contraignait son orientation à l'échelle des temps géologiques. Ainsi, l'orthogenèse donne primauté aux déterminismes structuraux, au détriment des déterminismes environnementaux ; à tel point que pour un orthogéniste conséquent, une évolution non-adaptative est possible, voire courante, l'exemple classique restant bien sûr celui de l'explication orthogéniste de l'extinction de l'élan d'Irlande[207].

Ce type de conception, allié à la croyance en la généralité absolue du principe haeckelien de récapitulation, fut le fondement de l'école néolamarckienne américaine, conduite par les paléontologues Alpheus Hyatt et Edward D. Cope[208]. Prolongé ensuite par les travaux de Henry Fairfiled Osborn, il s'agit là d'un néolamarckisme très différent de celui développé en France, davantage tourné vers l'explication de la régularité des transformations macroévolutives dont témoignent les restes fossiles. Cet écart fut d'ailleurs clairement perçu par certains néolamarckiens français, dont Félix Le Dantec[209]. En France, l'orthogenèse trouva donc, au moins dans un premier temps, relativement peu de partisans. Si certains paléontologues peuvent être qualifiés d'orthogénistes, comme Charles Depéret (1854-1929), il faut noter qu'ils ne disposèrent pas d'une audience importante en dehors de leur propre discipline, et surtout qu'ils ne furent jamais cités par leurs collègues biologistes. Etant donné le fonctionnalisme strict qui a prévalu à sa naissance, il n'est guère surprenant de constater que le néolamarckisme français se développa à l'écart du mouvement orthogéniste.

Ce fonctionnalisme nécessite que l'organisme soit pensé comme une entité plastique, ainsi susceptible d'être modelée par les caractéristiques du milieu. Cette plasticité, mise en évidence par les différents travaux que nous venons d'étudier, est logée au cœur même de l'être vivant : le protoplasme. L'extrême réductionnisme de la science occidentale de la fin du

---

[207] Voir par exemple Y. Delage, M. Goldsmith, *Les théories de l'évolution*, Flammarion, 1909, p. 306.

[208] P.J. Bowler, 1992, *op. cit.*, p. 147 et suivantes.
S.-J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard University Press, 1977 (édition 2002), p. 85 et suivantes.

[209] Il reprocha notamment à ses collègues américains de réintroduire de la métaphysique dans l'évolution en voulant rendre compte justement de la régularité apparente de son déroulement. On note, par exemple :
« Tout ce qui, dans la narration de l'histoire des espèces, avait un aspect spiritualiste devait donc me choquer immédiatement. Et c'est ainsi que, avant de connaître Lamarck, je fus mis en défiance contre le lamarckisme par la singulière attitude des néo-lamarckiens d'Amérique, et en particulier par celle de leur chef, le paléontologiste Cope. J'ai montré dans un autre ouvrage [*L'individualité et l'erreur individualiste*, Alcan, 1898] toute l'absurdité de la théorie de l'*archestétisme* . »
F. Le Dantec, *Evolution individuelle et hérédité*, Alcan, 1913, préface de la seconde édition, p. IV.

XIXe siècle aide à comprendre pourquoi cette caractéristique des organismes fut attribuée à leur substance, pensée vivante en elle-même.

CHAPITRE 2 : LE PROTOPLASME, SUBSTRATUM FLUIDE DE LA VIE

Pour les néolamarckiens français, non seulement la population, mais même l'organisme individuel n'existent pas, au sens où ils ne sont pas le siège de phénomènes qui ne puissent *in fine* être réduits à des processus ayant lieu aux échelles inférieures. Ce réductionnisme s'accordait parfaitement avec l'orientation résolument expérimentale des disciplines qui contribuèrent à l'essor du néolamarckisme. Symétriquement, il faut constater l'absence de la biogéographie dans cette histoire, champ de recherche propice à la prise en compte de niveaux hiérarchiquement élevés dans l'étude des phénomènes liés au vivant.

Le seul niveau pertinent, pour ces scientifiques, lorsqu'il s'agit d'expliquer les processus fondamentaux propres au vivant est le protoplasme. Tout ce qui se situe au-delà, structurellement, est jugé de peu d'importance, hiérarchiquement. Systématiquement, les phénomènes de transformation, d'adaptation, d'acclimatation, de reproduction ou d'hérédité, sont expliqués en terme de modification de l'état chimique du protoplasme des organismes. Selon Le Dantec :

> « D'une façon générale, il semble établi que toutes les propriétés d'un être vivant sont inhérentes à la composition chimique du protoplasma de son œuf, que tous les phénomènes considérés comme mystérieux, par exemple, l'adaptation (habitude), l'évolution, etc., sont réductibles à des phénomènes chimiques. »[210]

Cet hyper-réductionnisme, relativement commun dans la science occidentale de cette époque, s'accompagne en France de certaines caractéristiques propres. D'abord, comme le suggère la citation précédente, il apparaît prioritairement comme un matérialisme intégral, dégagé de toutes connotations qui pourraient renvoyer à une compréhension métaphysique, voire mystique, du monde vivant. Que le protoplasme soit considéré comme la matière vivante, cela ne signifiait nullement que la vie pouvait être attribuable à une propriété spéciale et inconnaissable de cette matière. En bref, il ne fut jamais un vitalisme, et ne doit surtout pas être rapproché des considérations de Henri Bergson. Si celui-ci s'est largement appuyé sur les travaux de ses collègues biologistes pour écrire *L'évolution créatrice*[211], l'ouvrage, en retour,

[210] F. Le Dantec, 1895, *op. cit.*, p. 182.
[211] Dans son livre (9e édition Quadrige, 2001), Bergson cite les travaux de :

n'a pas infléchi les idées néolamarckiennes[212]. C'est qu'en 1907, la constitution du néolamarckisme français est un processus largement achevé, comme l'indique la publication cette même année d'un livre de Le Dantec dressant le bilan de ses spéculations sur la nature de la vie et de l'évolution[213]. L'influence de Bergson sur la biologie française, bien réelle, se fera sentir sur une génération de scientifiques qui n'appartient déjà plus au même moment de l'histoire. Par exemple, Albert Vandel, qui reconnut explicitement cette influence, ne doit pas être inscrit dans le courant dont nous tentons de retracer le cours. La vision de l'évolution qu'il proposa, marquée par l'idée bergsonienne de durée, est incompatible avec les fondements mécaniste et matérialiste du néolamarckisme français[214]. Pour Vandel, l'évolution générale procédait comme le développement d'un organisme de plus en plus complexe, et trouvait sa cause première dans un moteur interne au vivant, encore inconnu. Son évolutionnisme fut en fait bien plus proche du néolamarckisme américain que de celui de ses devanciers français. C'est qu'à partir des années 1930, le transformisme en France s'est dispersé dans une multitude de directions théoriques et philosophiques. Certains ont pris la posture de critiques sceptiques (Maurice Caullery puis Pierre-Paul Grassé[215]) ; d'autres ont perpétué l'approche mécaniste-réductionniste rigoureusement néolamarckienne (Etienne Rabaud) ; d'autres encore ont développé une compréhension ouvertement théologique de l'évolution (Teilhard de Chardin) ; certains, enfin, après bien des hésitations, se sont autorisés à traiter de l'évolution en terme de causes finales (Lucien Cuénot). Seule, évidemment, l'approche néodarwinienne peine alors à trouver sa place sur la scène française.

Cette première particularité, son matérialisme exacerbé, conduit à la seconde, le refus catégorique d'accepter l'existence de particules aux propriétés jugées immatérielles, c'est-à-dire non soumises aux interactions mécaniques réalisées à l'échelle du protoplasme. De là le

---

F. Le Dantec (p. 18) ; Y. Delage (pp. 82, 260) ; A. Giard (p. 84) ; F. Houssay (p. 110) ; E. Perrier (p. 260).

[212] Un auteur néolamarckien néanmoins a peut-être modifié ses considérations dans un sens bergsonien. Ainsi, on lit chez Frédéric Houssay ce passage assez étonnant :

« Il faut donc, si nous voulons aller plus loin et réduire la dualité réductible dans le sens qui est seul possible, sans introduire rien de plus que ce qui est connu, admettre une pensée primordiale, qui échappe à l'espace et au temps, qui est la cause unique de la force et de tout et dont le dernier travail est un retour à elle-même, retour dont nous pointons les étapes dans la rudimentaire pensée animale et dans la pensée humaine plus haute et plus vaste, bien dépourvue de *puissance créatrice*, capable cependant de découvrir le processus créateur.

Cette pensée, cause unique et universelle, est à la fois efficiente et finale.

Et si nous revenons au rigoureux déterminisme des phénomènes, qui a été notre règle et notre loi, qui a banni le hasard et l'inconséquent, cette pensée nous apparaît comme une Intelligence et une Volonté. »

F. Houssay, 1920, *op. cit.*, p. 142. Nous soulignons.

[213] F. Le Dantec, *Eléments de philosophie biologique*, 1907, *op. cit.*

[214] On lira avec profit A. Vandel, *L'Homme et l'Evolution*, Gallimard, 1958.

[215] Voir P.P. Grassé, *L'évolution du vivant*, Albin Michel, 1973.

rejet de ce qu'Yves Delage appela les *théories microméristes*[216], depuis la pangenèse de Darwin, jusqu'à la génétique mendélienne. Les caractères morphologiques macroscopiques sont expliqués en terme de *propriétés* des substances plastiques du protoplasme, non pas en terme de *représentation* du macroscopique par le microscopique. Ce type d'explication relève d'une posture résolument moniste, où la forme ne peut être dissociée de la substance. Elle engage une compréhension holiste et épigénétiste des processus développementaux. Le protoplasme apparaît bien comme une structure éminemment plastique, susceptible de se transformer au contact des aléas du milieu. La nouveauté évolutive résulte alors de cette dialectique sans cesse répétée entre l'organisme et les conditions auxquelles il s'adapte.

Insistons à nouveau, en tant que théorie fonctionnaliste de l'évolution, le néolamarckisme, à ses débuts tout au moins, fit de l'adaptation à ces nouvelles conditions de vie le moteur principal de la transformation des organismes. Nécessairement, la question de l'origine de l'adaptativité des modifications induites devait se poser. Eclairer ce point permet de bien comprendre deux aspects de la pensée néolamarckienne française : son imprégnation positiviste forte et la distance très grande qui la séparait de l'esprit de la biologie moléculaire.

Ces trois aspects fondateurs de la représentation néolamarckienne du protoplasme furent indissociables. Le protoplasme était tout à la fois conçu comme une pure substance physico-chimique, soumise intégralement aux déterminismes environnementaux, et y répondant par des modifications au moins partiellement adaptatives. Dès lors que de telles caractéristiques lui étaient attribuées, rien n'empêchait plus le développement d'une conception réductionniste du vivant.

[216] Y. Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, C. Reinwald, 1895.

1. La vie comme phénomène physico-chimique

1.1 Un matérialisme intégral

L'orientation matérialiste et mécaniste du néolamarckisme français est peut-être son trait distinctif le plus saillant[217]. A l'inverse de la plupart des courants néolamarckiens qui se développèrent en Allemagne, en Angleterre et aux Etats-Unis, les idées attribuant à la matière des propriétés psychologiques comme la mémoire (théories mnémoniques[218], notamment la fameuse théorie de Richard Semon) n'ont semble-t-il jamais rencontré beaucoup d'écho en France. Toutes les propriétés des organismes doivent pouvoir, *in fine*, être expliquées par les phénomènes classiques de la physico-chimie, sans qu'il soit besoin de faire appel à des propriétés extraordinaires de la matière vivante, comme une très hypothétique capacité mnémonique.

Dans la naissance de cette posture, l'influence des idées de Thomas Huxley n'est certainement pas à négliger. Dès 1877, son livre sur l'anatomie des invertébrés était traduit, et préfacé par Alfred Giard[219]. Celui-ci se fit le promoteur inconditionnel de sa théorie protoplasmique, qui voit dans le protoplasme la « base physique de la vie »[220].

Le manifeste le plus explicitement matérialiste fut le premier livre publié par son élève, F. Le Dantec, intitulé *La matière vivante* (1895), dont nous avons déjà cité un passage. Le projet est sans ambiguïté : voir s'il est possible de ramener tous les phénomènes liés au vivant « aux réactions, dans des conditions déterminées, de substances chimiques déterminées. »[221]. Il s'agit bien de montrer que la vie, attribuée à la matière protoplasmique, ne résulte pas de propriétés irréductibles liées à une matière particulière. La préface, à nouveau l'œuvre de Giard, montre à la fois l'importance de Huxley dans l'élaboration de ces conceptions et l'identification comme vitalistes des biologistes partisans des théories microméristes :

---

[217] Il a déjà été constaté par plusieurs auteurs. Par exemple :
P.J. Bowler, 1992, *op. cit.*, p. 113.
J. Gayon, « Un objet singulier dans la philosophie biologique bernardienne : l'hérédité », in *La nécessité de Claude Bernard*, 1991, pp. 171-172.

[218] Voir P.J. Bowler, 1992, *op. cit.*, chap. 4 et 6 et S.-J. Gould, *La structure de la théorie de l'évolution*, Gallimard, 2007 (2002), chap. 4.

[219] T. Huxley, *Eléments d'anatomie comparée des Invertébrés*, Paris, V.A. Delahaye et cie, 1877 (1876 pour la version originale).

[220] A. Giard, préface au livre de T. Huxley, 1877, *op. cit.*, p. 6.

[221] F. Le Dantec, 1895, *La matière…*, *op.cit.*, p. 22.

> « On peut dire cependant, que les erreurs et les exagérations commises dans cette direction ont été bien moins préjudiciables au progrès de la science que les interprétations vitalistes. Ces dernières, en effet, suppriment toute recherche nouvelle en donnant à l'esprit de fausses satisfactions[…].
>
> L'étude du protoplasme, que Huxley a si justement appelé la base physique de la vie, nous fournit un bon exemple à l'appui de notre affirmation. Tandis que les vitalistes s'étaient contentés de donner à cette substance une série d'attributs correspondant à chaque propriété dite vitale, les bio-mécaniciens se sont efforcés de réduire graduellement et d'une façon de plus en plus complète toutes les manifestations de la matière vivante fondamentale à des actions physico-chimiques dont elles sont les résultantes. »[222]

Poursuivant son travail de réflexion théorique, Le Dantec s'autorisait à déclarer, dès l'année suivante (1896), que « dans ce qui frappe nos sens au cours de l'observation des êtres vivants, rien n'est en dehors des lois naturelles établies pour les corps bruts (chimie et physique) »[223]. On retrouve chez son collègue Etienne Rabaud les mêmes ambitions matérialistes :

> « Dès lors, nous appellerons *vie*, non pas une propriété ou un ensemble de propriétés irréductibles à des éléments connus, mais la résultante des processus physico-chimiques dont les complexes colloïdaux sont le siège. »[224]

L'école transformiste conduite par Alfred Giard fut donc incontestablement aux premiers rangs de cette revendication matérialiste spécifiquement française dans le paysage néolamarckien de l'époque. Néanmoins, d'autres biologistes, qui ne furent ni des collaborateurs, ni des élèves d'Alfred Giard, firent également tout leur possible pour convaincre que l'organisme doit être étudié comme un simple matériau. Dès 1879, Edmond Perrier insistait pour que la vie soit comprise en tant que phénomène strictement « mécanique » :

> « On peut donc affirmer qu'il n'y a pas de substance dont la production ne puisse avoir lieu que sous l'action de la vie. Les organismes n'ont pas de chimie qui leur soit propre, ils n'ont pas non plus de physique particulière. […] L'organisme lui-même apparaît comme une machine tantôt simple, tantôt plus ou moins complexe,

[222] A. Giard, préface au livre de F. Le Dantec, 1895, *op. cit.*, p. VI.
[223] F. Le Dantec, 1896, *op. cit.*, p. 320.
[224] E. Rabaud, *Eléments de biologie générale*, Alcan, 1920, p. 38.

> soumise dans tous les cas aux lois rigoureuses de la mécanique, ne les transgressant jamais. »[225]

Enfin, même s'ils furent plus discrets quant à leurs présupposés philosophiques, il n'est néanmoins pas rare de retrouver sous la plume des botanistes le même genre de déclaration. Dans un de ses derniers livres, Costantin, par exemple, continuait de plaider pour l'unité du monde matériel en affirmant qu'il n'existe pas « un monde spécial où règnent les forces vitales »[226].

Cette conception strictement mécaniste et matérialiste des phénomènes vitaux eut deux conséquences historiquement importantes sur l'orientation du transformisme français. D'abord, elle participa à le tenir à l'écart de nombreuses spéculations sur les mécanismes de l'évolution qui se développèrent à partir du début des années 1880. Que ce soit à l'échelle de la macroévolution (orthogenèse) ou de la microévolution (théories microméristes), les explications fondées sur l'existence d'*entités immatérielles* ou de *facteurs supraphysiques* (en tout cas compris comme tels) ne convainquirent pas ces tenants d'une vision mécaniste et unifiée de l'univers.

D'autre part, et conjointement, ce matérialisme immunisa le néolamarckisme français de toutes considérations théistes. Comme l'a montré Peter J. Bowler, l'éclipse momentanée de l'explication darwinienne sur la scène de l'évolutionnisme (1880-1930) fut l'occasion pour nombre de naturalistes de réintroduire une composante religieuse dans les théories évolutionnistes[227]. Cette orientation, ancrée dans des traditions largement antérieures aux écrits de Darwin, connut principalement deux modes d'expression. D'une part, elle tira profit, chez les partisans du structuralisme morphologique, des conceptions orthogénistes de l'évolution. Dès lors que la transformation des espèces s'apparente au déploiement d'un ordre, il est facile de l'identifier à la réalisation d'un plan transcendant, ce qui fut fait notamment par Richard Owen (Angleterre) ou les disciples américains de Louis Agassiz (Cope et Hyatt). Il s'agit là d'une réinterprétation, dans le cadre d'une conception évolutionniste, des schèmes de pensée issus de la morphologie transcendantale, tradition

---

[225] E. Perrier, « Le transformisme … », 1879, *op. cit.*, p. 892.
[226] J. Costantin, *Origine de la vie sur le globe*, Flammarion, 1923, p. 70.
[227] P.J. Bowler, 1992, *op. cit.*, chap. 3.
J. Gayon, « Evolutionnisme », in D. Lecourt (sous la direction de), *Dictionnaire d'histoire et de philosophie des sciences*, PUF, 1999, pp. 392-393.

scientifique majeure dans l'Europe continentale de la première moitié du XIXe siècle[228] (Etienne Geoffroy St Hilaire, Goethe, Les Naturephilosophes allemands, etc.).

La seconde manière de laisser une place à Dieu dans cette nature dont on consentait finalement à admettre qu'elle n'était pas figée de toute éternité, fut d'expliquer l'adaptation des organismes à leur milieu par des processus moins aveugles que la sélection naturelle. Le dessein ne consistait plus, alors, dans le développement ordonné des structures à l'échelle des temps géologiques, mais dans l'adaptation parfaite des formes aux fonctions ; cette perfection était comprise comme la conséquence d'une certaine forme d'hérédité des caractères acquis, qui présupposait que les organismes étaient doués d'une faculté de réaction positive face à leur environnement. Ce point de vue était l'occasion de réintroduire une perspective nettement téléologique dans le fonctionnement du monde vivant, et cette téléologie était elle-même le signe de l'existence d'un Créateur. Cette forme d'évolutionnisme théiste, dont Samuel Butler fut le tenant le plus connu, fut particulièrement répandue en Angleterre jusqu'à la fin du XIXe siècle, car elle prenait exactement la place occupée avant Darwin par la théologie naturelle de William Paley. Celle-ci, qui voyait dans la perfection des adaptations naturelles l'œuvre d'un Dieu bienveillant, s'accommoda finalement assez bien de l'idée d'évolution à condition d'en exclure le mécanisme darwinien, par trop matérialiste.

En France, au moment où la République laïque tentait de s'imposer, le transformisme fut au contraire enrôlé dans la lutte contre l'obscurantisme religieux. De fait, beaucoup de biologistes partisans de l'évolution des espèces furent directement impliqués dans ces luttes politiques. Alfred Giard, par exemple, délaissa un temps la recherche (1882-1885) pour se consacrer à son mandat de député à l'Assemblée nationale, où il avait été élu sous les couleurs de la gauche anticléricale[229]. Jean de Lanessan (1843-1919), un des premiers néolamarckiens, finit même par donner priorité à sa carrière politique[230]. Il est évident que ses considérations sur la nature de l'évolution des espèces n'étaient pas sans rapport avec ses convictions philosophiques et politiques[231], et que, globalement, il y eut une convergence construite entre

---

[228] Sur ce sujet, on consultera avec profit les deux ouvrages suivants :
S. Schmitt, *Histoire d'une question anatomique : la répétition des parties*, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Archives, 2004.
S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*

[229] Son positionnement fut à l'époque qualifié de socialiste. Voir : Anonyme, article de presse, 1898, dossier personnel d'Alfred Giard à l'Académie des sciences.

[230] Il fut élu plusieurs fois député à l'Assemblée nationale (en tant que Radical), fut ministre de la Marine sous Waldeck-Rousseau, et eut des responsabilités importantes dans l'administration des colonies françaises, notamment en Indochine (Gouverneur général).

[231] Voir par exemple J. de Lanessan, *Le Transformisme*, Paris, Octave Doin, 1883.

les idéaux de la IIIe République naissante et la philosophie de la pensée néolamarckienne française[232].

1.2 L'état colloïdal et les propriétés du vivant

Le programme réductionniste du néolamarckisme était donc des plus ambitieux. Pourtant, dès le départ, il apparut qu'il serait extrêmement délicat de réduire la complexité évidente des phénomènes vitaux à la simplicité des processus physico-chimiques. Giard, notamment, lorsqu'il préfaça en 1908 un livre d'inspiration résolument matérialiste, mit en garde contre le simplisme d'une posture qui, pour arriver à ses fins, en viendrait à nier la spécificité du vivant. Il était, selon lui « téméraire de vouloir faire entrer nos conceptions biologiques dans le lit de Procuste d'une mécanique trop étroite »[233].

La théorie colloïdale allait se révéler être un allié de circonstance pour le néolamarckisme français. Cette chimie particulière, dont on pensait alors qu'elle expliquerait les propriétés si spéciales du protoplasme, connut un développement spectaculaire dans les toutes premières années du XXe siècle. La notion d'un état colloïdal de la matière s'est constituée à partir des travaux de T. Graham sur la diffusibilité de certaines substances gélatineuses (1861), et rencontra quelques années plus tard, un succès important dans la communauté scientifique. Selon Claude Debru, « la conception de Graham, voyant dans les phénomènes colloïdaux la condition d'apparition des propriétés vitales, était destinée à une grande fortune. La biochimie colloïdale allait se présenter comme une nouvelle théorie physicochimique de la vie. L'état colloïdal représentait en effet l'état physique normal du protoplasme »[234].

---

[232] En 1906, en plein débat sur la laïcité, F. Le Dantec publia un livre intitulé *L'Athéisme*. Au fil des pages, il y expose sa conception strictement matérialiste et déterministe de la nature, qui va chez lui jusqu'à la négation du libre arbitre humain. Par ailleurs, il reconnaît devoir à Giard une part non négligeable de ses orientations philosophiques :

« Au Professeur Alfred GIARD

Dieu merci, mon cher maître (voilà, je l'avoue, un début bizarre pour un livre sur « l'athéisme », mais il faut bien parler français), Dieu merci, l'on n'est plus brûlé aujourd'hui pour ses opinions philosophiques ; on n'a plus besoin d'héroïsme pour dire ce que l'on pense. Sans cela, vous devriez vous faire de sanglants reproches le jour de mon autodafé, car vous ne pouvez vous dissimuler la grande part que vous avez prise à ma formation intellectuelle. »

F. Le Dantec, *L'Athéisme*, Paris, Flammarion, 1906, p. I.

[233] A. Giard, préface au livre de Jacques Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, Alcan, 1908 (1906), p. XIV.

[234] C. Debru, *L'esprit des protéines*, Hermann, 1983, p. 106.

Pour Jacques Duclaux (1877-1978), fils d'Emile et biochimiste à l'Institut Pasteur, « le principal intérêt de l'étude des substances colloïdales provient de ce qu'elle tend à combler, au moins en partie, le fossé qui sépare encore la physique et la chimie de la biologie »[235]. Cet état de la matière, défini par opposition à l'état cristalloïde, autorisait, en effet, sous couvert d'un physico-chimisme de façade, l'incorporation des propriétés spéciales du vivant dans la substance même des protoplasmes. D'une certaine manière, il permettait un vitalisme physicalisé. L'explication colloïdale rencontra donc tout naturellement une large audience chez les biologistes français, d'autant plus qu'elle fut développée et vulgarisée par certains de ses plus brillants représentants[236].

L'être vivant, déjà réduit à son protoplasme, fut alors identifié à un colloïde. Ainsi, pour Costantin, les êtres vivants « sont exclusivement colloïdaux »[237]. De même, pour Le Dantec, « *les protoplasmas sont des colloïdes*, ce qui revient à affirmer que toute substance *en train de vivre* est à l'état colloïdal »[238]. Celui-ci alla même plus loin, en affirmant tout simplement que cette proposition était la « clef de voûte de toute la biologie »[239].

Elle l'était car elle permettait l'explication simple et d'apparence mécaniste de toutes les propriétés liées au vivant, ce qui autorisait tous les espoirs quant à l'élucidation des grandes questions de la Biologie générale, comme Giard l'avait noté dès 1905[240]. Plus spécifiquement, l'état colloïdal donna au néolamarckisme l'occasion d'une *explication* acceptable, en tout cas jugée comme telle, de l'hérédité des caractères acquis.

En effet, expliquer comment les variations morphologiques macroscopiques pouvaient finalement se répercuter sur la chimie du protoplasme était un exercice intellectuel très périlleux, et qui ne fut quasiment pas tenté. Seul Félix Le Dantec s'y risqua, dans son livre intitulé *Evolution individuelle et hérédité* (1898). A sa grande satisfaction, la prise en compte de l'état colloïdal, d'échelle intermédiaire entre le macroscopique et le microscopique, apporta une clarification appréciable dans son explication. Ainsi, dans la préface à la seconde édition de ce livre, il déclare (1913) :

---

[235] J. Duclaux, *Titres et travaux scientifiques*, Paris, 1931, p. 7.
[236] J. Duclaux, *Recherches sur les substances colloïdales*, Laval, 1904.
A. Dastre, *La vie et la mort*, Paris, Flammarion, 1907.
[237] J. Costantin, 1923, *op. cit.*, p. 125.
[238] F. Le Dantec, *Eléments de philosophie biologique*, 1907, *op. cit.*, p. 20.
[239] *Idem.*
[240] « Plus prochaines peut-être de leur réalisation sont les espérances que nous pouvons fonder sur la nouvelle Chimie des colloïdes, la loi de Lechatelier, la loi des phases et les idées géniales de Gibbs. Ardemment cultivée par une phalange brillante de jeunes travailleurs, cette partie de la science, en apparence moins étroitement liée à la théorie de la descendance, fournira cependant aux évolutionnistes futurs les renseignements les plus utiles et les plus impatiemment attendus. »
A. Giard, « L'évolution dans les sciences biologiques », 1911, *op. cit.*, p. 112 (1905).

> « Dans mes études primitives, je devais fatalement passer directement des phénomènes chimiques aux phénomènes individuels ; l'écart était trop grand, et de là provenait la difficulté de l'exposé du phénomène prodigieux de l'hérédité des caractères acquis. Les conquêtes des physiciens dans le domaine colloïde m'ont permis de m'arrêter à la considération d'une échelle intermédiaire, l'échelle protoplasmique ou colloïde, qui est à peu près à mi-distance entre l'échelle atomique ou chimique et l'échelle individuelle ou mécanique. Chose admirable entre toutes, les phénomènes qui se passent à cette échelle intermédiaire sont *liés*, par des relations de cause à effet, tant à ceux de l'échelle supérieure qu'à ceux de l'échelle inférieure. Et ainsi, l'étude des colloïdes a permis une synthèse vraiment simple dans la narration biologique ; »[241]

L'explication repose sur les liens causaux qui unissent ces trois échelles. Une variation morphologique retentit sur la structure colloïdale du protoplasme, qui, si la durée est suffisante, aura elle-même des répercussions sur la chimie de celui-ci :

> « La première conséquence des considérations précédentes est donc que les *actes* des animaux peuvent retentir par l'intermédiaire du mécanisme colloïde des protoplasmas, sur l'équilibre chimique de leurs substances constitutives elles-mêmes, que, en d'autres termes, la répercussion de ces actes peut s'emmagasiner dans la chimie intime des substances vivantes, comme l'énergie de la chute d'eau s'emmagasine, par l'intermédiaire d'une dynamo, dans l'accumulateur à lames de plomb. […] Faisons un grand pas, en passant volontairement par-dessus de nombreux intermédiaires, et nous tirerons de ces considérations générales une conséquence extrêmement intéressante, quoiqu'un peu prématurée pour le moment : Si la poule fabrique l'œuf, l'œuf à son tour fabriquera la poule. Nous prévoyons déjà que nous ne serons pas trop profondément étonnés en constatant ce phénomène prodigieux et qui dirige toute l'évolution des espèces vivantes : l'hérédité des caractères acquis. »[242]

Par la prise en compte de la durée des interactions, dont Le Dantec précisa bien qu'elles n'avaient d'effet « qu'à la longue »[243], on voit par ailleurs comment la notion si classiquement lamarckienne d'*habitude* fut ainsi réintroduite en biologie.

---

[241] F. Le Dantec, 1913, *Evolution individuelle et hérédité, op. cit.*, pp. VIII-IX.
[242] F. Le Dantec, 1907, *op. cit.*, p. 30.
[243] F. Le Dantec, 1913, *La « mécanique » de la vie*, *op. cit.*, p. 135.

Incontestablement, la théorie colloïdale fut, à partir de 1900, un allié de poids dans le développement et la persistance de la pensée néolamarckienne. Elle permit à ces biologistes d'assumer à moindres frais leur posture matérialiste et donna l'occasion d'une explication de la cohérence des organismes, elle même condition nécessaire à la possibilité de l'hérédité de l'acquis. L'importance de cet appui devint tel que la théorie colloïdale continua d'être invoquée par les néolamarckiens français, bien après qu'elle fut regardée comme dépassée par la majorité des biologistes occidentaux, dès le début des années 1920[244] (voir notamment les écrits de Rabaud postérieurs à 1930).

2. Plasticité *versus* néo-préformation, manifeste pour un monisme protoplasmique

L'épigenèse et la préformation furent les deux termes alternatifs indissociables attachés à l'explication d'un des phénomènes naturels les plus incompréhensibles : le développement embryonnaire. Depuis le XVIIe siècle au moins, les tenants de l'une ou l'autre de ces formes d'explication se sont affrontés de manière récurrente[245]. Bien que les conceptions épigénistes tendissent à devenir dominantes au cours du XIXe siècle, l'essor de l'embryologie expérimentale au cours des années 1880 fut l'occasion d'un renouveau de cette opposition[246] (la néo-épigenèse contre la néo-préformation). Dans un tel contexte, les théories microméristes proposées pour rendre compte du développement embryonnaire et de l'hérédité furent parfois perçues, et particulièrement en France, comme un retour aux anciens dogmes de la préformation. Elles furent combattues pour deux raisons principales. D'une part, supposer l'existence d'entités stables à l'intérieur des organismes semblait contredire les présupposés matérialistes et déterministes de la biologie française : comment imaginer qu'il existe des structures aux propriétés immatérielles (telle que la capacité à représenter un caractère morphologique) et non soumises aux déterminismes protoplasmiques (stabilité absolue de ces entités) ? D'autre part, si l'on suppose que la morphologie est réglée par le jeu des

[244] C. Debru, 1983, *op. cit.*, p. 116.
[245] S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*, p. 17 et suivantes.
J. Roger, *Les sciences de la vie dans la pensée française au XVIIIe siècle*, Albin Michel, 1993 (1963), principalement les parties deux (*La philosophie des savants)* et trois (*La science des philosophes*).
[246] J.-L. Fischer, « Les origines de l'embryologie expérimentale et les nouvelles formulations théoriques de la néo-épigenèse et de la néo-préformation à la fin du XIXe siècle », *Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 2002, 9, pp. 147-162.

déterminants, et que ceux-ci sont des invariants, il apparaissait impossible aux biologistes français de rendre compte de l'apparition de nouveautés dans l'histoire du vivant.

Il s'agit bien d'une opposition philosophique profonde entre des partisans d'une vision totalement épigéniste du vivant (au niveau de l'ontogenèse et de la phylogenèse) et des tenants d'une vision qui fut d'abord, avant l'appropriation claire du concept de mutation par la génétique, à proximité immédiate d'un préformationnisme.

2.1 Unité mais hétérogénéité chimique du protoplasme

A la suite de Haeckel et Huxley principalement, largement introduits par Giard et Perrier dans la communauté biologique française, l'idée qu'un monisme intégral sous-tendait tous les phénomènes matériels, y compris ceux du monde vivant, connut une implantation forte et durable. Dans le cadre de la biologie française le terme monisme renvoie à deux significations au moins. D'une part, il reprend le sens classique d'une matérialité unique à l'origine de tous les phénomènes naturels, y compris les processus nerveux les plus complexes que l'on observe chez les vertébrés supérieurs. Il n'existe pas d'esprit au-delà de la matière. D'autre part, il renvoie à l'idée plus précise que la forme des vivants ne peut être dissociée de leur substance. C'est surtout cette seconde signification qui nous a intéressé et que nous détaillerons plus loin dans ce travail (Chapitre 4, 3.1.)

Dans la construction de cette représentation du vivant, à côté des influences de Haeckel et Huxley, explicitement revendiquées[247], les néolamarckiens français firent tenir à Félix Dujardin (1801-1860) le rôle de précurseur, et à Claude Bernard celui d'adversaire. Félix Dujardin, qui fut notamment professeur de zoologie à la Faculté des sciences de Rennes, fut un des premiers naturalistes à travailler de manière approfondie sur l'organisation microscopique des protozaires, dès le début des années 1830. A cette époque, les nouveaux microscopes achromatiques offraient aux savants des perspectives inédites, et notamment la possibilité de comprendre l'organisation intime des infusoires. Le naturaliste allemand Christian Gottfried Ehrenberg prétendit observer à l'intérieur de ces organismes microscopiques une anatomie identique à celle que l'on peut trouver chez les vertébrés les plus complexes. C'est en voulant reproduire les observations de son collègue que Dujardin fut

[247] Voir par exemple E. Perrier, *Lamarck et le transformisme actuel*, Paris, 1893, p. 493.

conduit à constater qu'il s'était certainement laissé entraîner trop loin par son imagination[248], et que bien au contraire les infusoires ne semblaient pas disposer d'une anatomie microscopique. C'est précisément pour caractériser leur substance fondamentale contractile qu'il forma la notion de *sarcode* dès 1835 :

> « Dans ces différens cas, cette substance se montre parfaitement homogène, élastique et contractile, diaphane, et réfractant la lumière un peu plus que l'eau, mais beaucoup moins que l'huile, de même que la substance gélatineuse ou albumineuse sécrétée par les vésicules séminales de plusieurs mammifères et que celle qui accompagne les globules huileux dans le vitellus des œufs d'oiseaux, de poissons, de mollusques et d'articulés. On n'y distingue absolument aucune trace d'organisation, ni fibres, ni membranes, ni apparence de cellulosité, non plus que dans la substance charnue de plusieurs zoophytes ou vers et dans celle qui, chez les jeunes larves d'insectes, est destinée à former plus tard les ovaires et les autres organes intérieurs. C'est là ce qui m'avait déterminé à donner à cette substance le nom de *sarcode*, indiquant ainsi qu'elle forme le passage à la chair proprement dite ou qu'elle est destinée à le devenir elle-même. »[249]

Le sarcode de Dujardin devint ainsi le modèle que les néolamarckiens français se réapproprièrent : le vivant était constitué par une matière homogène, et uniquement par elle. Toutes les caractéristiques des organismes (morphologiques, anatomiques, etc.) n'étaient que les conséquences des propriétés du sarcode. Ce modèle, présenté comme moniste car il liait de manière nécessaire la forme à la substance, était opposé à la conception protoplasmique jugée dualiste prônée par Claude Bernard. Perrier, puis Le Dantec et Delage, furent particulièrement impliqués dans cette relecture de l'histoire récente de la biologie française[250]. Tous les énoncés qui semblaient contrevenir à ce monisme étaient alors regardés comme suspects, et bientôt rejetés en dehors du domaine scientifique. L'unité du monde matériel (le seul qui intéressa ces scientifiques) était l'hypothèse minimale autorisant le déploiement des recherches scientifiques.

---

[248] « Si mes premiers travaux sur ce sujet ont eu le caractère d'une polémique contre M. Ehrenberg, dont cependant j'aime à proclamer le mérite, c'est que cet auteur, cédant trop facilement à l'entraînement de son imagination, avait pris pour base de tous ses travaux sur les Infusoires et de la classification de ces êtres, des principes tout à fait erronés et que l'observation n'a jamais confirmés. »
F. Dujardin, *Histoire naturelle des zoophytes, Infusoires*, Paris, Librairie encycoplédique de Robert, 1841, p. IX.

[249] F. Dujardin, *Sur l'organisation des Infusoires*, Thèse de zoologie, Paris, Renouard, 1838, pp. 27-28.

[250] Voir par exemple :
E. Perrier, 1881, *op. cit.*, pp. 32-33.
Y. Delage, 1895, *op. cit.*, pp. 30-31.
F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, p. 19.

Figure n° 8 : ***Les infusoires, comme l'illustre cette planche extraite des travaux de F. Dujardin, ne montrent pas une organisation anatomique complexe. Ils sont formés par une matière gélatineuse : le sarcode.***
(F. Dujardin, *Histoire naturelle des zoophytes, Infusoires*, Paris, Librairie encyclopédique de Robert, 1841)

Cette unité, garant du déterminisme, concernait toutes les échelles du vivant. Il était impossible d'envisager qu'il existât des parties physiologiquement isolées dans un organisme (lignée germinale de Weismann, idioplasme de Näegali), un noyau sans relation avec le cytoplasme dans lequel il baigne, et, en son sein, des déterminants exclus de la causalité. De manière plus générale, nous aurons à y revenir (Chapitre 4, 3.1.), comprendre la forme comme une propriété surajoutée à la matière était une position farouchement critiquée comme antiscientifique. Le Dantec, au fil de ses nombreux écrits, la dénonça sans relâche :

> « Darwin a cru au même dualisme que Claude Bernard. Dans sa théorie des gemmules, il a séparé la matière de la forme. Il a attribué la vie au protoplasma, mais il a pensé que, dans le protoplasma, des particules invisibles distinctes du protoplasma donnent à ce dernier sa forme et ses propriétés personnelles ! Cette théorie reprise et amplifiée par Weismann a conduit à l'échafaudage le plus invraisemblable et le plus antiscientifique ! »[251]

Le protoplasme, en tant qu'entité matérielle, disposait nécessairement d'une forme, car celle-ci n'était qu'une conséquence directe et automatique de l'état physico-chimique de la matière. Mais ce monisme, en même temps qu'il se voulait être le plus radical possible sur ses principes, tenait aussi à se démarquer des visions jugées parfois trop simplistes de la matière vivante. Par exemple, si Haeckel et Huxley étaient présentés comme les premiers grands tenants de cette doctrine, en tout cas dans un cadre évolutionniste assumé, il était désormais nécessaire d'aller au-delà d'une conception trop simpliste car trop homogène de la substance vivante. Perrier insiste :

> « On a pu croire un moment avec Huxley et Haeckel que la substance vivante, le *protoplasma*, « base physique de la vie », n'était qu'un composé albuminoïde et qu'on serait bien près de savoir faire un être vivant le jour où l'on aurait réalisé la synthèse du blanc d'œuf. Le microscope a montré depuis que la vie ne s'accommode pas d'une pareille simplicité. L'évolution de la moindre cellule vivante suppose la mise en activité d'un grand nombre de substances, savamment dosées, juxtaposées sans être mélangées ni combinées, jouant chacune son rôle, toutes également vivantes, mais vivant de façons différentes, substances qu'on a pu caractériser et pour lesquelles une légion de noms ont été inventés :

[251] F. Le Dantec, *La Crise du transformisme*, Alcan, 1909, p. 267.

hyaloplasma, paraplasma, chromatine, prochromatine, parachromatine, linine, etc. »[252]

On retrouve le même genre de prise de distance, formulée dès 1877 par A. Giard :

> « Le protoplasme, appelé si justement par Huxley la *base physique de la vie*, n'est pas, comme on l'a souvent répété, une matière albuminoïde homogène. Une matière albuminoïde isolée n'est pas vivante, de même qu'un acide ou une base également isolés ne sont pas des corps chimiquement actifs. Mais le mélange de deux ou plusieurs substances albuminoïdes (le protoplasme en contient au moins deux) peut être vivant, de même que le mélange d'un acide et d'une base peut démontrer l'activité chimique de ces deux corps. »[253]

Si la substance vivante possède une unité fonctionnelle (pas d'entités isolées), elle n'est en revanche pas chimiquement une. Sa composition d'une part, et son agencement structural d'autre part, en font une substance éminemment complexe, ce que tous les biologistes français de l'époque revendiquèrent, au moins à partir du début des années 1890. A ce propos, soulignons déjà que l'hétérogénéité chimique fut toujours considérée par ces biologistes comme plus importante que l'agencement structural, choix qui ne fut pas sans conséquence sur l'évolution tardive de ce transformisme (cf. Chapitre 9). Il est éclairant de rappeler que l'ouvrage majeur d'Yves Delage (1895) fut prioritairement écrit dans le but de faire le point sur la structure et la chimie du protoplasme. S'il fut nécessaire d'y consacrer 878 pages, c'est évidemment parce qu'il existait alors, dans la biologie occidentale, un grand nombre de théories censées expliquer la nature de cette complexité (théorie réticulaire, théorie fibrillaire, théorie alvéolaire, théorie granulaire, etc.). Toutes s'accordent sur un point : le protoplasme ne peut plus être conçu comme une substance homogène :

> « Le Protoplasma vivant doit être considéré comme une substance chimique très complexe, composée essentiellement de matières albumineuses, les unes mélangées entre elles, les autres séparées en masses distinctes et dont les parties constitutives sont disposées suivant un arrangement déterminé. »[254]

Il s'agit cependant de ne pas identifier abusivement cette complexité aux présupposés des théories microméristes. Dans ce dernier cas, la complexité se traduit par l'existence de

[252] E. Perrier, 1893, *op. cit.*, pp. 493-494.
[253] A. Giard, 1877, *op. cit.*, p. 6.
[254] Y. Delage, 1895, *op. cit.*, pp. 748-749.

déterminants ayant une fonction qui s'apparente à la « représentation » des caractères morphologiques. Dans l'autre, la complexité résulte de l'interaction des substances plastiques du protoplasme, qui, *in fine*, déterminent, avec le concours du milieu, ces caractères morphologiques. Le Dantec, comme Delage[255] et Rabaud[256], insista particulièrement sur ce point :

> « J'interromps ici ma citation pour faire une remarque. Dans les phénomènes de croisement, de Vries est amené à parler de ses *unités spécifiques* comme je parle des substances constitutives du patrimoine héréditaire. Il est donc vraisemblable que nos conclusions se ressemblent sous une forme verbale analogue. Mais je m'empresse d'insister sur ce point que la similitude des expressions dissimule une antinomie totale de pensée. Quand je parle des substances constitutives du protoplasma, je ne fais aucune hypothèse, il est bien évident que les substances vivantes sont formées de quelque chose. Mais ces substances constitutives ne représentent pas les caractères de l'adulte ; elles ont des propriétés personnelles comme toutes les substances définies, et les caractères de l'adulte résultent de l'ensemble des phénomènes vitaux qui consistent dans des réactions de ces substances entre elles et avec le milieu. Chaque caractère de l'adulte résulte donc rigoureusement de toutes les propriétés de toutes les substances de l'œuf, et de toutes les réactions intervenues au cours du développement. Aussi bien, je ne sais pas ce qu'est un caractère considéré comme entité ; et quand H. de Vries parle d'un être qui a un caractère de moins qu'un autre, je trouve cela parfaitement incompréhensible. »[257]

La complexité chimique du protoplasme apparaissait comme fondamentale aux néolamarckiens français car elle seule permettait de comprendre le développement de formes

---

[255] *Ibid*., pp. 406-407.

[256] De manière exemplaire, celui-ci déclarait encore en 1919 :
« Aucune des matières, aucun de ces sarcodes, n'est donc et ne peut être une masse homogène. Du reste, outre que les données de fait l'imposent, l'idée d'hétérogénéité est une nécessité logique. On la trouve exprimée par différents auteurs, W. Roux, Y. Delage, F. Le Dantec. Ce dernier, même, utilise pour désigner les différents composants d'un sarcode le terme de *substances plastiques*, qui a l'avantage de ne préjuger de rien et mérite, à ce titre, d'être conservé. L'hétérogénéité sera, naturellement, pour nous, d'ordre physico-chimique, et nous refusons d'assimiler à un degré quelconque les substances plastiques aux unités physiologiques de Spencer qui, pour un même sarcode, seraient toutes semblables entre elles. Si peu que ce soit, deux substances plastiques diffèrent l'une de l'autre par la proportion ou la position relative de leurs éléments constitutifs ; elles peuvent différer aussi par la nature de ces éléments. Dans tous les cas, ces substances plastiques sont les seuls constituants actifs des sarcodes. Dans l'un quelconque de ceux-ci, l'expérience et l'observation ne révèlent que des parties matérielles et rien n'autorise à supposer qu'ils puissent renfermer autre chose. Il faudra donc nécessairement rapporter tout phénomène biologique aux propriétés physiques et chimiques des substances plastiques, que nous connaissons dans leur ensemble. »
E. Rabaud, *Recherches sur l'hérédité et la variation, Etude expérimentale et théorie physiologique*, Supplément au *Bulletin biologique de France et de Belgique*, 1919, p. 175.

[257] F. Le Dantec, 1909, *La Crise…*, *op. cit.*, pp. 181-182

nouvelles au cours de l'évolution biologique. En effet, si la substance vivante s'avérait être une masse chimiquement homogène, il devenait alors très compliqué de rendre compte de l'évolution morphologique, sauf à imaginer l'existence de déterminants venant se surajouter à cette substance.

A l'inverse, l'hétérogénéité présumée du protoplasme autorisait des explications plus immédiates de son évolution, puisque celui-ci devait se modifier constamment au contact d'un milieu lui aussi pensé comme hétérogène. En bref, son unité fonctionnelle et l'hétérogénéité de sa constitution garantissaient au protoplasme sa propriété la plus importante, la plasticité. Il était alors possible d'envisager l'apparition de nouveautés évolutives.

2.2 Le problème de la nouveauté dans les trajectoires évolutives, nutrition et variation

Parmi le flot conséquent de critiques qui furent adressées par les biologistes français aux théories de l'hérédité échafaudées par leurs homologues étrangers, l'une d'elles, parmi les plus importantes, consistait à constater que l'apparition de structures réellement nouvelles dans l'évolution des espèces était simplement niée. Cette critique, qui repose largement sur une confusion tenace en biologie entre variation héréditaire et transformation évolutive[258],

[258] Dès 1883 pourtant, Weismann avait déjà largement insisté sur l'idée que la sélection naturelle avait incontestablement un pouvoir créateur, à la triple condition que la variation soit de faible amplitude, isotrope, et abondante. Par là, il répondait aux critiques qui soutenaient que la sélection naturelle, alliée à la théorie du plasma germinatif, n'était pas une conception évolutive capable d'expliquer l'apparition de la nouveauté. On lit : « On a déjà souvent dit que la sélection ne peut rien créer de nouveau, qu'elle peut seulement donner la suprématie à quelque chose qui existait avant qu'elle n'agit : mais ceci n'est vrai que dans un sens très restreint, car le monde si varié des animaux et des plantes qui nous entoure contient bien des éléments qu'on pourrait appeler nouveaux par comparaison avec les êtres primitifs hors desquels, cependant, tous ceux qui ont suivi se sont, selon notre théorie, développés par le processus de sélection. Feuilles et fleurs, organes de digestion, branchies, poumons, pattes et ailes, os et muscles, rien de tout cela n'existait à l'époque où n'existaient que ces animaux primitifs, et cependant tout cela a dû se développer hors d'eux en vertu du principe de la sélection. Dans un certain sens, il est vrai, ces animaux primitifs avaient déjà en eux, dès l'origine, la possibilité de développer ces éléments hors d'eux-mêmes, mais ces éléments n'étaient certainement pas préformés, et ne s'imposaient pas comme une nécessité. Ce qui est devenu une nécessité, c'est plutôt l'arrêt de ce processus de développement par l'activité de la sélection, c'est-à-dire par le choix des différentes possibilités, d'après leur utilité, par l'adaptation des organismes aux conditions extérieures de l'existence. Par suite, le principe de la sélection une fois admis, nous devons reconnaître aussi qu'il peut, ou put, créer quelque chose de nouveau, non pas tout d'un coup et directement, mais seulement d'une façon progressive et sur la base des changements donnés. On peut supposer ces changements infiniment petits, et, comme j'ai tenté récemment de le montrer, de nature quantitative ; ce n'est que par leur accumulation que se manifestent des changements importants, susceptibles de nous frapper, et que nous désignons comme ayant le caractère de nouveauté. »
A. Weismann, « La vie et la mort » (1883), in *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*, Paris, C. Reinwald, 1892, traduit de l'allemand par H. de Varigny, p. 94.

était la conséquence logique de la compréhension des conceptions microméristes qu'avaient les néolamarckiens français. Celles-ci stipulaient, selon eux, que :

1. L'organisme était une somme de caractères, plus ou moins indépendants entre eux et vis-à-vis du milieu.
2. Ces caractères morphologiques étaient représentés par des déterminants, ceux-ci étant logés le plus souvent dans le noyau des cellules germinales.
3. A chaque génération, les lots de déterminants se mélangeaient pour former des combinaisons nouvelles. La reproduction sexuée permettait ces mélanges[259].
4. L'évolution résultait donc de la recombinaison incessante des déterminants-caractères.

Un tel schéma explicatif, qui s'apparente plus à une reconstruction rhétorique qu'à une compréhension fine des thèses adverses, prêtait particulièrement le flanc à deux types de critiques. D'abord, non seulement il ne rendait pas compte de l'évolution des espèces se reproduisant de manière asexuée, mais plus grave, il semblait même l'exclure. Or, de nombreux néolamarckiens étaient spécialisés dans l'étude de ce type d'espèces (Chapitre 4, 1.1.). Ils ne manquèrent donc jamais de mettre en avant cette lacune explicative[260].

D'autre part, si l'évolution ne consiste qu'en une simple recombinaison d'entités « éternelles », alors, la nouveauté évolutive n'est plus qu'une illusion. Cette critique, notons-le, resta d'une certaine pertinence[261] tant que les déterminants étaient censés représenter des

---

[259] Pour Weismann, la reproduction sexuelle correspondait en fait à une adaptation sélectionnée afin d'augmenter la variabilité des germens :
« D'une façon générale, la reproduction sexuelle n'a pas pour moi d'autre signification que de créer les matériaux de caractères individuels héréditaires permettant à la sélection de s'exercer. »
A. Weismann, « La signification de la reproduction sexuelle pour la théorie de l'évolution » (1885), in 1892, *op. cit.*, p. 328.

[260] Voir par exemple certaines déclarations de J. Costantin, spécialiste des champignons :
J. Costantin, 1901, *L'hérédité…, op. cit.*, p. 17.

[261] Weismann, néanmoins, biologiste théoricien qui était particulièrement apte à discerner les limites des explications, y compris les siennes propres, avait pourtant noté dès 1883 que le milieu pouvait bien modifier le germe (ce que nous appelons une mutation induite), mais il se refusait à penser que cette modification pouvait être adaptative :
« Je crois qu'on peut, en dernière analyse, rapporter [les variations du germes] aux influences extérieures variées auxquelles le germe est exposé avant le début du développement embryonnaire, et de la sorte, me semble-t-il, nous pouvons attribuer à l'organisme adulte les influences qui déterminent le développement phylétique de ses descendants. […] Mais ceci est en vérité tout autre chose que de croire, comme certains le voudraient, que l'organisme peut transmettre aux cellules germinales les modifications qui lui ont été imprimées par les agents extérieurs, de telle sorte qu'elles se représenteront à la génération suivante, au même moment et au même point de l'organisme que chez les parents. »
A. Weismann, « De l'hérédité » (1883), in 1892, *op. cit.*, pp. 154-155.

caractères morphologiques macroscopiques (comme la « forme du nez »), et surtout tant que le concept de mutation ne fut pas intégré à la génétique morganienne, autorisant la variation à l'intérieur même des déterminants (en l'occurrence les gènes).

Cette position critique se retrouve en abondance chez chacun des principaux néolamarckiens. Pour Giard, une telle conception nous oblige à conclure que les organismes « possédaient dès le début, c'est-à-dire dès l'apparition de la matière vivante, une puissance évolutive en quelque sorte indéfinie. Nous serions ainsi ramenés à l'idée des forces créatrices réglées, il est vrai, par la sélection. La porte serait ouverte de nouveau aux agents directeurs immanents ou extérieurs à la matière, et nous devrions renoncer à la magnifique conception mécanique de l'univers entrevue par Descartes et poursuivie depuis par les savants du XVIIIe siècle (Buffon et les Encyclopédistes) »[262]. Pour Perrier, les vues des néodarwiniens consistent ni plus ni moins « à admettre la prédestination du protoplasma, évoluant en vertu de forces intérieures qui lui sont propres »[263]. On trouve la même idée chez Caullery qui constate que « l'évolution ne serait alors que le déroulement d'une série de phases déterminées implicitement dans les germes des organismes primitifs. C'est revenir, dit-il, sous une forme moderne, à l'idée que représentait le mot d'évolution au XVIIIe siècle »[264]. De même, Delage s'interroge sur la possibilité d'expliquer l'apparition des organismes supérieurs, si différents des premiers êtres vivants :

> « D'où viendraient, dans ces conditions, les variations, aussi légères que l'on voudra mais nouvelles, qui donneront naissance à une nouvelle espèce ? L'évolution, l'apparition des animaux supérieurs ne se comprend pas du tout et paraît même impossible, car il n'y a pas de raisons pour que notre plasma germinatif soit différent de celui de nos ancêtres les Protozoaires. »[265]

C'est à nouveau chez Rabaud et Le Dantec que l'on retrouve les assertions les plus radicales. Chez le premier, on note (parmi de trop nombreuses formulations équivalentes) :

> « Pour eux [les néo-mendéliens], le monde organisé n'évolue pas ; les mêmes matériaux repassent indéfiniment dans des combinaisons sans fin qui masquent une véritable fixité. La mutabilité des formes n'existe pas si l'on considère l'ensemble d'un

[262] A. Giard, « Le principe de Lamarck et l'hérédité des modifications somatiques», 1904, *op. cit.*, p. 153 (1898).
[263] E. Perrier, 1893, *op. cit.*, p. 508.
[264] M. Caullery, « L'état présent du problème de l'évolution », *Revue scientifique*, 1916, 54e année, p. 419.
[265] Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 153.

> organisme ; d'une génération à l'autre cet ensemble peut évidemment subir des changements ; mais les parties qui constituent cet organisme demeurent essentiellement les mêmes : à la mutabilité de l'ensemble s'oppose l'immutabilité de ses composants. Autonomes, indépendants, interchangeables ces composants se séparent et s'associent de toutes les manières, et la diversité seule de leurs combinaisons donnerait l'illusion du changement. »[266]

Chez Le Dantec :

> « En admettant le langage des particules représentatives, l'évolution revient à un remaniement varié d'unités préexistantes. Il n'y a rien de nouveau sous le soleil, rien que des arrangements plus ou moins fantaisistes de qualités éternelles. Le transformisme a plus de prétentions, il croit à l'apparition de l'intelligence de l'homme, dans un monde où il n'y avait rien de comparable à l'intelligence de l'homme ! C'est là le point capital de ce que j'ai appelé tout à l'heure le transformisme philosophique. »[267]

Cette succession de citations permet de constater l'identité des critiques formulées à l'encontre des partisans des théories de Weismann ou de de Vries, signe supplémentaire de l'homogénéité du courant néolamarckien français. Par ailleurs, il y a bien, mais seulement dans ce cas précis, concordance entre les vues de Bergson et des néolamarckiens quant à la critique de l'évolutionnisme weismannien. Cette concordance fut même soulignée par F. Le Dantec, heureux de constater que les idées qu'il défendait avaient une audience au-delà des spécialistes de la communauté scientifique :

> « Je souscris de tout cœur à ce que dit M. Bergson du faux évolutionnisme ; voilà plus de dix ans que je reproche ce faux évolutionnisme, non seulement à Spencer, mais encore à Darwin avec ses gemmules, à Weismann avec ses déterminants, à tous les partisans des particules représentatives en un mot. »[268]

C'est qu'à l'inverse de ce « pseudo-évolutionnisme », le néolamarckisme entendait expliquer l'apparition de nouveauté au cours de l'évolution biologique. Certes, cette explication ne prit jamais la forme que lui donna Bergson (élan vital), et seule la critique avait permis un temps le rapprochement de deux philosophies de l'évolution si éloignées.

---

[266] E. Rabaud, 1919, *op. cit.*, p. 238.
[267] F. Le Dantec, 1909, *La Crise…*, *op. cit.*, p. 21.
[268] F. Le Dantec, « La Biologie de M. Bergson », *La Revue du Mois*, 1907, 4, p. 237.

Pour le néolamarckisme, la nouveauté n'est pas la conséquence d'un processus transcendant la matière à la manière de l'élan vital, elle est au contraire totalement inscrite dans les phénomènes du monde physico-chimique, et résulte en dernière analyse des réactions ininterrompues entre la substance vivante et son milieu. A nouveau, on peut constater une identité de discours remarquable chez l'ensemble des auteurs néolamarckiens. Le protoplasme est systématiquement identifié à un système ouvert, en perpétuel échange avec son milieu, et donc en perpétuelle évolution. A titre d'exemple, on lit chez Perrier :

> « La composition du protoplasme change, en effet, dans des proportions absolument quelconques, non seulement quand on passe d'un animal à un autre, mais dans un même animal, quand on passe d'un organe à un autre, dans un même organe, d'un tissu à un autre. Il y a plus : dans une même cellule, le protoplasme est toujours en voie de changement de composition ; il ne cesse de faire des emprunts au milieu extérieur et de lui céder quelque chose de sa propre substance. »[269]

Cette relation dialectique avec le milieu fut formalisée par Le Dantec sous la forme A x B, A étant l'organisme à un moment donné et B étant le milieu à ce même moment. Ainsi, l'état de l'organisme (en fait du protoplasme) à un instant déterminé dépend de son état au moment précédent et des conditions rencontrées depuis, soit[270] :

$$A_n = A_{n-1} + (A_{n-1} \times B_{n-1})$$

Ce formalisme fut repris par Rabaud dans plusieurs de ses livres[271], à la satisfaction de son collègue. Il révèle parfaitement l'idée que se faisaient ces scientifiques de l'évolution des espèces : celle-ci était intégralement réduite à la modification continue des protoplasmes, sous l'action ininterrompue des conditions de milieu, et par l'intermédiaire d'échanges métaboliques réciproques. Ce dernier point, pensons-nous, est tout à fait central dans les conceptions néolamarckiennes. C'est en dernier lieu par le mode de la nutrition que l'organisme vivant est à même de se modifier. Toutes les considérations liées au thème des « besoins » des organismes trouvent donc très peu de place dans les réflexions de ces auteurs (sauf chez Perrier). Par où l'on s'écarte encore un peu plus des différentes versions du

[269] E. Perrier, 1881, *op. cit.*, p. 36.
[270] On retrouve ce formalisme dans quasiment tous ces ouvrages. On pourra consulter F. Le Dantec, 1907, *Eléments…, op. cit.*, p. 231.
[271] Par exemple E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 10.

psycho-lamarckisme, qui, notamment en Allemagne, connurent un réel essor aux alentours de 1900.

Car affirmer que la nutrition est le mécanisme principal de la variation, c'est confirmer sans possibilité d'équivoque la tournure matérialiste de ce transformisme. Nous avons déjà vu que les variations de nutrition furent invoquées par les botanistes dans l'explication des transformations expérimentalement induites (Chapitre 1, 2.1.). Ces derniers étendirent même l'explication nutritive de la variation au-delà de leurs résultats expérimentaux, et affirmèrent que ce que l'on appelait, selon eux improprement, la sélection artificielle, était en fait un procédé lié à la modification de la nutrition des organismes. Par exemple, on lit chez Costantin :

> « En fait [l'accroissement d'un caractère] est inexplicable par l'intervention du simple triage. On a beau isoler tous les coqs ayant un appendice caudal plus long et ne se servir que de ceux-là comme reproducteurs, on ne saisit pas pourquoi ils ont dans leur descendance des individus qui leur sont supérieurs au point de vue du caractère que l'on cherche à perfectionner. La preuve que le triage seul n'y est pour rien, c'est que bien souvent il ne conduit pas au résultat.
>
> La cause des phénomènes est ailleurs. Sans s'en douter, l'éleveur et l'horticulteur soumettent les êtres qu'ils cherchent à modifier à un *régime nourricier* et cultural qui est la vraie cause de la variation. »[272]

Parallèlement, le cas des hybrides de greffe, et plus particulièrement les expériences à visée agronomique de L. Daniel[273] (obtention de choux fourragers modifiés), furent à la fois des arguments en faveur de la transmission héréditaire de modifications acquises[274], et des résultats censés soutenir l'interprétation nutritive de la variation. La technique est relativement simple : il s'agissait de greffer sur un pied (le « porte-greffe ») un morceau de tige d'une plante d'une autre espèce (le « greffon »), aux caractéristiques avantageuses pour l'horticulteur, mais dont les exigences particulières de croissance ne permettaient pas sa culture directe sur les sols concernés. Systématiquement, les agronomes néolamarckiens interprétèrent les variations induites chez le greffon par le porte-greffe comme résultant de processus physiologiques nutritifs. Par exemple, après avoir exposé les différentes réussites liées à ces techniques, Costantin s'autorise à conclure :

---

[272] J. Costantin, « Le centenaire de Darwin », *Revue scientifique*, 1909, 47e année, p. 645. Nous soulignons.
[273] L. Daniel, « Un nouveau chou fourrager », *Revue générale de botanique*, 1895, 7, pp. 307-314.
[274] J. Costantin, 1901, *L'hérédité…, op. cit.*, pp. 20-22.

> « Tout fait donc présumer, dans ce cas, qu'une modification de la nutrition maintenue pendant un certain nombre de générations a produit une race physiologique présentant des caractères d'une certaine fixité. »[275]

La fonction nutritive du protoplasme constitua donc, pour tous ces scientifiques, le *mécanisme* permettant la variation. Pour Rabaud, le protoplasme, tant qu'il se maintient en vie, assure un « système d'échange » avec son milieu. Si le milieu vient à varier, les termes de l'échange se modifient également : il y a *rupture d'équilibre*, et, éventuellement, mise en place d'un nouvel équilibre physiologique entre l'organisme et le milieu. Par exemple, voilà comment il interprète les variations produites par Edmond Bordage ou Louis Blaringhem sur des végétaux au moyen de mutilations :

> « Ce qu'il faut voir dans la mutilation, et que Bordage, puis J. Laurent ont aperçu, c'est le trouble apporté à la nutrition générale de la plante. La sève se heurte au niveau du pincement à une sorte de barrage, les substances qu'elle renferme se répartissent autrement qu'elles ne se seraient réparties ; les cellules se trouvent baigner dans des milieux différents des milieux habituels. Par suite, en effet, de l'afflux de liquide, les concentrations changent, telle substance se dissout ou se précipite suivant son coefficient de solubilité, des combinaisons et des décompositions s'effectuent, les états colloïdaux se forment, se déforment, se modifient…, d'une façon générale la constitution physico-chimique de l'organisme, son système d'échanges n'est plus ce qu'il était. Les variations observées en sont la conséquence nécessaire. Toute autre manière de comprendre semble actuellement impossible. »[276]

Ce type d'explication fut extrêmement commun chez les néolamarckiens français, et connut un réel succès durant toute la durée de ce courant. Indéniablement, et ce n'est pas une surprise, ce fut Félix Le Dantec qui le développa le plus, au point d'en faire le fondement de toute son œuvre théorique. Celle-ci repose, comme l'a fort justement noté P. Tort[277], sur la notion d'*assimilation fonctionnelle*. Cherchant sans relâche le critère de démarcation entre les êtres vivants et les corps bruts, Le Dantec crut le trouver dans cette capacité qu'ont les premiers à augmenter leur substance aux dépens de la matière du milieu. Cette propriété,

[275] J. Costantin, *La nature tropicale*, Alcan, 1899, p. 196.
[276] E. Rabaud, 1911, *op. cit.,* pp. 128-129.
[277] P. Tort, « Le Dantec Félix », in P. Tort (sous la direction de), 1996, *op. cit.*, pp. 2600-2604.

caractérisant en propre les vivants, fut appelée assimilation fonctionnelle[278]. Nous laissons à plus tard l'explication détaillée de sa théorie de l'assimilation fonctionnelle (3.1. et Chapitre 4, 2. 1.). Qu'il nous suffise pour le moment de noter qu'il s'agit d'une théorie de la vie exclusivement fondée sur l'idée d'une nutrition ininterrompue.

La fonction de la nutrition apparaît donc nettement comme étant d'autoriser le transfert des caractéristiques du milieu au sein de la substance vivante. Le milieu se modifiant sans cesse, l'organisme ne peut que le suivre dans cette évolution, ce qui l'amène à présenter des caractéristiques nouvelles au fur et à mesure du temps. Cette conception microévolutive, augmentée de l'immense durée des temps géologiques, doit suffire à expliquer l'apparition de nouveautés dans les trajectoires évolutives. Ainsi, selon Rabaud :

> « Toute variation morphologique représente donc, par essence, un aspect nouveau, traduit une constitution physico-chimique nouvelle de la substance vivante. Parmi ces variations, quelques-unes correspondent à un système d'échanges durable, elles se perpétuent dans la suite des générations. Sur ce point, l'expérience, aussi bien que l'observation biologique, apporte des faits incontestables. »[279]

Aussi l'expression bien connue de Ch. C. Gillispie, forgée pour qualifier les idées de Lamarck, nous paraît-elle être encore davantage appropriée aux thèses néolamarckiennes : pour ces biologistes, l'organisme vivant est littéralement toujours en train de *digérer* son propre milieu[280]. Dans un tel cadre de pensée, seule l'épigenèse apparaît acceptable, que ce soit au niveau individuel (ontogenèse) ou à l'échelle des temps géologiques (phylogenèse). L'une étant la simple continuation par hérédité de l'autre, la variation embryologique garantit la possibilité d'innovations évolutives. Avec insistance, les biologistes français militèrent donc continuellement pour une conception nettement épigéniste du développement embryonnaire. Néanmoins, il est indispensable de souligner les nuances qui existèrent entre leurs différentes conceptions du processus d'embryogenèse.

---

[278] L'idée et le terme se rencontrent dès le deuxième livre de Le Dantec, publié en 1896 (*Théorie nouvelle de la vie*, *op. cit.*) et furent proposées l'année précédente devant l'Académie des sciences.
[279] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 276.
[280] Ch. C. Gillispie, « Lamarck and Darwin in the history of science », in B. Glass, O. Temkin, W.L. Strauss Jr (éds), *Forerunners of Darwin, 1745-1859*, Baltimore, Johns Hopkins University Press, 1959, pp. 265-291. On lit page 276 (nous traduisons) :
« La philosophie de Lamarck, de ce fait, n'est pas une anticipation de celle de Darwin, mais un mélange d'idées déclinantes : une marche vers la perfection ; un principe organique d'ordre surmontant la nature brute ; un processus vital résultant de la digestion, par l'organisme, de son environnement ; »

En effet si tous furent, au moins jusqu'au début du XXe siècle, des partisans de l'épigenèse, il y eut des désaccords quant à la contrainte apportée par l'hérédité. Pour la plupart, celle-ci était bien réelle, et l'organisme n'était pas identifiable à une cire molle dans laquelle chaque caractéristique du milieu était susceptible de s'incruster. Le passé de l'espèce avait une incidence sur la plasticité actuelle de ses représentants. Malgré tout, le champ des possibles était encore suffisamment vaste pour assurer la possibilité d'évolutions nouvelles. Certains, comme E. Rabaud, réduisirent considérablement, mais pas *totalement*, le poids de l'hérédité dans le déterminisme de l'embryogenèse. Celle-ci, selon lui, pouvait réellement emprunter une gamme de directions extrêmement diverses, peu contrainte par la phylogenèse. C'est cette idée qui sous-tend tout son programme de recherche en tératogénie expérimentale et qui lui fit abandonner l'interprétation classique des malformations embryologiques. Mais lui aussi reconnut toujours que l'hérédité influence néanmoins la variation :

> « L'hypothèse d'Eimer [l'orthogenèse] renferme cependant une parcelle de vérité, comme il est assez fréquent dans toute hypothèse. Sans doute, il ne saurait être question de trouver dans les faits la démonstration d'une tendance interne ; tout au contraire, - il faut toujours y insister – nous incline à repousser ces tendances internes indépendantes de l'organisme, mais le dirigeant. Là ne réside pas, évidemment, la parcelle de vérité ; elle réside dans ce fait que l'organisme ne varie certainement pas, ne peut pas varier d'une façon absolument *quelconque*, qu'il est lié à un certain nombre de possibilités.
>
> Non, assurément, aucun organisme n'est susceptible, à un moment donné, d'un nombre *infini* de variations ; si plastiques puissent-ils être, les changements morphologiques qu'ils éprouvent se meuvent dans un cercle relativement étroit. »[281]

Il faut dire qu'accepter la possibilité d'une variabilité absolue des organismes revient à nier l'existence de l'hérédité. Pour le néolamarckisme, il s'agit là de la suppression d'une de ses conditions de possibilité, puisqu'il repose sur l'hypothèse d'une hérédité, certes suffisamment malléable pour être modifiée, mais aussi suffisamment puissante pour permettre le cumul intergénérationnel de ces modifications. Si l'hérédité est absolue, l'évolution néolamarckienne est impossible, si l'hérédité est nulle, elle l'est tout autant.

[281] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 289. Nous soulignons.

Voilà pourquoi nous aurions tendance à exclure Yves Delage du courant néolamarckien français. Bien que ses positions épigénistes le placent incontestablement à proximité immédiate de ce mouvement, le fait qu'il retira à l'hérédité quasiment toute action sur l'orientation du développement embryonnaire constitue un critère d'exclusion[282]. Pour cet auteur en effet, la *totalité* des caractéristiques adaptatives de l'adulte résulte *exclusivement* des déterminismes environnementaux de son embryogenèse :

> « L'erreur vient de ce que l'on a conclu à tort de l'*Adaptation ontogénétique* qui est très réelle à une *Adaptation phylogénétique* qui n'existe pas, au moins comme fait nécessaire et général. Les individus s'adaptent, régulièrement, sans interruption et dans tous leurs organes, sous l'influence de l'Excitation fonctionnelle ; les espèces ne s'adaptent pas ou ne s'adaptent qu'exceptionnellement, car leur adaptation ne pourrait provenir que de la fixation des adaptations individuelles et celles-ci ne sont qu'exceptionnellement héréditaires. »[283]

Il conclut plus loin que « *La Phylogénèse crée des organes sans égard à la fonction ; l'Ontogenèse* tire parti, comme elle peut, de ces organes et *les adapte aux fonctions nécessaires* »[284]. Sa théorie des « causes actuelles » fut pour cette raison soumise à critique, notamment de la part de Le Dantec[285], qui lui reprocha d'avoir fini à peu de chose près, par nier l'hérédité pour l'expliquer.

Nécessairement partisan de l'épigenèse, le néolamarckisme devait néanmoins laisser une place minimale à l'hérédité, sous peine de renoncer à se constituer comme une théorie de l'évolution réductionniste où la phylogenèse est une embryogenèse indéfiniment continuée. Toute la difficulté résultait dans l'appréciation de l'importance réciproque des phénomènes de plasticité et d'hérédité, et nous verrons (Chapitre 8, 3.) qu'il s'agit là de la difficulté logique majeure à laquelle la théorie néolamarckienne fut confrontée.

---

[282] L. Loison, « Yves Delage (1854-1920) et l'hétérogénéité du néolamarckisme français », *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la vie,* 2006, 2, pp. 143-168.
[283] Y. Delage, 1895, *op. cit.*, p. 828.
[284] *Ibid*., p. 831.
[285] Le Dantec consacre un chapitre entier à la critique de la théorie des causes actuelles de Delage dans son livre *Evolution individuelle et hérédité*, Alcan, Paris, 1898 (chapitre XXIII).
Celui-ci, comme beaucoup de ses collègues, attribuait à l'hérédité une part réelle du déterminisme développemental :
« Le problème de l'hérédité, que nous étudierons dans un chapitre ultérieur, peut se poser ainsi : Comment se fait-il qu'un œuf de hareng, se développant au milieu des hasards de la mer, donne naissance à un hareng ? Evidemment, il y a en lui quelque chose qui le distingue d'un œuf d'oursin, puisque les deux œufs, se développant dans des conditions similaires, donnent naissance à des animaux si dissemblables. C'est ce quelque chose d'inconnu que l'on peut appeler l'hérédité spécifique de l'œuf de hareng. »
F. Le Dantec, *Eléments…*, 1907, *op. cit.*, p. 33.

3. L'adaptativité de la variation, la question de la valeur explicative d'une théorie

Peut-être autant que l'explication de l'hérédité des variations acquises, la question de l'origine de l'adaptativité de celles-ci est considérée, depuis Weismann[286], comme un problème non pris en compte car non explicable par toute théorie lamarckienne de l'évolution[287]. Qu'un organisme réagisse aux conditions de son milieu, soit ; mais pourquoi les modifications induites sont-elles, le plus souvent, des adaptations aux variations environnementales ? Car rappelons-le, le néolamarckisme français, au moins à ses débuts, fut une théorie fonctionnaliste de l'évolution, ayant pour projet principal de rendre compte de la production des adaptations complexes exhibées par les êtres vivants. Un tel projet ne peut, d'un point de vue logique, se contenter de la simple hérédité de l'acquis en guise d'explication. Il faut aussi que les caractères acquis soient des améliorations, ce qui revient à postuler une hérédité des caractères *requis*. Quelle propriété mystérieuse des êtres vivants leur permettrait une telle finalité dans leurs transformations ?

Ce manque apparent et réel dans l'explication néolamarckienne encouragea, chez certains savants occidentaux, les postures vitalistes qui attribuaient à la vie une faculté propre d' « inventivité organique » ou de « réactivité adaptative ». Cette voie fut notamment empruntée par tous les biologistes néolamarckiens qui voulurent réconcilier l'évolution avec l'idée d'un Dieu créateur. Evidemment, il n'était pas question pour les biologistes français de résoudre de cette manière le problème de l'origine de l'adaptativité des transformations induites. Trois tentatives de solution furent apportées à cet épineux problème théorique.

---

[286] Weismann avait particulièrement insisté sur cette lacune explicative des théories néolamarckiennes, mais ne fut pourtant guère entendu. Cette critique des idées de Näegeli pose les mêmes questions aux conceptions françaises :
« Si l'on pouvait regarder réellement les réactions opportunes des organismes aux excitations, comme des caractères primitifs, et non comme des caractères acquis de l'organisme, cela ne suffirait pas encore pour expliquer le cas d'adaptation réelle. Naegeli cherche à expliquer quelques cas spéciaux, choisis par lui, avec le principe de « l'action directe ». Il considère l'épaisse toison des mammifères des climats froids, la robe d'hiver des animaux de la zone tempérée comme une réaction directe de « l'organe cutané » contre « l'action du froid », les « cornes, griffes, défenses des animaux, comme le résultat de l'excitation produite à l'attaque ou à la défense sur certaines parties de la surface du corps » (p. 144). C'est l'explication que donnait déjà Lamarck au commencement de ce siècle. Elle paraît encore admissible dans une certaine mesure, puisqu'en fait l'apparition par exemple d'une toison épaisse chez les mammifères de climat tempéré coïncide avec la saison des froids. Seulement la question est de savoir si la faculté de la peau de ces animaux de laisser pousser une plus grande quantité de poils à l'arrivée des froids n'est pas elle-même une qualité secondaire acquise, comme le verdissement de la rainette par l'excitation d'une grande lumière. »
A. Weismann, 1892, *op. cit.*, p. 350.

[287] Voir par exemple :
R. Dawkins, *L'horloger aveugle*, Robert Laffont, 1989 (1986), p. 346 et suivantes.
E. Jablonka, M. J. Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution*, Oxford University Press, 1999 (1995), chapitre 1 : *The legacy of Lamarckism*. Voir notamment la page 6.

3.1 L'explication nutritive directe et l'explication comportementale indirecte

La première solution, générale à la presque totalité des biologistes français, s'articule autour de trois propositions :

1. L'adaptation n'est pas aussi présente dans le monde vivant que ne le prétendent les néodarwiniens.
2. L'adaptativité résulte, en dernière analyse, de processus physiologiques liés à la nutrition des parties de l'organisme.
3. Le problème de l'adaptativité est acessoire, car la science consiste essentiellement à observer le comment des phénomènes (conditions de la variation) et non à vouloir saisir leur pourquoi (origine de l'adaptativité).

Costantin exprime parfaitement les deux premiers termes de cet ensemble lorsqu'il déclare :

> « Une nouvelle objection résulte, selon M. Weismann, de l'étude de l'adaptation elle-même. Il s'étonne de constater, chaque fois qu'il y a un changement dans les conditions de vie, que les modifications qui en découlent soient si parfaitement adaptées au milieu : cela ne peut s'expliquer, selon lui, que par l'intervention, depuis une longue série de siècles, d'adaptations de plus en plus perfectionnées par la sélection.
>
> D'abord, l'harmonie dans le monde est-elle aussi parfaite que veut bien le dire M. Weismann **[proposition n°1]**? Quand une Sagittaire produit des feuilles nageantes avec des stomates à la face inférieure, ce sont évidemment des organes qui n'ont pas de fonctions et qui ne devraient pas se produire. Cet exemple suffit pour nous édifier, car il peut être cité entre beaucoup d'autres. […]
>
> Malgré cela, il est bien certain que l'harmonie a une grande place dans l'univers et elle paraît inexplicable à M. Weismann par l'adaptation immédiate et brusque. Au fond, cette objection est fondée sur une méconnaissance complète des lois de la physiologie. Par le fait même que les conditions extérieures qui entourent un être sont changées, toutes ses fonctions se trouvent profondément altérées. Si l'on place une plante à l'obscurité, elle ne pourra plus produire de la chlorophylle, sa nutrition sera donc complètement modifiée ; comment s'étonner alors que sa forme et tous ses caractères changent ?

> Un être qui ne meurt pas à la suite d'un changement de milieu présente donc fatalement des transformations qui doivent s'accorder avec ce dernier, aussi bien dans la forme que pour les fonctions, sans quoi il mourrait. L'adaptation ne doit donc pas nous surprendre, elle est indispensable et imposée par les lois de la physiologie **[proposition n°2]**. »[288]

La troisième proposition résulte évidemment du positivisme, au sens comtien du terme, qui habita la biologie française durant toute la seconde moitié du XIXe siècle[289]. Pour beaucoup de ces savants la question de l'origine de l'adaptativité n'appartient pas totalement au domaine scientifique. Aussi en traitent-ils finalement assez peu. Il leur suffit de mettre en évidence, par des séries d'expérimentations contrôlées, le déterminisme actuel des transformations pour faire œuvre de science :

> « Quand nous nous plaçons dans des conditions données de milieu, nous voyons certaines modifications déterminées se produire. Il est bien certain que nous n'entendons pas dire que c'est le climat qui est la « cause » des changements ; la science ne poursuit pas la cause des phénomènes ; elle n'en recherche que le déterminisme. C'est bien en vertu des propriétés « intrinsèques et innées » que réagit la plante, mais la réaction ne se produit que si le végétal est placé dans des conditions physico-chimiques déterminées. C'est tout ce que nous avons voulu dire, et cette explication provisoire nous suffit. »[290]

Dans leurs écrits, cette question est donc extrêmement peu abordée, au point qu'il apparaît difficile, rétrospectivement, de comprendre si elle était éludée par positivisme ou si elle n'était tout simplement pas saisie par certains d'entre eux ; il est fort probable que les botanistes en particulier (Bonnier et Costantin) ne devaient pas en comprendre l'importance[291].

---

[288] J. Costantin, 1901, *L'hérédité…, op. cit.*, pp. 51-52.

[289] G. Canguilhem, « La philosophie biologique d'Auguste Comte et son influence en France au XIXe siècle », *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences concernant les vivants et la vie*, Vrin, 2002, pp. 61-80. Voir en particulier la page 71.
Dans la suite de notre travail, nous verrons que ce positivisme est à bien des égards la clef d'une meilleure compréhension du néolamarckisme français.

[290] J. Costantin, 1898, *op. cit.*, pp. 88-89.

[291] Pour se convaincre de la mauvaise compréhension de ce problème crucial, on pourra par exemple lire les pages suivantes, où Costantin, en voulant répondre à Weismann, donne à voir ses propres limites :
J. Costantin, 1901, *L'hérédité…, op. cit.*, pp. 51-55. Il s'agit d'une discussion sur l'origine des tropismes végétaux.

La deuxième tentative de solution au problème de l'adaptativité de la variation consista à se réapproprier une idée propre à Lamarck lui-même : par son comportement, l'animal, ou du moins l'animal supérieur, est capable de modifier ses actes dans le sens d'une meilleure adaptation aux conditions d'existence. La téléologie de la variation s'explique alors par la téléologie du comportement qu'autorise le développement du système nerveux central. Néanmoins, il faut s'empresser de noter que cette idée ne connut pas un développement important dans la biologie française de la fin du XIXe siècle.

Si Alfred Giard semblait l'indiquer, en 1889, lorsqu'il eut à caractériser les diverses facteurs de l'évolution[292] (il parle à ce propos de « réaction éthologique contre le milieu cosmique »), il la développa dans un sens bien particulier et très éloigné de l'acception lamarckienne originelle. Le terme « éthologie », chez ce naturaliste, ne renvoie pas aux objets d'étude de la discipline actuelle du même nom ; Giard est resté très allusif sur ce point, mais il semblerait que le sens qu'il lui prête serait assez bien rendu par l'expression « écologie physiologique »[293]. L'utilisation giardienne provient peut-être de celle qui avait été proposée avant lui par Isidore Geoffroy Saint-Hilaire dès 1862[294], mais elle ne reprend qu'une fraction limitée de la signification d'origine, et ne semble plus qualifier que l'ensemble des relations trophiques entre un organisme (animal ou végétal) et son milieu (biotique ou abiotique).

Contrairement à beaucoup de ses contemporains (notamment les botanistes), Giard ne réduisit pas les facteurs déterminants de la variation aux seuls paramètres abiotiques du milieu, mais il incluait également les relations trophiques symbiotiques et parasitaires dans cette catégorie. L'éthologie est précisément l'étude de ces facteurs[295].

Le phénomène qu'il baptisa *castration parasitaire* appartient à cette classe de facteurs primaires de l'évolution ; il s'agit de la déformation morpho-physiologique de l'hôte induite par la présence du parasite. Celle-ci peut être très profonde, ce que ses études nombreuses sur

---

[292] A. Giard, « Les facteurs de l'évolution », 1904*, op. cit.*, pp. 109-134 (1889).

[293] Dans un texte tardif daté de 1905, Giard admettait que ce qu'il entendait par *éthologie* était l'équivalent de ce que Haeckel comprenait sous l'étiquette *écologie* et de ce que Lankester appelait *bionomie*. Il continuait néanmoins de leur préférer ce premier vocable.
A. Giard, « L'évolution dans les sciences biologiques », 1911, *op. cit.*, pp. 113-114.

[294] I. Geoffroy Saint-Hilaire, *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, 1862, Tome III, p. 480 et suivantes. Giard lui-même nous invite à cette lecture : A. Giard, « L'évolution dans les sciences biologiques », 1911, *op. cit.*, p. 113.

[295] « Eclairée et mise en valeur par les doctrines transformistes, l'éthologie nous apparaît comme la science des équilibres réalisés à chaque instant entre les êtres vivants et les milieux cosmiques ou biologiques au sein desquels ils évoluent. Considérée à l'état statique, à un moment donné, toute forme organisée est fonction des autres êtres qui l'entourent et des conditions climatologiques, géologiques et orologiques, etc., de la partie de la terre où elle est placée.»
A. Giard, « L'éducation du morphologiste », 1911, *op. cit.*, p. 51 (1908).

les invertébrés marins avaient largement confirmé. Dans les cas les plus extrêmes, l'hôte perd totalement ses facultés génératrices, modification qui en général s'accompagne de profondes transformations morphologiques[296]. On le constate, on est loin ici des considérations lamarckiennes sur le besoin ; à aucun moment les facultés comportementales de l'animal ne sont mises à contribution pour orienter le fonctionnement organique dans une voie adaptative. Tout comme le végétal subit passivement les caractéristiques physico-chimiques du milieu, l'invertébré marin subit sans possibilité de réaction les relations trophiques imposées par le parasitisme. Ce type de réflexion ne permet donc pas l'explication de l'adaptativité de la variation.

Le seul qui fit du comportement animal une idée majeure dans une conception générale de la transformation organique fut Edmond Perrier, qui sur ce point comme sur plusieurs autres affichait ainsi sa proximité relative avec l'école néolamarckienne américaine[297], qu'il tint toute sa carrière dans une profonde estime. Perrier, conjointement à son collègue Giard, distingua en effet deux types d'effets engendrés sur les vivants par le milieu. D'une part, des effets directs, ceux dont nous venons de traiter, et qu'il nomma *allomorphoses* dans la préface à la seconde édition de son livre sur les colonies animales (1898). Les allomorphoses peuvent potentiellement concerner toute la gamme des êtres vivants, depuis les plus simples jusqu'aux plus complexes. D'autre part, il insista tout particulièrement sur les effets indirects produits par le milieu, qu'il nomma

---

[296] « Je ne puis insister ici, malgré l'intérêt qu'elle présente, sur l'étude approfondie que j'ai faite de la *castration parasitaire* (n° 196-209). On sait que sous cette désignation je comprends tous les phénomènes d'ordre morphologique ou physiologique qu'entraîne dans l'organisme d'un être vivant la présence d'un parasite qui, soit directement, soit indirectement, agit sur la fonction génitale de l'hôte considéré (cette action pouvant aller d'ailleurs de la castration complète à un simple affaiblissement de la puissance génératrice). Parmi les modifications dues à la castration parasitaire, les plus étonnantes à coup sûr sont celles qui atteignent les caractères sexuels secondaires, c'est-à-dire les attributs extérieurs des sexes. Sous l'influence d'un parasite, une femelle d'oiseau prendra le plumage du mâle ; un crabe mâle verra ses fortes pinces diminuer et sa queue s'élargir comme celle des femelles pour abriter non des œufs puisqu'il ne pondra pas, mais le parasite lui-même auteur de cette transformation. »
A. Giard, 1896, *op. cit.* p. 25

[297] L'évolution par *kinétogenèse* tint une large place dans les considérations des néolamarckiens américains. Ainsi, Cope (inventeur du terme) dans son ouvrage principal lui consacre un chapitre de 140 pages (Chapitre VI, in 1896), où il détaille nombre d'exemples censés soutenir cette idée. Il note par ailleurs fort justement que les auteurs européens ont en général privilégié l'adaptation directe (non médié par le comportement) dans leurs considérations sur les facteurs de l'évolution :
« Les auteurs européens, en partie du fait de leur situation moins favorable en ce qui concerne l'accès aux preuves paléontologiques, n'ont pas contribué autant que les Américains à la doctrine de la bathmogenèse [bathmogenesis]. Néanmoins, Spencer, Cunningham, Henslow et d'autres en Angleterre ont soutenu cette doctrine, Giard et Edmond Perrier en France, Semper, Eimer et d'autres en Allemagne, l'ont principalement développé dans leurs écrits sous son aspect physiogénétique [*i. e.* adaptation directe]. »
E. D. Cope, 1896, *op. cit.*, p. 527. Nous traduisons.

automorphoses[298] ; c'est alors l'animal supérieur, par le truchement d'un comportement orienté, qui est capable d'incliner ses habitudes et donc de produire sa propre conformation :

> « Etant données les substances vivantes et leur faculté fondamentale de se nourrir et de se multiplier sous forme de plastides, eux-mêmes capables de se modifier et de transmettre leurs modifications à leur descendance, le milieu extérieur est sans doute la cause déterminante de toutes les modifications que peuvent présenter les organismes. Mais ce milieu peut agir, soit directement, soit indirectement. Directement quand il ne provoque, au sein des substances protoplasmiques, que des modifications chimiques, telles que la formation de la chlorophylle et des pigments, ou qu'une suractivité de la nutrition aboutissant, par exemple, à une croissance plus rapide soit de l'organisme tout entier, soit de tel ou tel organe **[compréhension classique dans le cadre du néolamarckisme français]**. Indirectement, quand la stimulation du milieu provoque de la part de l'organisme une réaction qui paraît être la cause de la modification, comme dans tous les cas rattachés par Lamarck à l'*usage* ou au *défaut d'usage* des organes **[idée propre de Perrier]**. On peut distinguer ces deux ordres de modification, malgré leur point de départ commun, et les désigner chacun par un nom ; les premiers seront des *allomorphoses*, les seconds des *automorphoses*. Un organisme à réactions externes très limitées, comme celui d'un végétal, ne paraîtra présenter que des allomorphoses. Au contraire, les automorphoses apparaîtront d'autant plus nettement caractérisées que, par le développement de la sensibilité et de la volonté, l'organisme sera plus capable de se soustraire à l'action du milieu, comme cela a lieu chez les animaux supérieurs. »[299]

A la différence de Giard, Perrier développa cette idée tout au long de son œuvre, et essaya de montrer comment cette capacité propre à certains métazoaires fut décisive dans leur évolution tardive[300]. Il appela à réévaluer ce mode d'action du milieu, largement ignoré dans la biologie mécaniste française, et invita à plusieurs reprises ses collègues (comme Le Dantec) à ne pas dénigrer les propositions des néolamarckiens amércains[301]. C'est que doté de ce

---

[298] L'emprunt à Lamarck est explicité :
« Ces exemples montrent combien Lamarck avait raison de faire intervenir les besoins, parmi les causes de l'évolution organique dans le règne animal. Il leur attribuait seulement une influence trop exclusive. »
E. Perrier, Préface à la seconde édition du livre sur *Les colonies animales*, Masson, 1898, p. XXI.

[299] *Ibid.*, pp. XVI-XVII.

[300] On pourra consulter notamment E. Perrier, *La fixation héréditaire des attitudes avantageuses*, Iéna, 1902.

[301] « Lorsqu'on a cherché à expliquer les formes des animaux on s'est adressé en général, pour en trouver les causes, soit à la variation spontanée accidentellement avantageuse et fixée par l'hérédité ; soit à une action du milieu extérieur dont le mécanisme est presque toujours demeuré indéterminé. L'action de l'animal sur lui-même qui avait été invoquée dès le début de ce siècle a été au contraire négligée ; les travaux de l'école américaine néo-lamarckienne, ceux de Cope en particulier ont montré en ce qui concerne les vertébrés terrestres quel parti on en peut tirer. Ce parti est plus grand qu'on ne l'imagine d'ordinaire et l'influence de l'animal sur son propre

mécanisme, son transformisme expliquait davantage que celui de ses collègues l'adaptativité des variations, au moins pour les animaux suffisamment élaborés. Mais il faut reconnaître que la voie indiquée par Perrier ne fut guère empruntée par les autres néolamarckiens. Voir dans le besoin psychologique un facteur majeur de l'évolution répugnait à ces biologistes matérialistes, qui n'eurent que peu de considération pour les variantes américaine ou allemande de ces conceptions[302]. Perrier resta donc une exception, et s'il était nécessaire d'indiquer comment il apporta une tentative de solution à la question de l'adaptativité de la transformation, il faut aussi souligner que celle-ci ne fut jamais intégrée au néolamarckisme français.

Une troisième solution fut produite, en dehors de toute considération psychologique ou comportementale, par l'ultra-matérialiste Le Dantec. Celle-ci correspond à l'explicitation des mécanismes de ce que Perrier appelait les allomorphoses (l'action des facteurs primaires de Giard). Même si elle fut l'œuvre propre de Le Dantec, cette idée eut un certain succès chez les autres néolamarckiens, et révèle donc davantage que celle de Perrier, le fonds théorique de cette pensée[303]. Le point le plus intéressant pour l'historien est de constater que le raisonnement qu'il élabora pour résoudre cette difficulté s'apparente en tout point à un raisonnement rigoureusement darwinien.

---

corps apparaît surtout lorsqu'il s'agit d'attitudes habituelles, prises par lui, sans l'influence du simple sentiment du bien-être quel les lui procurent. Ces attitudes sont fixées par l'hérédité et reproduites transitoirement, au cours du développement, lorsque l'animal a adopté par la suite une autre attitude, d'une manière définitive. »
Ibid., p. 1.
Les conceptions de Perrier doivent certainement beaucoup à celle de Cope, ses notions d'allomorphose et d'automorphose sont strictement identiques à celles de physiogenèse et de cinétogenèse chez Cope.

[302] Par exemple chez Caullery :
« Il faudrait mentionner aussi une forme très spéciale et hétérodoce du néo-lamarckisme, qui s'est manifestée surtout en Allemagne, le *psycho-lamarckisme* ; il est basé sur la conception d'un principe vital d'ordre psychique, auquel serait due l'orientation des variations dans un sens adaptatif. Les partisans de cette doctrine peuvent trouver dans le texte littéral de la *Philosophie zoologique* des expressions qui la justifient ; mais elle n'en est pas moins en contradiction avec les tendances fondamentales de Lamarck et ne reflète que l'insuffisance des connaissances de l'époque. Il n'est pas douteux qu'actuellement Lamarck en ferait justice, ses conceptions étant d'orientation purement mécaniste. »
M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 249.

[303] Costantin et Giard notamment semblaient en accepter le principe :
A. Giard, « Les tendances actuelles de la morphologie et ses rapports avec les autres sciences », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1905, 39, p. 470.
J. Costantin, 1901, *L'hérédité…, op. cit.*, p. 84.

3.2 L'assimilation fonctionnelle : lamarckisme macroscopique, darwinisme microscopique

Pour Le Dantec, un plastide (une cellule) peut être déclaré comme doué de « vie élémentaire manifestée » dès qu'il apparaît comme augmentant sa propre masse protoplasmique aux dépens de matériaux puisés dans son milieu de vie. Il fit de cette proposition, dès 1895[304], le critère de démarcation entre les corps bruts et les êtres vivants. Les premiers ne sont impliqués que dans des réactions chimiques classiques de transformation, du type A + B → C + D. Les seconds, lorsqu'ils sont en train de vivre, sont au contraire susceptibles d'augmenter la quantité de leurs constituants chimiques. Il formalisa cette idée sous la forme d'une équation, baptisée *équation de la vie élémentaire manifestée*[305] :

$$a + Q = \lambda a + R$$

Dans cette équation, *a* symbolise les substances plastiques du protoplasme, *Q* correspond à un milieu favorable à la vie de ces substances, *R* représente le milieu *Q* modifié et λ est un coefficient strictement supérieur à 1.

La simplicité de cette équation ne doit pas conduire le commentateur à se méprendre sur la fonction que Le Dantec lui avait assignée. Pour ce dernier également, il s'agissait là d'un formalisme insuffisant et provisoire, et qui d'ailleurs n'était la traduction que des processus globaux à l'œuvre dans la cellule, une sorte d'*équation-bilan de la vie*. Cette équation est bien présentée comme une « résultante »[306], somme algébrique d'un ensemble vaste et complexe de synthèses métaboliques. Ce pouvoir autocatalytique propre à la vie repose, en dernière analyse, sur les propriétés particulières des substances plastiques du protoplasme. Ces particularités, néanmoins considérées comme ne contrevenant pas aux lois de la physique et de la chimie, étaient traitées à la manière d'une « boîte noire ». Il fallait en accepter la réalité, sans pour autant prétendre, en tout cas à ce moment, être en mesure de les expliquer :

---

[304] F. Le Dantec, « L'Assimilation fonctionnelle », *C.R.Ac.Sci*, 1895, 121, pp. 950-953.
[305] Une version déjà très aboutie de sa théorie est proposée en 1896 dans son livre *Théorie nouvelle de la vie*. Il développera et reprendra ses idées dans la presque totalité de ses ouvrages postérieurs (voir en particulier *Eléments de philosophie biologique*, 1907).
[306] F. Le Dantec, 1896, *op. cit.*, p. 108.

> « La chimie ne nous a pas encore appris la structure moléculaire des substances plastiques des plastides vivants ; nul doute que sa découverte nous explique le phénomène d'assimilation. »[307]

Le concept d'*assimilation* caractérise donc cette propriété particulière de la matière vivante qui, lorsqu'elle est placée dans un milieu convenable (ce que Le Dantec appelle « condition n°1 »), voit sa quantité augmenter. A l'inverse, lorsqu'un plastide est placé dans des conditions de milieu défavorables (« condition n°2 »), il réagira chimiquement avec celui-ci, et sera progressivement détruit. La succession ininterrompue de ces deux états, celui d'assimilation et celui de destruction, constitue ce qu'il appelle l'*assimilation fonctionnelle*. Cette caractérisation de la vie par la nutrition n'est, loin s'en faut, pas une idée propre à Le Dantec (Chapitre 4, 2. 1.). Néanmoins, elle prend chez cet auteur une forme particulière qui l'autorisait à réintroduire certaines explications d'allure résolument lamarckienne.

En effet, en opposition directe et explicite avec la lecture qu'il faisait des lois établies par Claude Bernard[308], Le Dantec affirma que les périodes d'assimilation n'étaient pas propres aux moments de repos fonctionnel des cellules et des tissus, mais qu'elles s'établissaient au contraire durant les phases de fonctionnement, comme l'indique d'ailleurs la forme de l'équation de la vie élémentaire manifestée qu'il proposa et le nom qu'il lui donna. A l'inverse, s'il n'y a pas fonctionnement, c'est que le plastide ne se trouve pas dans les conditions propices à l'assimilation, ce qui conduit progressivement à sa destruction chimique. Par où l'on retrouve, par le détour d'un raisonnement chimique réductionniste, l'idée si lamarckienne que la fonction crée l'organe, ou en tout cas le développe. Notons que ce démenti apporté à l'idée bernardienne lui valut quelques oppositions farouches, et notamment celle du physiologiste Alfred Dastre, élève de Claude Bernard[309].

---

[307] *Ibid.*, p. 111.

[308] « De cette loi de l'assimilation fonctionnelle, découle immédiatement une conclusion capitale :

Les machines que l'homme construit s'usent en fonctionnant ; aussi ne se construisent-elles pas elles-mêmes, tandis que *le contraire a lieu pour les êtres vivants*. Le principe de la destruction fonctionnelle de Claude Bernard empêche de concevoir la synthèse morphologique ; si la glande s'usait en sécrétant, il n'y aurait pas de glandes ; si le muscle s'usait en se contractant, il n'y aurait pas de muscles ; si les corps vivants se détruisaient en vivant, il n'y aurait pas de corps vivants. »

F. Le Dantec, 1896, *op. cit.*, p. 252.

[309] On consultera A. Dastre, 1907, *op. cit*.

Quant aux inspirations propres de Le Dantec, si pour l'instant l'on restreint l'analyse à sa seule philosophie biologique, nul doute que les idées de son maître Alfred Giard[310] et ses propres travaux de thèse ont dû jouer un rôle important dans l'élaboration de ses conceptions[311]. Dans ses premières recherches en effet, conduites sous la direction d'Elie Metchnikoff à l'Institut Pasteur, le jeune Le Dantec (à peine 22 ans lorsqu'il soutient sa thèse, le 14 mars 1891) s'était attaché à la compréhension des mécanismes de la digestion intracellulaire chez certains protozoaires[312]. Ses travaux venaient évidemment trouver leur place dans le développement des premières recherches sur la phagocytose, phénomène récemment révélé par Metchnikoff[313].

L'originalité de Le Dantec réside plutôt dans sa manière d'envisager ce qui arrive lorsque le plastide vivant est placé dans un milieu qui ne lui permet plus de réaliser l'assimilation (soit la « condition n°2 »). Cette question fut développée en détail dans deux livres successifs : *Bactéridie charbonneuse, assimilation – variation – sélection* (1897) et *Evolution individuelle et hérédité* (1898).

Lorsqu'un plastide est continuellement dans un milieu favorable (condition n°1), l'assimilation se produit sans discontinuer de telle sorte que les substances plastiques néosynthétisées sont exactement les mêmes, et dans des proportions identiques, que celles contenues à l'origine dans le protoplasme. Mais si le milieu vient à varier, que ce soit du fait d'un changement extérieur à l'association milieu/organisme (A x B) ou par l'accumulation excessive de déchets métaboliques résultant de l'activité de cette association, alors le plastide

---

[310] Dès 1877, celui-ci déclarait que « les matière albuminoïdes qui par leur réunion donnent naissance à un protoplasme, c'est-à-dire à une matière vivante, sont susceptibles de se régénérer aux dépens du milieu dans lequel elles sont placées au fur et à mesure que les manifestations dynamiques qu'elles produisent donnent naissance à des excréta rejetés dans ce milieu. »
A. Giard, 1877, *op. cit.*, pp. 6-7.

[311] Le Dantec confirme :
« L'illustre Metchnikoff vint s'installer au laboratoire de Pasteur, au moment même où j'y étais nommé préparateur ; il était alors rempli de l'idée de la phagocytose, idée qu'il avait tirée de la zoologie et de l'embryologie, mais qui l'amena à abandonner ces deux sciences pour la pathologie ; il me confia l'étude du phénomène correspondant chez les protozoaires, la digestion intracellulaire des proies capturées par ces petits animaux, dont quelques-uns, masses de gelée informe, représentent la vie sous son aspect le plus rudimentaire. Je trompais l'attente du savant russe, et négligeai immédiatement le côté pratique des études pour l'interprétation théorique des résultats observés. J'étais peu soucieux de savoir si une espèce d'amibe digérait la cellulose, une autre pas ; mais je fus très heureux de pouvoir m'expliquer à moi-même, sans faire intervenir aucune propriété *vitale*, le phénomène premier de la nutrition. »
F. Le Dantec, *L'athéisme*, 1906, *op. cit.*, pp. 13-14.

[312] F. Le Dantec, *Recherches sur la Digestion intracellulaire chez les Protozoaires*, Lille, Imprimerie L. Danel, 1891. Le président du jury fut Gaston Bonnier, et un des examinateurs Alfred Giard. Le Dantec dédicace sa thèse à Louis Pasteur.

[313] E. Metchnikoff, « Sur la lutte des cellules de l'organisme contre l'invasion des microbes », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1887, 1, pp. 321-336.

se retrouve dans la condition n°2, l'assimilation s'arrête. Le plastide réagit chimiquement avec le milieu, ce qui peut entraîner sa destruction ou sa variation (destruction partielle) :

> « Soient, dans le cas le plus général, a, b, c, d, e, f, les substances plastiques d'un plastide donné A. La condition n°2 détruira ces substances (ou au moins quelques-unes d'entre elles), et les transformera en d'autres substances a', b', c', d', e', f', dont l'ensemble sera le cadavre de A ; ce cadavre aura le plus souvent conservé la forme spécifique qui caractérise A, à cause surtout des substances R solides encroûtant le plastide. Dans tous les cas, le plastide A, tel qu'il était rigoureusement défini par la nature et les proportions quantitatives de ses substances plastiques, *n'existe plus*. Il y aura à sa place une masse nouvelle de substances a', b', c', d', e', f' qui, le plus souvent, ne sera pas un plastide. L'observation prouve cependant que, dans certains cas, cet ensemble constitue un nouveau plastide capable de trouver sa condition n°1 dans le milieu où le premier était à la condition n°2. Le plastide disparu sera alors remplacé par un plastide nouveau qui lui succédera sans interruption en tant que masse séparée du milieu ambiant ; c'est pour cela qu'on dit que le plastide A *a varié* et s'est transformé en un plastide A' qui est adapté au milieu. »[314]

En termes modernes, l'idée de Le Dantec est la suivante : dans un nouveau milieu, la reproduction différentielle de certaines substances plastiques au détriment d'autres entraîne le changement de leurs proportions relatives. En bref, il y a sélection naturelle des substances les plus aptes en fonction des milieux rencontrés par le plastide. C'est donc bien, selon les termes mêmes de l'auteur, la « sélection [qui] guide la variation et en fait une adaptation au milieu »[315]. En appliquant le « principe de Darwin » aux niveaux d'échelle inférieurs à l'individu-organisme, Le Dantec veut expliquer l'adaptativité des variations nécessaire aux théories néolamarckiennes :

> « Vous voyez donc que le langage des néo-Darwiniens, appliqué aux plastides isolés, conduit au langage des néo-Lamarckiens quand on passe des plastides aux êtres supérieurs qu'ils composent. Les variations quelconques pour le plastide, sont triées par la sélection dans l'intérieur des organismes de telle manière que les actes des organismes soient adaptés et par suite aussi les variations qui en résultent. »[316]

---

[314] F. Le Dantec, 1898, *Evolution…*, *op. cit.*, p. 20.
[315] *Ibid.*, p. 42.
[316] F. Le Dantec, *Lamarckiens et Darwiniens,* Paris, Alcan, 1899, p. 35.

En appliquant l'explication sélectionniste à l'échelle du plastide (variations infra-plastidaires triées par le milieu) ou à l'échelle de l'organisme (variations plastidaires triées par le milieu), Le Dantec dispose d'un mécanisme totalement matérialiste, ce qui lui permet notamment de s'opposer aux « néo-Lamarckiens [comme ceux de l'Ecole américaine] qui voient dans cette adaptation profitable le résultat d'un effort intelligent de l'espèce elle-même »[317]. Comme l'a récemment noté S.-J. Gould[318], l'application du schème darwinien à d'autres niveaux que celui de l'individu-organisme semble effectivement avoir émergé à la fin du XIXe siècle, comme réponse à un certain nombre de problèmes que la théorie classique ne semblait pas à même de résoudre. Néanmoins, parmi les auteurs mentionnés par Gould (Wilhelm Roux, Weismann, de Vries, etc.), on ne retrouve aucun biologiste néolamarckien, et pour cause. D'ailleurs, l'appartenance même de Le Dantec au camp néolamarckien ne mérite-t-elle pas, d'un point de vue épistémologique plus qu'historique, d'être questionnée ? Nous y reviendrons.

Dans l'élaboration de cette explication darwinienne de la variation de l'organisme, deux scientifiques ont probablement eu une influence déterminante sur la pensée de Le Dantec : Wilhelm Roux et Elie Metchnikoff. Le premier produisit une théorie du développement embryonnaire fondée sur la « lutte des parties » de l'organisme. L'atteinte d'un état adulte adapté au milieu apparaît alors comme la résultante d'une sélection interne à cet organisme[319]. L'influence de Roux sur les idées de Le Dantec fut reconnue par un certain nombre de ses contemporains. Par exemple, on lit chez Delage :

> « L'idée de la « lutte des parties » de Roux a exercé sur Le Dantec une influence visible ; nous en trouvons la trace dans son exposé de la vie des plastides, unités vivantes élémentaires : elles rivalisent pour des meilleures conditions d'assimilation, le milieu n'agissant pas sur toutes également, et les plus aptes seules persistent. Une sélection naturelle s'exerce ainsi entre les ultimes parties de l'organisme, amenant comme résultat l'adaptation directe de l'organisme à son milieu : l'idée darwinienne transportée dans la profondeur des tissus aboutit à la fin à une conclusion lamarckienne. »[320]

Elie Metchnikoff, qui dirigea les premiers travaux expérimentaux de Le Dantec, avait lui aussi, de par sa théorie de la phagocytose, été conduit à réfléchir sur les différents

[317] F. Le Dantec, *Evolution…*, 1898, *op. cit.*, p. 42.
[318] S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*, page 282 et suivantes notamment.
[319] Voir par exemple Gould, 2007, *op. cit.*, page 299 et suivantes.
[320] Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 274.

processus qui prennent place *à l'intérieur* de l'organisme et qui sont capables d'en modifier la structure. En 1892, quelques mois après que son élève eut soutenu sa thèse, il publia un article important dans lequel il reconnut explicitement placer ses travaux à la suite des théories formulées par Wilhelm Roux. Selon lui, la principale insuffisance de l'explication de Roux résidait dans l'absence d'une caractérisation précise des propriétés mises à contribution dans la lutte entre les parties. C'est ce point particulier qu'il espérait compléter grâce à sa théorie de la phagocytose :

> « La question de savoir quelles sont les différences précises entre les cellules vaincues et celles qui emportent la victoire n'a été abordée par M. W. Roux qu'en passant. Il pense que les cellules douées d'une plus grande irritabilité sont en même temps les plus capables d'attirer les liquides nutritifs et par conséquent de remporter la victoire sur leurs concurrentes. Cette irritabilité exagérée amène en même temps un accroissement fonctionnel des cellules victorieuses. […] Les recherches multiples de ces dernières années ont dévoilé le mécanisme de cette lutte, qui s'opère d'une façon beaucoup plus simple qu'on ne pouvait le supposer d'après la conception de M. W. Roux.
>
> L'organisme de la grande majorité des animaux renferme une multitude de cellules qui ressemblent à des êtres des plus simples, comme les amibes, et qui sont capables de dévorer des corps solides, parmi lesquels beaucoup de cellules de l'organisme même dont ils font partie. Ces *phagocytes* détruisent tous les éléments qui ont été affaiblis par une cause quelconque, mais ne touchent pas aux cellules possédant leur vigueur entière. »[321]

De la même manière que son élève quelques années plus tard, Metchnikoff revendiqua la possibilité d'expliquer la variation adaptative lamarckienne à l'échelle de l'organisme grâce à l'existence d'une sélection se déroulant aux échelles inférieures, et dont les cellules phagocytaires étaient les artisans :

> « L'action phagocytaire, utile dans la majorité des cas, a dû être élaborée et renforcée par la sélection naturelle. Ce dernier facteur a dû jouer un rôle même dans les atrophies : la matière des parties frappées d'inaction, lorsqu'elle est dévorée par les phagocytes, peut servir à un usage meilleur qu'à la construction des organes inactifs. *Le principe de transformisme de Lamarck n'a donc*

[321] E. Metchnikoff, « La lutte pour l'existence entre les divers parties de l'organisme », *Revue scientifique*, 1892, 30e année, pp. 322-323.

rien qui ne puisse rentrer dans la loi générale de la sélection naturelle. »[322]

Le Dantec n'eut qu'à pousser plus loin le raisonnement sélectif, l'appliquant également aux entités, les substances plastiques, qui se reproduisent à l'intérieur même des cellules. De cette façon il s'autorisait à pouvoir expliquer la variation adaptative d'espèces unicellulaires, matériel qui constitua la base de ses premières recherches expérimentales.

Si l'on se penche à nouveau sur la place des idées de cet auteur dans l'espace épistémologique des théories explicatives de l'évolution, il convient, au risque de se méprendre, de distinguer deux aspects dans ses spéculations. D'une part, l'explication darwinienne qu'il produit ne concerne que la question de l'adaptativité des transformations individuelles, leur transmission, elle, reste inéluctablement liée au processus d'hérédité des caractères acquis. Cela seul peut suffire, d'un point de vue épistémologique, à le placer dans le camp des néolamarckiens (ce qui valide le jugement produit par l'histoire)[323]. D'autre part, si l'on s'attache à caractériser la manière dont il mobilise le raisonnement darwinien, on comprend que l'explication sélectionniste microscopique revêt, à ses yeux, une valeur scientifique moindre que l'explication lamarckienne macroscopique. Expliquons-nous.

Très tôt, au moins dès 1896 (il est alors âgé de 27 ans), Le Dantec voulut appliquer l'explication sélectionniste à des niveaux d'échelle inférieurs à l'organisme, ce qui allait plus tard le conduire à revendiquer la possibilité d'une synthèse entre les principes de Darwin et ceux de Lamarck. Mais à la différence de beaucoup d'autres néolamarckiens (parfois tacites), cette tentative de synthèse ne consistait pas dans l'ajout du facteur darwinien à des variations lamarckiennes, comme par exemple chez A. Giard[324]. Bien au contraire, comme nous l'avons vu, il s'agissait d'une synthèse qui se proposait de voir l'un des principes (celui de Lamarck) comme la résultante de l'autre (celui de Darwin). Dans un cas, les deux mécanismes conjuguent leurs effets car ils sont efficaces à la même échelle du vivant (l'organisme au sein d'une population), dans l'autre ils se trouvent dans un rapport d'engendrement car ils s'appliquent à des échelles différentes.

---

[322] *Ibid*., p. 326. Nous soulignons.

[323] Si l'on prend un exemple bien plus récent, ce qui fait de la théorie proposée en 1979 par l'immunologiste E.J. Steele une théorie néolamarckienne, ce n'est pas l'idée qu'il existe une sélection somatique, mais d'abord que l'issue de celle-ci peut se répercuter sur le germen, via d'hypothétiques vecteurs intracellulaires susceptibles de transporter les ARN transcrits.
E. J. Steele, *Somatic Selection and Adaptative Evolution*, *On the Inheritance of Acquired Characters*, Toronto, 1979.

[324] A. Giard, « Les facteurs de l'évolution », 1904, *op. cit.*

Or, pour Le Dantec, la loi synthétique lamarckienne de description des transformations est *supérieure* à la loi analytique darwinienne. Prenant ses distances vis-à-vis des processus causaux réellement à l'œuvre dans la nature objective, il trouve que la « narration lamarckienne » - pour reprendre ses propres termes -, du point de vue de la compréhension humaine, est plus *explicative* que celle nécessitant la mise en jeu du schème darwinien. A cet égard, la préface qu'il rédigea en décembre 1912 à la seconde édition de son livre *Evolution individuelle et hérédité* (1898) est particulièrement éclairante. Après avoir réaffirmé sa volonté d'associer les principes de Lamarck et de Darwin[325], preuve qu'il conserva cet objectif tout au long de sa carrière[326], il explique qu'il est courant, dans les sciences de la nature, qu'une loi macroscopique vienne opérer la synthèse de descriptions de phénomènes s'effectuant à des échelles inférieures. Le désordre apparent à l'échelle microscopique est susceptible d'engendrer un ordre à l'échelle macroscopique, et peut donc donner lieu à sa rationalisation sous la forme d'une loi déterministe. Prenant des exemples à l'extérieur des sciences du vivant, Le Dantec précise :

> « Les physiciens ont donné l'exemple de cette méthode qui consiste à découvrir les lois des phénomènes se passant à une échelle donnée en partant du chaos réalisé à une échelle inférieure ; par exemple, la loi de Mariotte est une conséquence directe de la théorie cinétique des gaz, dans laquelle on attribue des propriétés tout à fait chaotiques aux molécules gazeuses. La loi des grands nombres, nécessité arithmétique dont Bernouilli a donné l'explication, permet

[325] « Je n'ai d'ailleurs pas à regretter d'avoir fait du darwinisme avec une âme de lamarckien inconscient, puisque cela m'a permis, alors que je voulais seulement me mettre en règle avec moi-même, de mettre d'accord dans le principe les deux grandes écoles évolutionnistes. Ce résultat que j'ai obtenu dans ce livre, un peu sans m'en douter, je l'ai développé depuis dans plusieurs ouvrages [voir *Lamarckiens et Darwiniens*]. Je n'y suis pas arrivé, je l'avoue, en suivant à la lettre le système de Darwin, mais en appliquant son langage à des cas que n'avait pas envisagés l'illustre savant anglais. Darwin avait en effet limité l'emploi de la sélection naturelle à la narration de l'histoire des individus, du type de l'homme et des mammifères considérés comme unités indivisibles dans l'histoire du monde. On verra que j'ai au contraire appliqué le langage darwinien à l'histoire des éléments constitutifs de l'animal supérieur, aux cellules ou éléments histologiques composant les vertébrés. Je suis même allé plus loin dans cette voie, et j'ai été amené à considérer que les cellules ne sont pas les plus petits éléments vivants entre lesquels choisit la sélection naturelle ; j'en suis venu à appliquer la sélection naturelle aux éléments constitutifs des cellules, à ce que j'ai appelé depuis « les plus petits ouvriers de l'assimilation ». Alors, pourvu que ces petits éléments aient la propriété fondamentale de vie élémentaire, l'être qui en est composé, même s'il se réduit à une simple cellule, peut être l'objet d'une adaptation *individuelle* du genre lamarckien, uniquement parce que la sélection naturelle s'exerce entre ses plus petits éléments constitutifs variant au hasard. »
F. Le Dantec, *Evolution individuelle et hérédité,* préface de la 2e édition, Alcan, 1913, pp. V-VI.

[326] Nous contestons donc le jugement porté par A. Diarra, qui voit une coupure dans la pensée de cet auteur :
« Le livre *Lamarckiens et darwiniens*, est intéressant, surtout les quatre premirers chapitres qui semblent privilégier l'explication darwinienne de la formation des espèces, ce que l'on ne retrouvera pas dans l'œuvre de Le Dantec. »
A. Diarra, in J. Roger, 1979, *op. cit.*, pp. 409-410.

> de passer sans peine de l'idée de hasard à celle de loi ; il n'y a pour cela qu'à monter un degré de l'échelle des grandeurs. »[327]

Et pour lui, incontestablement, une loi synthétique est supérieure à une loi analytique ; elle signe l'atteinte d'un stade plus abouti dans l'édification de la connaissance scientifique :

> « A ce propos, je dois faire une remarque très générale. Les méthodes analytiques sont sans doute indispensables au début de toutes les sciences ; elles constituent, à proprement parler, la méthode d'investigation scientifique ; mais elles n'ont donné leur résultat que lorsqu'elles ont conduit à des synthèses, on ferait ce que font d'ordinaire les philosophes qui ignorent le détail des faits ; on arriverait fatalement à l'anthropomorphisme, au mysticisme, au spiritualisme. La synthèse initiale est dangereuse ; mais l'analyse pure est stérile ; l'analyse ne devient féconde que lorsqu'elle a conduit à des synthèses qui servent ensuite de point de départ pour des investigations ultérieures. »[328]

Bien que la synthèse initiale soit « dangereuse », Lamarck est néanmoins venu avant Darwin, comme le note Le Dantec. Voilà pourquoi, selon lui, il n'a pas été compris. Mais désormais, rien n'empêche plus de reconnaître la puissance de la loi lamarckienne d'*habitude*, puisque celle-ci est en fait la résultante de processus darwiniens microscopiques. Cette loi plus générale est ainsi jugée plus explicative. Dans d'autres écrits, Le Dantec confirme :

> « On voit, par ce seul exemple, combien de faits biologiques complexes on énonce implicitement en disant qu'un organisme a acquis une habitude. Dans beaucoup de cas, nous savons constater l'habitude acquise sans pouvoir pénétrer dans le détail du processus de son acquisition ; la loi d'habitude est véritablement une loi globale qui nous permet de dire des choses vraies sans faire d'hypothèses risquées ; elle ne nous dispense pas de faire des recherches ultérieures pour comprendre l'intimité des phénomènes ; mais elle nous permet, dans beaucoup de cas, de prévoir des particularités dont la connaissance nous est précieuse ; »[329]

Aux yeux de Le Dantec, une loi synthétique générale est donc supérieure, du point de vue de la connaissance, à l'explication analytique des phénomènes qui la sous-tendent. Une telle posture étonne évidemment, d'autant plus que le néolamarckisme français était

---

[327] F. Le Dantec, *Evolution individuelle et hérédité,* préface de la 2e édition, Alcan, 1913, p. VI.
[328] *Ibid.*, p. VII.
[329] F. Le Dantec, *Introduction à la pathologie générale*, Alcan, 1906, pp. 133-134.

indéniablement porté par un esprit réductionniste. Et d'ailleurs, sur ce point particulier, il faut noter que Le Dantec prit le contre-pied exact de son maître Giard. Celui-ci avait en effet proposé une description inverse, et plus classique, des rapports entre lamarckisme et darwinisme ; pour sa part, ce qui caractérisait le darwinisme, « c'est la méthode d'investigation globale qu'a employée Darwin. Il a procédé comme les économistes et les statisticiens – aussi comme les physiciens créateurs de la théorie cinétique des gaz, qui ne s'occupaient guère des rapports de molécule à molécule »[330]. Le transformisme expérimental était bien né de cette volonté de s'occuper des processus mécaniques produisant la variation ; soit une tentative de caractérisation des causes réelles de l'évolution.

Deux explications peuvent être avancées pour rendre compte de la posture épistémologique surprenante de Le Dantec. Celles-ci permettent d'apprécier des traits généraux du néolamarckisme français, bien qu'ils furent incarnés de manière singulière dans les thèses de ce biologiste.

D'abord, il faut toujours garder à l'esprit que le transformisme français fut fortement influencé par l'esprit positiviste de la science hexagonale, posture portée dans les années 1870 et 1880 par les figures de Taine et de Renan. Dans ce cadre de pensée, la mise à jour de régularités phénoménales vaut comme acte scientifique de premier plan ; l'explication mécanistique, elle, reste toujours suspecte de métaphysique car elle ne peut faire l'économie d'hypothèses s'appuyant, au moins au début, sur des « êtres de raison »[331]. Et effectivement, il est patent pour l'historien du XXIe siècle de constater que ce courant fut d'une incontestable pauvreté théorique lorsqu'on l'examine sous l'angle des mécanismes biologiques qu'il proposait. Ce manque est évident, nous y reviendrons (Chapitre 5, 2. 2.), quand on se penche sur la question de la physiologie de l'hérédité des caractères acquis. Cet arrière-plan philosophique peut expliquer en partie les préférences épistémologiques de F. Le Dantec.

D'autre part, comme la plupart des évolutionnistes français de l'époque, dans le sillage d'Herbert Spencer, il vit la sélection naturelle comme l'expression astucieuse d'une vérité évidente. Définissant la supériorité par la survie après coup, le résultat de l'action de la sélection naturelle n'est alors autre que *la survie des survivants*. Il s'agit là d'une « vérité de

---

[330] A. Giard, « Le darwinisme n'est pas l'évolutionnisme », 1911, *op. cit.*, p. 97 (1905).

[331] Le Dantec confirme :

« Les lois naturelles que nous découvrons sont rédigées en vue des hommes qui observent les faits ; ce sont des narrations à l'échelle humaine ; nous pouvons énoncer ces lois sans faire aucune métaphysique, sans avoir la prétention de rechercher les *causes* [ici cause signifie mécanisme intrinsèque] ; elles sont uniquement descriptives. »

F. Le Dantec, *Les lois naturelles, Réflexions d'un biologiste sur les sciences*, Paris, 1904, p. 213.

La Palisse fournissant seulement une manière de parler très commode »[332]. On retrouve à l'envi cette opinion inlassablement répétée dans ses multiples écrits[333]. Indéniablement, la sélection naturelle n'a pas pour cet auteur la puissance d'un processus causal. Elle n'est qu'une façon de parler, qui, faute de mieux, permet une narration correcte des faits, sans toutefois épuiser leur explication. Ce jugement épistémologique a dû incontestablement l'inciter à préférer l'explication synthétique lamarckienne à l'explication analytique darwinienne.

Pour conclure cette partie consacrée aux idées propres de Le Dantec, il nous faut apporter une mise en garde sur la reconstruction que nous venons de proposer. Le Dantec fut un auteur théoricien bien plus qu'un scientifique de laboratoire, et son œuvre écrite est immense en regard de sa courte vie (il publiait en moyenne deux livres par an). Au fil de ses ouvrages et articles, il reprenait et approfondissait certains aspects de sa pensée, en ayant le souci d'être le plus cohérent possible. Mais, comme on pouvait s'en douter, cet objectif n'a pas toujours été atteint. Aussi l'on peut donc trouver, en parcourant ses écrits, des énoncés apparaissant comme contradictoires. Si nous avons émis le jugement que Le Dantec semblait maîtriser le raisonnement darwinien, notamment l'aspect créateur de la sélection naturelle, et qu'il l'appliquait aux niveaux d'échelle inférieurs à l'organisme, il serait néanmoins facile de rapporter des citations semblant attester le contraire. De fait, la compréhension des idées de cet auteur nous a demandé un effort prolongé et a nécessité un retour récurrent aux textes. Le manque de cohérence, presque obligatoire étant donné le volume de l'œuvre, allié à la reprise incessante des mêmes questions théoriques entraînent nécessairement une certaine frustration chez le commentateur. Nos conclusions s'appuient donc sur une perception globale et générale de son œuvre, et pourraient aisément être contredites par un nombre non négligeable de passages particuliers. Autant que possible, nous avons voulu restituer la logique interne de la pensée de Le Dantec, et avons poussé l'analyse aussi loin qu'il semblait souhaitable de le faire. Aller au-delà reviendrait à prêter à ses idées une cohérence qu'elles n'avaient pas. Indéniablement, il reste une part d'inconnaissable concernant les thèses de cet auteur, et nous ne pouvons finalement que l'accepter. Par exemple, si l'on revient une dernière fois sur la question du rôle de la sélection naturelle dans la construction des modifications adaptatives chez les organismes, il nous faut admettre que, au moins dans un passage relativement long et

[332] F. Le Dantec, 1913, Préface..., *op. cit.*, p. V.
[333] Par exemple , il parle dans son livre *Lamarckiens et Darwiniens* de « la loi de la *persistance du plus apte* ou *sélection naturelle* comme une vérité évidente, un simple artifice de langage . »
F. Le Dantec, *Lamarckiens et Darwiniens*, 1899, *op. cit.*, p. 16.

obscur, Le Dantec admet que les variations des substances plastiques (le plus petit niveau d'échelle considéré) pourraient ne pas être fortuites, mais au contraire directement adaptatives car guidées par un hypothétique « taux physique » :

> « Introduisons donc notre bactéridie dans un mouton ; il y a rupture d'équilibre ; cette rupture d'équilibre se manifeste dans le mouton comme dans la bactéridie ; elle détermine une attraction ou une répulsion de phagocytes, et un certain nombre d'autres phénomènes sur lesquels nous insisterons plus loin ; je suppose que la bactéridie soit virulente pour le mouton ; cela veut dire qu'elle est capable de s'habituer à vivre dans le mouton, qu'elle résiste à l'inoculation dans le mouton ; alors, elle prend, sans mourir, un taux qui est en équilibre avec celui du mouton ambiant ; elle s'adapte physiquement à la vie dans le mouton, et cette adaptation physique dirige la variation chimique qu'elle subit, ainsi que nous venons de le dire. La variation chimique n'est donc pas fortuite ; elle n'est pas quelconque ; elle est la conséquence directe de la variation physique créée directement elle-même par l'adaptation physique de la bactéridie au mouton. Ceci permet de raconter l'expérience de Mlle Tsiklinski dans un langage précis : la bactéridie inoculée à un cobaye d'un jour prend, sans mourir, le taux qu'il faut pour être en équilibre avec un cobaye d'un jour ; sa constitution chimique s'en ressent, c'est-à-dire que sa variation physique est introduite dans son hérédité proprement dite ; elle est alors capable de s'adapter sans mourir dans un cobaye de trois jours ; elle y prend sans mourir le taux d'équilibre et sa constitution chimique s'en ressent, etc. Voilà une expérience qui avait toujours semblé ressortir du darwinisme pur et qu'il est possible de raconter dans le langage de Lamarck. »[334]

Si l'on s'en tient à ce seul passage, nos conclusions sont sérieusement menacées. Cependant, nous les maintenons au vu de l'ensemble des textes étudiés, tout en acceptant l'irréductible incohérence qui reste attachée à certaines idées de Le Dantec.

On le constate, la question de l'adaptativité des réactions du protoplasme constitua pour au moins certains des néolamarckiens français un vrai sujet d'interrogation et de réflexion. Quelques années plus tard, dans le cadre plus restreint de la problématique de l'adaptation enzymatique, cette question allait participer à l'essor de la biologie moléculaire française. En s'autorisant à sortir quelque peu de notre sujet d'étude principal, il est peut-être possible, par comparaison, de mieux saisir l'écart qui sépare ce néolamarckisme protoplasmique des explications moléculaires qui lui succèderont.

[334] F. Le Dantec, 1906, *Introduction…*, *op. cit.*, p. 416.

3.3 Jacob et Monod face à Diénert : de l'accoutumance des diastases à l'induction enzymatique

Bien que dépassant les bornes chronologiques de notre période, il nous paraît intéressant de voir comment, en reprenant l'ancien problème de l'adaptation enzymatique, l'école française vint contribuer à l'essor de la biologie moléculaire dès la fin des années 1940. Cet intérêt ne réside pas tant dans la restitution d'une histoire qui, étant donné l'excellence de son terme, a déjà été éclairée selon bien des approches[335], mais plutôt dans la façon dont elle permet, par contre-épreuve, de saisir ce qui a manqué au néolamarckisme français pour se constituer en théorie opérationnelle. Car, dans un cas comme dans l'autre, nous le verrons (Chapitres 3 et 4), c'est en partie la philosophie biologique bernardienne qui sert de fondement à ces deux traditions de recherche. Comment se fait-il, si l'on accepte ce jugement, que l'une se soit révélée d'une incroyable fécondité, alors que l'autre constitua l'un des moments les plus stériles de l'histoire de la biologie française ?

Au début des années 1940, Jacques Monod, avec l'aide et l'éclairage d'André Lwoff, s'attaqua à son tour au difficile problème de l'adaptation enzymatique, phénomène baptisé ainsi par le microbiologiste finlandais Henning Karström en 1930[336]. Pour cela, toujours sous les conseils avisés de Lwoff, il choisit d'utiliser comme matériel la bactérie *Escherichia coli*, et concentra son attention sur la capacité de ces procaryotes à dégrader spécifiquement le lactose par la sécrétion d'une enzyme appropriée, la β-Galactosidase. Monod, lorsqu'il débuta ses recherches, proposa des hypothèses équivalentes à celles de Diénert quant aux mécanismes qui autorisent cette adaptation :

> « Les données dont on dispose pour le moment, à elles seules, ne donnent pas d'indications quant au mode d'action des substrats dans l'adaptation enzymatique. Dans cette partie nous aurons à examiner différentes observations et expérimentations à propos du rôle des substrats et de la nature des mécanismes fondamentaux impliqués. Nous verrons, en particulier, que dans l'interprétation de ces données nous sommes à nouveau confrontés au problème de l'alternative entre un mécanisme sélectionniste et une véritable adaptation, bien que de niveau *intracellulaire*. En simplifiant à peine, ces deux hypothèses alternatives fondamentales sur la nature de l'action du substrat peuvent être présentées comme suit :

[335] On consultera notamment M. Morange, 1994, *op. cit.*, *chapitre 14, L'école française de biologie moléculaire*, pp. 194-212.
[336] M. Morange, 1994, *op. cit.*

> 1) Le substrat *induit la formation* d'une « nouvelle » enzyme, dont la configuration ne pourrait pas, ou ne devrait pas, se réaliser du tout en l'absence du substrat.
> 2) Le substrat ne crée pas une « nouvelle » molécule. Il ne fait qu'augmenter le taux de synthèse d'une enzyme déjà présente dans la cellule. En d'autres termes, le substrat agit en augmentant le taux d'une réaction de synthèse spécifique que la cellule serait capable de réaliser, au moins potentiellement, même en l'*absence* du substrat. »[337]

D'ailleurs, comme Diénert, Monod resta longtemps partisan de l'hypothèse d'une adaptation directe de l'enzyme sous la contrainte du substrat, et postulait l'existence d'un précurseur pluripotent (la fameuse protéine Pz[338]). Finalement, pour partie du fait de sa collaboration avec F. Jacob à partir de 1957, le modèle sélectif fut jugé supérieur au modèle adaptatif. Dans l'article qu'ils publièrent en 1961, et qui allait leur valoir ainsi qu'à Lwoff le Prix Nobel (1965), ils estiment avoir apporté suffisamment d'arguments pour réfuter l'adaptation directe et pour valider ce qu'il était désormais convenu d'appeler le modèle de l'opéron :

> « Ce résultat, ajouté à la somme des observations précédentes, semble prouver au-delà de tout doute raisonnable que le mécanisme d'induction n'implique aucune corrélation entre la structure moléculaire de l'inducteur et la structure du site actif de l'enzyme. »[339]

Le milieu n'instruit pas directement les structures des êtres vivants, celles-ci, y compris aux plus petites échelles, se révèlent adaptées à ses caractéristiques parce que d'une part les organismes possèdent les potentialités requises, et parce que d'autre part le milieu les active différentiellement. Ce changement de perspective fut radical. A tel point que Monod insista pour que l'expression « adaptation enzymatique », trop lamarckienne à son goût, fut remplacée par celle d' « induction enzymatique », qui laissait mieux apparaître le rôle seulement déclencheur du substrat[340].

---

[337] J. Monod, « The Phenomenon of Enzymatic Adaptation, And Its Bearings on Problems of Genetics and Cellular Differentiation », Growth Symposium, Vol. XI, N°4, 1947, p. 243. Nous traduisons.
[338] A. M. Pappenheimer Jr., « Qu'est donc devenue Pz ? », *in* A. Lwoff, A. Ulmann, *Les Origines de la biologie moléculaire. Un hommage à Jacques Monod,* « Etudes vivantes », Paris, 1980, pp. 55-60.
[339] F. Jacob, J. Monod, « Genetci Regulatory Mechanisms in the Synthesis of Proteins », *Journal of Molecular Biology*, 1961, 3, p. 325. Nous traduisons.
[340] M. Morange, 1994, *op. cit.*, p. 197.

Désormais, « il fallait […] avoir recours à des théories « sélectionnistes ». Le lactose agissait comme signal pour choisir les synthèses liées à son propre métabolisme, pour mettre en route les processus conduisant à la production de galactosidase et de perméase. Encore une victoire de Darwin sur Lamarck ! »[341] Cette victoire fut double. D'une part le milieu sélectionnait les gènes utiles au cours du fonctionnement de l'individu, d'autre part il sélectionnait les organismes portant les lots de gènes permettant cette plasticité au cours de l'histoire des espèces.

En proposant le modèle de l'opéron, Jacob et Monod permettaient l'articulation de la génétique et de la physiologie (ici molécularisée). C'est là l'apport spécifique de l'école française, la génétique étant longtemps restée, du moins dans le monde anglo-saxon, à l'écart des questions sur le fonctionnement des gènes[342]. Eclairer ce fonctionnement, c'était réintroduire les thématiques bernardiennes à la place théorique même qu'elles étaient susceptibles de féconder. Car le modèle de l'opéron revendique la double causalité propre aux êtres vivants, qui, seuls dans la nature voient leurs caractéristiques être la résultante de deux catégories de causes, une cause efficiente et une cause finale. Comme Ernst Mayr l'a souligné à l'envi[343], de multiples incompréhensions dans les sciences du vivant sont venues de l'incapacité à distinguer ce double déterminisme, ou à mettre indûment l'accent sur un type de causalité au détriment d'un autre. Bien qu'il adopta une terminologie nouvelle (il parlait de cause *proximale* et de cause *ultime*), la dichotomie en faveur de laquelle il milita semble correspondre aux vieilles catégories d'Aristote. Il y a donc du « pourquoi » dans les êtres vivants, et cette question doit tenir toute sa place en biologie. La physiologie, science du comment des phénomènes fonctionnels, est incapable de traiter cette classe de problèmes.

Si l'approche physiologique s'est révélée féconde pour Jacob et Monod, c'est d'abord parce qu'elle s'appliquait, c'est une évidence, au *fonctionnement* des gènes. Leur origine était laissée aux processus sélectifs ayant eu cours durant l'histoire évolutive des organismes. Cette fécondité est la conséquence de l'acceptation de la génétique, qui, *de facto*, pose une limite aux prétentions de la physiologie. Les gènes, en tant que résultat d'une histoire et cause des processus physiologiques sont les jalons qui séparent le domaine d'expertise de la physiologie de celui de l'histoire naturelle. Toute la difficulté réside dans l'articulation théorique de ces deux disciplines, rôle justement dévolu à la notion de programme génétique, forgée

[341] F. Jacob, *La statue intérieure*, Odile Jacob, 1987, p. 396.
[342] M. Morange, 1994, *op. cit.*, pp. 34-36 ; R. Burian, J. Gayon, 1999, *op. cit.*
[343] Voir en particulier son célèbre article « Cause and Effect in Biology », *Science*, 134, 10 novembre 1961, pp. 1501-1506.

simultanément par F. Jacob et E. Mayr. Largement décrié depuis quelques années[344], on oublie peut-être trop facilement à quel problème théorique majeur cette notion apportait une solution nouvelle, et combien difficile était, et reste encore, la question de la rencontre de la nature passée et de la nature actuelle dans l'édification d'un être vivant.

Pour que l'approche physiologique s'avère féconde, il fallait certes savoir en circonscrire les limites, mais aussi pouvoir penser le mode de relation entre le génome et la plasticité phénotypique. Comment, chez un organisme pluricellulaire, pouvait-on expliquer que des cellules se différencient dans des voies particulières tout en possédant le même patrimoine héréditaire ? De la même manière, comment comprendre qu'un être unicellulaire soit capable de produire des caractères différents en fonction des conditions environnementales alors que son génome, *a priori*, ne subit aucune altération ? L'élucidation du rôle moléculaire d'un gène n'est absolument pas une réponse à ce type de questions. Pour s'autoriser à comprendre la physiologie du génome, il fallait pouvoir penser que les gènes sont des entités régulables, c'est-à-dire susceptibles d'être activés ou inhibés. C'est aussi à ce moment de l'histoire qu'André Lwoff, dont l'orientation bernardienne a déjà été soulignée[345], joua un rôle fondamental. Comme l'ont proposé R. Burian et J. Gayon, le court article qu'il publia en 1936 dans les *Annales de l'Institut Pasteur* allait valoir comme programme de recherche dans les décennies qui suivirent[346]. Lwoff y introduit la notion si importante d'activation sélective des gènes, condition de possibilité de la fécondité d'une approche physiologique articulée à la génétique. La taille du passage est inversement proportionnelle aux potentialités qu'il ouvrit :

> « On peut admettre l'hypothèse que, dans ce cas, si l'action des gènes est limitée quantitativement, c'est que ceux-ci agissent non comme des catalyseurs, mais comme des *inducteurs*. En agissant, le gène passerait d'un état « actif » à un état « inactif ». Cette hypothèse peut paraître simpliste ; elle mérite cependant examen. »[347]

Le moins que l'on puisse dire c'est que cet « examen » allait tenir ses promesses ! Evidemment, en 1936, la nature du gène est encore loin d'être une question tranchée et l'idée

[344] Voir par exemple E. Fox Keller, *Le siècle du gène*, Gallimard, 2003 (2000), chapitre III, *Le concept de programme génétique*, pp. 73-101.
[345] R. Burian, J. Gayon, 1991, *op. cit.*
[346] *Ibid.*, p. 186.
[347] A. Lwoff, « Remarques sur une propriété commune aux gènes, aux principes lysogènes et aux virus des mosaïques », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1936, 56, p. 167.

que Lwoff s'en faisait à ce moment n'était pas celle qui allait prévaloir dès la fin des années 1950. Mais penser que l'activité du gène, quelque soit la nature ou même la fonction de cette entité, était potentiellement régulable demeura une des clefs de la réussite de la compréhension de la physiologie du génome. Ce court extrait signe la différence qui aide à comprendre pourquoi une même tradition de recherche, reprise dans la même perspective générale, peut s'avérer féconde dans un cas et stérile dans l'autre. C'est qu'à l'inverse des pastoriens du milieu du XXe siècle, les néolamarckiens de la fin du XIXe et du début du XXe siècle, notamment parce qu'ils refusèrent la génétique, ne purent circonscrire convenablement le domaine de validité de la démarche physiologique. Sans distinction claire entre les deux types de causes à l'œuvre chez les vivants, ils furent bien incapables de tirer les conclusions adéquates des expérimentations qu'ils réalisèrent. Croyant révéler la cause de l'adaptation en exhibant simplement son déterminisme environnemental phénotypique, leurs résultats eurent comme effet ce qui peut arriver de pire à un programme de recherche, le figer.

Enfin, il semble rester un dernier point qui demande rétrospectivement un éclaircissement. Bien que Claude Bernard se permît de nombreuses spéculations sur la nature et le fonctionnement du protoplasme dans son dernier livre (1878), la marque qu'il imprima à la physiologie française fut nettement celle d'un phénoménalisme aride, où la recherche des paramètres déterminants valait comme acte de science. Le transformisme expérimental néolamarckien, fidèle aux préceptes du maître, ne dépassa que rarement cet objectif, et les explications nutritives qu'il développa restèrent d'un très faible niveau d'élaboration. Le protoplasme était considéré comme une totalité au sein de laquelle tout ce qui pouvait ressembler à une structure discrète était suspect, car cela réintroduisait les vieilles conceptions morphologiques au cœur même du substratum vital. Or, il est évident que le succès de la biologie moléculaire française s'est nécessairement construit sur une réévaluation des objets discrets du protoplasme, c'est-à-dire les macromolécules et les organites intra-cellulaires. En comparaison avec le néolamarckisme, cette pensée biologique accorda un grand intérêt à la compréhension de l'origine et du fonctionnement de ces machines moléculaires, largement dénigrées par les néolamarckiens de l'entre-deux guerres (comme Rabaud). La question est donc bien de comprendre l'origine de ce regain d'intérêt pour la morphologie, ici intracellulaire, qui ne peut provenir ni de l'influence lointaine de Claude Bernard, et encore moins des conceptions néolamarckiennes du fonctionnement protoplasmique du début du XXe siècle.

A titre d'hypothèse, nous pensons que les premiers travaux de protistologie menés par André Lwoff en collaboration avec Edouard Chatton furent déterminants dans cette réorientation. Parce qu'il s'intéressa aux espèces ciliées et flagellées, il eut dès le début à porter un regard de morphologiste sur le monde microbien, peut-être davantage que la plupart des pastoriens. Ces premières recherches le conduisirent naturellement à s'intéresser aux mécanismes fonctionnels de ces expansions cellulaires et partant aux structures macromoléculaires qui en constituent le squelette ainsi qu'à leur production ontogénétique ; ceci l'amena à apprécier le rôle important joué par les entités douées de continuité génétique. Or, chez les bactéries cette fois, les éléments moléculaires doués de continuité génétique ont un rapport étroit avec le mode nutritif de ces organismes, et notamment avec certaines carences métaboliques caractérisables. Dans ces travaux, on voit donc se nouer de manière définitive les thématiques nutritive, moléculaire et génétique, qui allaient se montrer si fécondes quelques années plus tard[348]. Selon ses propres termes :

> « Toute tentative pour aborder de front le problème des coordinations protoplasmiques est vouée à l'échec. On ne peut se diriger vers ce but ambitieux qu'en empruntant des voies obliques. Il convient, tout d'abord, de broder longuement sur un thème. Pour ce qui me concerne, le leit-motiv fut le développement et l'évolution morphologique et biochimique et le fonctionnement des microorganismes considérés à travers les particules dites auto-reproductrices. Chez les bactéries produisant des bactériophages, la nutrition, le métabolisme et les corpuscules doués de continuité génétique interviennent conjointement. Les cinétosomes, leurs mouvements, les facteurs qui gouvernent leur activité spécifique, me servirent de modèle et de guide pour l'attaque des bactéries lysogènes. »[349]

Si Lwoff fut certes bernardien par certains côtés, il le fut sous l'angle original de la morphologie.

[348] Pour un rapide aperçu des champs de recherche explorés par Lwoff, on consultera M. Morange, « André Lwoff : From protozoology to molecular definition of viruses », *Journal of Biosciences*, 2005, 30/5, pp. 591-594.
[349] A. Lwoff, *Titres et travaux scientifiques*, 1959, p. 18. Dossier d'André Lwoff aux Archives de l'Académie des sciences.

CHAPITRE 3 : LA CAUSALITE MILIEU-ORGANISME

L'idée de vie telle qu'elle s'exprime au travers des écrits néolamarckiens consiste en une accumulation additive de phénomènes physico-chimiques. L'explication de la variation nécessite alors de retrouver le chemin causal qui part du milieu pour aboutir à l'organisme, ou plutôt à son protoplasme. De manière évidente, c'est ce qui ressort de l'étude des protocoles de recherche établis durant la période expérimentale du néolamarckisme (1880-1900).

Ceci traduit trois *a priori* théoriques forts. D'abord, comme nous l'avons vu, l'être vivant s'apparente à peine à une *individualité* ; ses propriétés sont réductibles à celles de ses constituants, exprimables sous le mode simpliste du physico-chimisme. Ensuite, et conjointement, la séparation entre l'organisme et son milieu apparaît comme éminemment ténue, ce qui contribue à l'effacement de son individualité[350] ; symétriquement, le milieu, pensé tel qu'à l'origine du concept, comme une somme de propriétés physico-chimiques, agit de façon totale et permanente sur le vivant, d'une manière que Descartes lui-même n'aurait pas reniée. Enfin, et c'est par là que nous commencerons, la dissolution de l'organisme dans ses parties, et de celles-ci dans le milieu, présuppose l'adhésion à une vision absolument déterministe de la nature. Contrairement à ce que l'on a pu écrire, nous ne pensons pas que Lamarck puisse tenir lieu d'origine à ces conceptions[351]. C'est plutôt vers Claude Bernard qu'il faut certainement chercher l'inspiration qui détermina les néolamarckiens français dans leurs choix philosophiques et méthodologiques.

---

[350] On lit par exemple chez F. Houssay :
« Par sa forme, par sa structure, par la façon dont il se compose, un être vivant quelconque individuellement considéré n'est rien personnellement et en soi ; il n'existe que comme une manifestation locale et momentanée d'une infinité d'actions étrangères actuelles ou passées dont l'origine est en dehors de lui. La conservation de sa forme, dans les générations successives, outre qu'elle n'est pas indéfinie et qu'elle évolue au cours des longs temps géologiques, ne lui est pas plus propre que sa matière et ne le met pas à part dans les apparences sensibles dont le Cosmos est rempli. »
F. Houssay, *Force et Cause,* Flammarion, 1920, p. 175.

[351] G. Canguilhem, « Le vivant et son milieu », *op. cit.*, p. 172. Canguilhem note bien que l'emprunt s'accompagne d'une déformation importante : « Lorsque les néo-lamarckiens français empruntent à Lamarck, sinon le terme au sens absolu et pris au singulier, du moins l'idée, ils ne retiennent des caractères morphologiques et des fonctions du vivant que leur formation par le conditionnement extérieur et pour ainsi dire par déformation ». Si tel est le cas, c'est à notre avis parce que l'emprunt n'est pas direct mais correspond à une lecture rétrospective biaisée par une compréhension davantage bernardienne de la notion.

1. Le déterminisme universel comme première loi de la nature

Le projet de connaissance qui sous-tend la pensée néolamarckienne est parfaitement restitué par Costantin lorsqu'il affirme que « la science ne poursuit pas la cause des phénomènes ; elle n'en recherche que *le* déterminisme »[352]. On retrouve régulièrement ce genre de déclaration d'intention en parcourant les écrits de ces scientifiques, tant au début de l'histoire de ce moment (comme avec Costantin) qu'à la fin. Par exemple, en 1935, E. Rabaud continuait d'affirmer que « quels que soient la technique et le mode de recherche utilisés, les travaux dont l'exposé suit visent un même but et dérivent de la même préoccupation : le mécanisme et *le* déterminisme des phénomènes vitaux »[353]. Cette volonté de mettre à jour *le* déterminisme des phénomènes vitaux est caractéristique de la pensée bernardienne. Au-delà de cette inspiration, et de manière moins spécifique, la pensée néolamarckienne, mais sur un plan métaphysique cette fois, fut totalement en accord avec son temps, c'est-à-dire résolument partisane d'un univers totalement déterminé (position laplacienne).

1.1 L'héritage de la philosophie des scientifiques du XIXe siècle

Par philosophie des scientifiques, nous n'entendons pas l'étude philosophique de l'activité scientifique, mais inversement la philosophie sécrétée par celle-ci. Il n'est pas question ici de revenir dans le détail sur une histoire qui a déjà été racontée à de nombreuses reprises[354]. Contentons-nous de rappeler que, par l'entremise de son maître Magendie, Claude Bernard hérite et reprend l'idée formulée par Pierre Simon Laplace d'un déterminisme mécanique absolu des phénomènes. Cette reprise dans le champ des sciences du vivant, qui toutefois ne va pas jusqu'à intégrer les positions métaphysique et éthique de ce dernier, donne lieu à l'introduction du mot dans le domaine de la philosophie des sciences. Selon les termes bien connus qu'il employa dans l'*Introduction à l'étude de la médecine expérimentale* :

> « Il faut admettre comme un axiome expérimental que *chez les êtres vivants aussi bien que dans les corps bruts les conditions d'existence de tout phénomène sont déterminées d'une manière absolue.* Ce qui veut dire en d'autres termes que la condition d'un

[352] J. Costantin, 1898, *op. cit.*, pp. 88-89. Nous soulignons.
[353] E. Rabaud, *Titres et travaux scientifiques de M. Etienne Rabaud*, Laval, 1935, p. 3. Nous soulignons.
[354] Voir par exemple D. Lecourt, « Déterminisme », in D. Lecourt, *Dictionnaire d'histoire et de philosophie des sciences*, *op. cit.*, pp. 299-303.

> phénomène doit se reproduire toujours et nécessairement, à la volonté de l'expérimentateur. La négation de cette proposition ne serait rien autre chose que la négation de la science même. »[355]

En ce sens, Claude Bernard parle du principe *du* déterminisme. Il s'agit de l'axiome premier des sciences expérimentales[356]. Mais à cet usage du mot déterminisme, l'illustre physiologiste en ajoute un second, étroitement lié et parfois difficile à isoler dans le déroulement des textes[357]. Cet usage connexe renvoie non pas à la méthodologie des sciences, mais à l'idée qu'il existe une cause prochaine, donc expérimentalement connaissable, à la survenue de n'importe quel phénomène matériel. Le scientifique, en tant qu'agent concret du progrès du savoir, se doit d'exhiber *le* déterminisme des phénomènes naturels :

> « La nature de notre esprit nous porte à chercher l'essence ou le *pourquoi* des choses. En cela nous visons plus loin que le but qu'il nous est donné d'atteindre ; car l'expérience nous apprend bientôt que nous ne pouvons pas aller au-delà du *comment*, c'est-à-dire au-delà de la cause prochaine ou des conditions d'existence des phénomènes. Sous ce rapport, les limites de notre connaissance sont, dans les sciences biologiques, les mêmes que dans les sciences physico-chimiques.
>
> Lorsque, par une analyse successive, nous avons trouvé la cause prochaine d'un phénomène en déterminant les conditions et les circonstances simples dans lesquelles il se manifeste, nous avons atteint le but scientifique que nous ne pouvons dépasser.»[358]

Le déterminisme est ici synonyme de conditions déterminantes, et il s'agit bien d'un objectif empirique, et non d'un axiome méthodologique. C'est essentiellement cet usage, typiquement bernardien, que l'on retrouve chez les néolamarckiens français[359] (voir citations précédentes), signe supplémentaire de la continuité historique entre la physiologie expérimentale et le transformisme néolamarckien français.

---

[355] C. Bernard, *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, 1865 (édition Flammarion, 1984), p. 109.

[356] C'est à lui que Le Dantec fait référence lorsqu'il déclare que « la première loi naturelle, sans laquelle aucune autre n'existerait, sans laquelle il n'y aurait pas de science, c'est la loi de l'enchaînement fatal des événements, la loi du *déterminisme* dont nous avons déjà parlé précédemment et que l'on énonce ordinairement en disant que les mêmes causes produisent les mêmes effets. »
F. Le Dantec, *Les lois naturelles, Réflexions d'un biologiste sur les sciences,* Alcan, 1904, p. 213.

[357] Sur ce point, il nous a été très profitable d'assister à la communication de J. Gayon au colloque consacré au *Hasard dans la cellule* (Centre Cavaillès, 22 janvier 2008), et qui portait sur le « Déterminisme génétique, déterminisme bernardien, déterminisme laplacien ».

[358] *Ibid.*, p. 123.

[359] Le 6e chapitre du livre que Lanessan consacra au transformisme porte comme titre : « *Causes déterminantes* des variations individuelles et des transformations des êtres vivants », 1883, *op. cit.*, nous soulignons.

Si la biologie peut aspirer à se constituer comme science, c'est uniquement parce que comme dans les sciences de la matière, il existe un déterminisme des phénomènes. Penser autrement, c'était revenir aux conceptions vitalistes, admettre la défaite de la raison, bref renoncer au projet d'une biologie réellement scientifique. Ou, pour reprendre les termes de Le Dantec : seul le « *déterminisme* des phénomènes vitaux permet […] de les étudier scientifiquement ; sans lui, la physiologie ne saurait exister »[360]. A lire au fil des pages ce genre de déclaration, on comprend à quel point la philosophie bernardienne, ici dans sa part méthodologique, a pesé dans la constitution du néolamarckisme.

On comprend également l'insatisfaction de ces scientifiques face aux procédés néodarwiniens ; la variation y apparaît comme une donnée, l'explication en part, alors que pour les néolamarckiens elle doit au contraire y aboutir. Laisser inexpliquée l'origine de la variation, c'était renoncer à la comprendre scientifiquement, et avec elle l'évolution tout entière. De là une critique inlassablement formulée et régulièrement entachée de confusion sur le type de cause mis en jeu. Par exemple, on peut lire chez Costantin :

> « L'intervention du hasard dans la variation est une manière de voir contre laquelle nous nous révoltons et nous affirmons sans hésiter qu'il n'y a jamais *génération spontanée* d'une espèce sans cause et sans orientation. »[361]

De même, lorsqu'Alfred Giard consacre en 1889 sa leçon d'ouverture du Cours d'Evolution des êtres organisés à la Sorbonne aux « facteurs de l'évolution », c'est pour procéder à leur classification. Celle-ci distingue des facteurs primaires et des facteurs secondaires ; cette bipartition vaut en fait comme jugement hiérarchique, et comme ses collègues, il reprocha à Darwin, et surtout à ses successeurs de laisser de côté la part la plus importante, celle de l'origine causale de la variation :

> « Effrayé par la complexité du problème à résoudre, Darwin ne va pas jusqu'à nier l'action modificatrice des milieux cosmiques, mais il n'essaye pas non plus d'approfondir le mécanisme de cette action. Il prend les variations telles qu'il les rencontre, sans s'occuper de les rattacher à leurs *causes immédiates* **[i.e. *le* déterminisme]**, et il cherche par quelle loi ces variations peuvent être fixées pour constituer les races et les espèces nouvelles.

[360] F. Le Dantec, 1895, *La matière…, op. cit.*, p. 14.
[361] J. Costantin, 1901, *L'hérédité…, op. cit.*, p. 43.

Il opère à peu près comme les sociologues, les économistes, les météorologistes, comme tous ceux, en un mot, qui se livrent à l'étude d'une science compliquée et encore jeune ; il s'efforce de relier entre eux les phénomènes observés, sans trop rechercher les causes premières et l'essence de ces phénomènes, et c'est ainsi qu'il arrive à la conception si féconde de la sélection naturelle. »[362]

Il poursuit un peu plus loin :

« A ce point de vue, les successeurs de Darwin, ses disciples trop exclusifs ont fait un tort énorme à la doctrine et suscité de nombreuses et légitimes objections. En négligeant complètement les facteurs primaires et paraissant s'en remettre au hasard pour l'explication des variations individuelles, ils ont évidemment méconnu les idées de Darwin lui-même. Par une réaction outrancière contre les tentatives parfois trop hasardées de Lamarck et de Geoffroy Saint-Hilaire, ils sont tombés dans des exagérations plus dangereuses encore et plus nuisibles aux progrès de la science

On peut démontrer, en effet, que contrairement à l'opinion de Darwin, l'action des facteurs primaires est suffisante, dans la plupart des cas, pour produire la transformation des espèces, en ne tenant compte que du seul facteur secondaire hérédité ; encore ce dernier n'est-il, comme nous l'avons dit, que l'intégrale des modifications dues aux facteurs primaires. Les autres facteurs secondaires, et en particulier la concurrence vitale et la sélection, agissent uniquement comme *accélérateurs* de l'évolution. Etant donnée la lenteur ordinaire avec laquelle se manifestent les variations, surtout à leur début, ces facteurs secondaires accélérateurs ont certainement une importance colossale, mais ils ne doivent pas nous faire perdre de vue les causes premières, dont ils ne sont que les adjuvants. »[363]

Et pour une fois, on retrouve l'équivalent de cette posture chez les néolamarckiens américains, également insatisfaits par le peu de cas qui est fait de l'origine de la variation par

---

[362] A. Giard, « Les facteurs de l'évolution », 1904, *op. cit.*, pp. 118-119. Nous soulignons. Il est utile de comparer ces deux citations (celle de Costantin et Giard) à cet autre extrait de Claude Bernard, qui contient en puissance la totalité des critiques néolamarckiennes envers les thèses de de Vries :
« De ce qui précède, il résulte que, si un phénomène se présentait dans une expérience avec une apparence tellement contradictoire, qu'il ne se rattachât pas d'une manière nécessaire à des conditions d'existence déterminées, la raison devrait *repousser le fait* comme un fait non scientifique. Il faudrait attendre ou chercher par des expériences directes quelle est la cause d'erreur qui a pu se glisser dans l'observation. Il faut, en effet, qu'il y ait eu erreur ou insuffisance dans l'observation ; car l'admission d'un fait sans cause, c'est-à-dire indéterminable dans ses conditions d'existence, n'est ni plus ni moins que la négation de la science. De sorte qu'en présence d'un tel fait un savant ne doit jamais hésiter ; il doit croire à la science et douter de ses moyens d'investigation. Il perfectionnera donc ses moyens d'observation et cherchera par ses efforts à sortir de l'obscurité ; mais jamais il ne pourra lui venir à l'idée de nier le *déterminisme* absolu des phénomènes, parce que c'est précisément le sentiment de ce déterminisme qui caractérise le vrai savant. »
C. Bernard, 1865, *op. cit.*, p. 90.
[363] *Ibid.*, pp. 120-121.

les évolutionnistes néodarwiniens. Le plus célèbre d'entre eux, E. D. Cope, consacra un livre entier à cette question, au titre particulièrement évocateur : *The Origin of theFittest*[364] .

Mais si pour Claude Bernard l'idée resta cantonnée à la méthode et aux objectifs de la science physiologique, beaucoup de scientifiques de la seconde moitié du XIXe siècle n'hésitèrent pas à la développer en position métaphysique voire éthique. D'où la riposte antiscientiste qui sévit dans certains courants de la philosophie du dernier quart du XIXe siècle[365] ; la négation du libre arbitre apparaissait notamment comme une extension tout à fait illégitime et absolument insupportable du postulat expérimental. Il va sans dire que le néolamarckisme français assumait non seulement la part proprement bernardienne du concept, mais aussi, au moins pour certains de ses représentants[366], les thèses métaphysique et éthique qui sont susceptibles de l'accompagner.

Pour assumer complètement cette posture déterministe, il était nécessaire que le *milieu* prenne une forme particulière, à l'opposé de celle que Darwin élabora. Comme chez Claude Bernard, la notion de milieu se constitua en tant qu'objet physico-chimique complémentaire de l'organisme. *Le* déterminisme n'était plus que l'acceptation d'une causalité entre deux objets matériels puissamment imbriqués. Pour cela, il suffisait de penser le milieu en terme mécaniste, ce qui fut fait allègrement.

---

[364] E. D. Cope, *The Origin of the Fittest*, Macmillan, New York, 1887.

[365] Voir par exemple E. Boutroux, *De la contingence des lois de la nature*, Paris, Alcan, 1895. Pour l'anecdote, E. Boutroux fut le cammarade de classe de G. Bonnier au lycée Henri IV à Paris.

[366] On trouve par exemple chez F. Le Dantec, notamment dans le livre qu'il consacra à l'athéisme, l'idée forte que le monisme nécessitait de renoncer à la possibilité d'une liberté absolue de l'homme :
« Pour un moniste au contraire, les raisonnements et les déterminations d'agir qui se manifestent dans la mentalité d'un homme, ne sont que le reflet intérieur de mouvements physico-chimiques du cerveau, mouvements qui sont soumis au déterminisme universel ; en d'autres termes, quelqu'un qui saurait, au moyen du *phrénoscope*, lire pendant un certain temps tout ce qui se passe dans la substance cérébrale d'un homme, saurait, par là même, tout ce que cet homme aurait *pensé, senti, voulu*, dans cet intervalle ; les *volitions* de l'individu seraient donc soumises au déterminisme le plus rigoureux, puisqu'elles ne seraient que le reflet intérieur des mouvements physico-chimiques qui se produisent dans la partie directrice de la machine humaine. Par conséquent, un moniste convaincu, doit considérer comme *impossible* qu'un homme ait *voulu* à un moment donné autre chose que ce qu'il a voulu précisément à ce moment. La volonté de l'homme n'est donc pas libre, au sens absolu que lui attribuent les dualistes. »
F. Le Dantec, *L'Athéisme,* 1906, *op. cit.*, p. 190.
Cette idée était déjà complètement assumée par Jean de Lanessan, dès le début des années 1880 :
« On remarquera que nous n'avons pas parlé de la volonté ou libre arbitre. C'est qu'en effet ces termes ne répondent à rien de réel. Aucun acte, c'est-à-dire aucun mouvement accompli par les êtres vivants, quels qu'ils soient, n'est soustrait à ce principe absolu que tout mouvement n'est que le produit de la transformation d'un autre mouvement. Lorsque nous croyons accomplir un acte volontaire, nous n'exécutoins, en réalité, qu'un acte dont nous avons conscience, c'est-à-dire dont nous connaissons plus ou moins les causes déterminantes et les conséquences ; mais cet acte s'exécute fatalement ; il n'est que la résultante nécessaire d'excitations extérieures ou intérieures sur les éléments anatomiques qui sont mis en jeu dans son accomplissement. »
J. de Lanessan, 1883, *op. cit*., p. 147.

1.2 Une conception mécaniste du milieu

L'origine mécanique du concept et du terme de milieu a déjà été rapportée[367], de même que le succès important qu'allait connaître cette nouvelle catégorie de la pensée dans toutes sortes d'explication produites durant le XIXe siècle.

Chez Darwin, biologiste attaché à l'étude des causes ultimes, la notion de milieu, comme l'a noté S.-J. Gould[368], revêt une forme spécifique propre aux nécessités engendrées par sa conception des mécanismes évolutifs. En effet, pour lui, comme pour la plupart des darwiniens ultérieurs, le milieu est avant tout la somme des individus avec lesquels un organisme est susceptible d'entrer en interaction. Le milieu est donc surtout, pour ne pas dire exclusivement, réduit à sa dimension écologique et biotique. L'origine de ce choix théorique est aisée à comprendre chez Darwin, car c'est l'idée malthusienne d'une nature surpeuplée qui constitua le point de départ logique de sa théorie de la sélection naturelle. Symétriquement, elle lui permit, associée à une compréhension uniformitarienne stricte des changements géologiques, de rendre compte de la progression des structures vivantes au fur et à mesure de leurs adaptations successives.

Chez son contemporain Claude Bernard, biologiste attaché à l'étude des causes proximales, la notion de milieu est tout autre, et reste bien plus proche de son sens originel. A la lecture de l'*Introduction*, on comprend que le milieu bernardien, s'il est certes découpé en milieu extérieur et milieu intérieur, n'en demeure pas moins ce qu'il fut dès le XVIIIe siècle, soit essentiellement la totalité des fluides mécaniques qui baigne l'organisme. Certes, aux dimensions strictement physiques du milieu (chaleur, humidité, luminosité, pesanteur, etc.) se sont jointes ses caractéristiques chimiques, mais sans que cela ne modifie son caractère essentiel, celui d'être une entité abiotique.

Or, c'est précisément cette conception là du milieu qui va être employée par les néolamarckiens français. Selon Canguilhem, c'est de l'historien et philosophe Hippolyte Taine (1828-1893) que ceux-ci tiennent le terme, ce que certains propos de Costantin[369] et de Giard[370] viennent confirmer. Il est vrai que les considérations de Taine sur l'origine des races

---

[367] G. Canguilhem, « Le vivant et son milieu », *op. cit.*, p. 166 et suivantes.
[368] S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*, p. 651 et suivantes.
[369] « J'avais été, dans mon adolescence, séduit par les idées de Taine sur l'action du milieu […], mais j'ignorais alors Lamarck et Darwin. »
J. Costantin, 1934, *op. cit.*, p. 11.
[370] « Pendant longtemps, l'homme et surtout les institutions humaines avaient été étudiés avec plus de soin que les animaux ou les végétaux. On peut s'expliquer ainsi comment la théorie de l'influence des milieux a été

humaines donnent la primauté aux facteurs physiques du milieu, et qu'à ce moment la forme de ses explications prend une allure résolument néolamarckienne[371].

Si le mot vient peut-être de Taine, le fond du concept lui, à n'en pas douter, est d'importation bernardienne. Il permet, comme en physiologie, d'enraciner la variation organique dans les conditions physico-chimiques extérieures. Mieux, à chaque déformation induite expérimentalement, on peut désormais associer une série de paramètres environnementaux, investi du rôle de *cause* de la transformation. Une telle conception du milieu permet donc l'étude analytique des variations, elle-même fondement expérimental du transformisme à construire. La totalité des protocoles expérimentaux illustre cette conception abiotique du milieu (Chapitre 1, 2.) ; à aucun moment la dimension écologique ne fut envisagée.

Par ailleurs, cette acception mécaniste participe de la dissolution de l'individualité organique. Celle-ci demeure à peine, tant l'être vivant apparaît comme dominé absolument par les variations physico-chimiques du milieu[372], quand bien même le déterminisme de leurs effets serait complexe à exhiber (notamment chez les organismes supérieurs, du fait de la présence d'un tampon, le milieu intérieur). Rappelons la fameuse formule de Le Dantec, qui n'est que la retranscription d'une idée bernardienne[373] : A x B. Si l'un des termes varie, et *quelque soit la variation*, alors l'autre en fait autant. D'ailleurs, cette dissolution de

---

appliquée tout d'abord à un ordre de phénomènes où il semble que son application devait soulever, comme elle a soulevé plus tard, des objections passionnées. »
A. Giard, « Histoire du transformisme », 1904, *op. cit.*, p. 9 (1888).

[371] « Mais, quand l'homme neuf et désarmé se trouve livré à la nature, elle l'enveloppe, elle le façonne, elle le moule, et l'argile morale, toute molle et flexible encore, se plie et se pétrit sous la pression physique contre laquelle son passé ne lui fournit pas d'appui. »
H. Taine, *Philosophie de l'art*, 1865 (édition Fayard, 1985), p. 273.

[372] Par exemple chez Rabaud :
« Emanée du milieu, la matière vivante ne cesse point de lui appartenir ; constamment, et sous des formes diverses, elle reçoit de lui des matériaux, elle lui abandonne certains résidus de ses destructions et reconstructions ; c'est un perpétuel échange, et tel qu'on ne saurait indiquer à aucun moment où commence le milieu inerte et où finit la substance vivante : tous deux forment un complexe dont chaque partie influe nécessairement et directement sur l'autre. Par elle-même et en tant que telle, la matière vivante n'a aucun pouvoir propre, les phénomènes qui la caractérisent dérivent de cette interaction avec le milieu et ces phénomènes ne diffèrent point, par leur nature, de tous ceux dont sont le siège les matières inertes. La matière vivante n'est donc pas simplement l'agent ni une condition de la vie, elle en est véritablement l'organe, en fonction du milieu. »
E. Rabaud, 1920, *op. cit.*, p. 38.

[373] Dans l'*Introduction*, celui-ci pose clairement que « L'examen le plus superficiel de ce qui se passe autour de nous, nous montre que tous les phénomènes naturels résultent de la réaction des corps les uns sur les autres. Il y a toujours à considérer le *corps* dans lequel se passe le phénomène, et les circonstances extérieures ou le *milieu* qui *détermine* ou sollicite le corps à manifester ses propriétés. La réunion de ces conditions est indispensable pour la manifestation du phénomène. Si l'on supprime le milieu, le phénomène disparaît, de même que si le corps avait été enlevé. »
C. Bernard, 1865, *op. cit.*, p. 117.

l'individualité organique, voire de la spécificité du vivant, se remarque déjà par la symétrie de la notation : il y a équivalence entre le milieu mécanique et l'organisme physicalisé. N'importe lequel des paramètres environnementaux vaut comme stimulus biologique. En bref, il y a identification de l'environnement physico-chimique au milieu biologique.

L'illustration la plus évidente de cette posture est peut-être le livre que Costantin publia en 1898 et dont le titre eut valeur de programme de recherche : *Les végétaux et les milieux cosmiques*. Dans ce livre, Costantin recense méthodiquement l'influence constatée sur les végétaux des différents paramètres du milieu. Ainsi, la première partie est consacrée à la chaleur, la deuxième à la lumière, la troisième à la pesanteur, et la quatrième au milieu aquatique. A chaque fois, il s'agit de montrer l'action causale du paramètre sur la morphologie, l'anatomie et la physiologie des végétaux.

2. La méthodologie bernardienne à l'œuvre

2.1 Un modèle revendiqué

Tout semble donc indiquer que la physiologie expérimentale joua le rôle de modèle épistémologique dans l'édification du néolamarckisme français, qui, non sans raison, se présenta d'abord comme transformisme *expérimental*. Ce lien génétique est d'ailleurs revendiqué par certains de ces biologistes, ce qui vient donner un poids supplémentaire à nos hypothèses. Il se lit au sein des premiers textes d'inspirations néolamarckienne. L'exemple le plus significatif est certainement la préface que Charles Martins rédigea à l'occasion de la réédition de la *Philosophie zoologique* de Lamarck qu'il participa à faire publier en 1873. Ce texte peut être regardé comme la première occurrence du mouvement néolamarckien français, et Ch. Martins y indique clairement tout le profit qu'il y aurait à réactualiser les idées de Lamarck à l'aune des nouvelles possibilités de la science[374]. La physiologie expérimentale, dans ce projet de refondation du transformisme, doit jouer le premier rôle. Et c'est ainsi que

[374] « Dans ses *Etudes sur Darwin et ses prédécesseurs français*, M. de Quatrefages a exposé brièvement les travaux de Lamarck et rendu pleine justice à la grandeur et à l'originalité de la plupart de ses idées ; il lui assigne la première place parmi les ancêtres scientifiques de Darwin, mais signale en même temps et combat les points faibles de ses conclusions. Notre but, dans les pages qui vont suivre, est au contraire de faire ressortir les points forts et de montrer, en les corroborant par un grand nombre de faits, quelles sont les vérités que Lamarck a le premier formulées au milieu de l'inattention, et malgré la critique peu compréhensive dont elles ont été l'objet pendant tout le cours de sa longue existence. »
Ch. Martins, 1873, *op. cit.*, p. XX.

même dans le texte qui aurait pu paraître le mieux à même de placer Lamarck comme inspirateur du renouveau de la pensée biologique française, c'est en fait la figure de Claude Bernard qui fait office de véritable référence :

> « Sous l'influence des rayons solaires, un des éléments de l'air est décomposé, l'autre absorbé ; la matière verte et les autres principes immédiats se déposent dans le tissu des végétaux ; ceux-ci nourrissent l'animal, dont ils maintiennent la température ; cette chaleur active les fonctions, engendre les mouvements, préside à la reproduction et à toutes les modifications organiques par lesquelles les animaux se transforment depuis la monade jusqu'à l'homme. Transformation des forces physiques, transformation des espèces organisées, même phénomène sous deux aspects, ou plutôt la première une prémisse, la seconde une conséquence. Affirmer l'une et nier l'autre est radicalement illogique. Le physicien et le naturaliste ne sauraient se contredire, et la physiologie expérimentale confirme les jugements de l'histoire naturelle. « En modifiant les milieux nutritifs et évolutifs, a dit M. Claude Bernard, et en prenant la matière organisée en quelque sorte à l'état naissant, on peut espérer d'en changer la direction évolutive et par conséquent l'expression finale. Je pense donc que nous pourrons produire scientifiquement de nouvelles espèces organisées, de même que nous créons de nouvelles espèces minérales, c'est-à-dire que nous ferons apparaître des formes organisées qui existent virtuellement dans les lois organogéniques, mais que la nature n'a point encore réalisées. » Ainsi parle notre premier physiologiste, et l'on voit qu'il est d'accord avec Lamarck, Geoffroy Saint-Hilaire et Darwin, qui, en étudiant le monde organisé vivant et fossile, sont arrivés à la même conclusion. Je n'insisterai pas davantage ; il était nécessaire de prouver l'influence de l'eau, de l'air, de la lumière, sur les êtres organisés : celle de la chaleur est évidente. »[375]

Si Claude Bernard a plusieurs fois insisté sur la restriction du champ d'application de la méthode expérimentale, la réservant exclusivement au domaine propre de la physiologie[376], ses émules évolutionnistes n'hésitèrent pas à l'étendre au domaine de la morphologie. C'est précisément cette extrapolation qui servit de fondement au transformisme expérimental développé en botanique. En 1893, Gaston Bonnier, dans un article qui peut être lu comme le

[375] *Ibid.*, pp. XLVIII-XLIX.

[376] « Pour revenir au point de départ de cette discussion, la physiologie signale l'existence des lois morphologiques, mais elle ne les étudie point. Ces lois morphologiques dérivent des causes qui sont hors de notre portée ; la physiologie ne conserve dans son domaine que ce qui est à notre portée, c'est-à-dire les conditions phénoménales et les propriétés matérielles par lesquelles on peut atteindre les manifestations de la vie. »
C. Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 1878, (édition Vrin, 1966), p. 341.

discours de la méthode propre au néolamarckisme français (fort justement intitulé « L'anatomie expérimentale »), justifie les axiomes qui ont guidé l'établissement des protocoles expérimentaux. Il commence par reconnaître que l'illustre physiologiste avait effectivement circonscrit à la seule physiologie la méthode expérimentale :

> « On dit souvent que l'anatomie ne se prête pas à l'expérimentation. Est-ce vrai ? Claude Bernard considérait la forme et la structure des êtres vivants comme une donnée immuable. En changeant le milieu extérieur, disait-il, on peut provoquer ou empêcher les manifestations vitales, ralentir ou accélérer le développement d'un être ; mais on ne saurait modifier sensiblement ni sa forme, ni son évolution, ni sa structure. Le *déterminisme*, tel qu'il le comprenait, est étroitement limité aux phénomènes physiologiques, indépendamment de la morphologie. »[377]

Et annonce quelques lignes plus loin l'ambition de la nouvelle école transformiste française :

> « Il s'agit de savoir si ce moule dans lequel Claude Bernard considère la forme comme coulée est aussi invariable qu'il le paraît. Expérimentalement, peut-on agir sur la structure des organes et sur la nature des tissus qui les composent ? En un mot, existe-t-il une *anatomie expérimentale* ? »[378]

Se félicitant, comme Costantin, de l'extrême plasticité des végétaux, ce qui en fait un matériel d'étude tout à fait indiqué, il rend ensuite hommage aux précurseurs de cette approche, et surtout à son maître Philippe Van Tieghem. Rappelant enfin les résultats expérimentaux déjà produits par l'école française, notamment ceux de Costantin, Bonnier peut alors se permettre d'apporter une réponse claire à la question qu'il a posée quelques pages plus haut, et vient ainsi justifier *a posteriori* les axiomes méthodologiques du nouveau transformisme scientifique :

> « De l'ensemble de toutes ces études, on peut conclure déjà avec certitude que le milieu extérieur peut agir d'une manière directe, non seulement sur la forme des êtres, mais aussi sur la constitution intime de leurs tissus les plus essentiels. Mais, dira-t-on, jusqu'à quel point le changement des conditions extérieures peut-il

[377] G. Bonnier, « L'anatomie expérimentale », 1893, *op. cit.*, p. 225.
[378] *Idem.*

agir sur la structure ; n'y a-t-il pas des caractères immuables auxquels on ne touchera jamais ? Fera-t-on d'une tige une racine ; transformera-t-on réellement une espèce en une autre ?

Ces questions, qui se posent naturellement en présence des transformations démontrées, précisent et déterminent par elles-mêmes le but qu'il faut s'efforcer d'atteindre : l'anatomie expérimentale doit chercher à séparer les caractères que l'on appelle héréditaires de ceux qui sont soumis à l'influence immédiate des conditions physiques. Telle ou telle structure est-elle produite par une lente adaptation qui l'aurait fixée si profondément que les moyens actuels dont nous disposons ne puissent plus la modifier ? Jusqu'à quel point telle ou telle supposition sur la valeur d'un caractère est-elle fondée ? N'y a-t-il pas des changements pour lesquels on suppose que des milliers d'années sont nécessaires et que l'on peut obtenir en très peu de temps par une variation de milieu ? Autant de questions capitales que peut résoudre cette nouvelle partie de la science.

L'importance des résultats déjà obtenus dans cette voie n'échappera à aucun de ceux qui se félicitent avec raison de voir la méthode expérimentale s'imposer de plus en plus dans les sciences naturelles.

La théorie de l'Evolution des êtres organisés ne doit pas se limiter à des observations et à des hypothèses. Montrer ce qui restera de cette théorie et ce qui devra en disparaître, tel sera le rôle du *transformisme expérimental*. »[379]

Car l'enjeu réside bien, pour ce groupe de biologistes, dans ce changement épistémologique qu'ils espèrent apporter au transformisme : le rendre expérimental, soit à l'époque le parer du plus haut degré de scientificité[380]. Au-delà, il est certain que pour beaucoup de ces scientifiques il était temps de produire une zoologie et de une botanique expérimentales, pour dépasser les tavaux jugés trop descriptifs de leurs aînés. D'où une volonté jamais démentie de tout mettre en œuvre pour que la France se dote enfin de laboratoires outillés. Gaston Bonnier, dans sa discipline propre, fut d'une efficacité confondante puisqu'il obtint dès la fin des années 1880 les crédits pour fonder un laboratoire de botanique expérimentale à Fontainebleau.

En zoologie, les choses allaient se révéler plus compliquées, puisqu'il fallut attendre 1923 pour que le laboratoire associé à la chaire d'Evolution des êtres organisés de la

[379] *Ibid*., pp. 230-231.

[380] Bonnier confirma l'origine de sa position dans son livre *Le Monde végétal* :
« Contrairement à ce qu'admettait Claude Bernard, contrairement à ce qu'énoncent les partisans exclusifs de la sélection naturelle [Wallace, Weismann], le changement de milieu peut agir sur la forme et sur la structure de l'organisme, au point de faire passer complètement d'une espèce à une autre. »
G. Bonnier, 1907, *op. cit.*, p. 295.

Sorbonne soit enfin opérationnel. Durant ce long intervalle, Giard puis Caullery rappelleront régulièrement à leur administration la nécessité d'un tel équipement afin de trancher définitivement les oppositions entre les théories néolamarckienne et néodarwinienne. Le point peut-être le plus éclairant est l'attitude de Giard lorsqu'il fut titulaire de cette chaire. De tous les néolamarckiens français, il fut certainement le moins expérimentateur, et revendiqua toujours l'intérêt de l'observation dans le domaine de l'histoire naturelle. C'est d'ailleurs probablement le seul aspect important à propos duquel il continua à suivre son ancien maître, Henri de Lacaze-Duthiers[381]. On lit sous sa plume, en 1896 :

> « Claude Bernard, vous le savez, divisait les sciences en deux catégories : les sciences de contemplation ou d'observation qui ne peuvent aboutir qu'à la prévision des faits : telles la Zoologie, la Botanique, la Géologie ; et les sciences expérimentales comme la Chimie, la Physique, la Physiologie qui sont explicatives, actives et conquérantes de la nature. […]
>
> Un pareil ostracisme résulte d'une fausse conception de l'expérience qui n'existait sans doute pas dans la pensée de notre illustre Maître, mais qui a pris corps peu à peu dans l'esprit de ses successeurs.
>
> Le professeur H. de Lacaze-Duthiers, au nom de la Zoologie tout entière et en s'appuyant sur l'autorité de Chevreul, a depuis longtemps protesté avec éloquence contre la prétention des physiologistes d'être seuls en état d'expliquer la nature.»[382]

Et pourtant, le moins expérimentateur de ces biologistes allait être l'initiateur du projet de laboratoire qui finit par se concrétiser en 1923 (Giard mourut en 1908). Giard, en effet, était persuadé que seule l'expérimentation pouvait préciser le rôle que jouaient les différents facteurs évolutifs, signe que la méthode expérimentale avait acquis un prestige épistémologique important durant le dernier tiers du XIXe siècle. Dès sa première leçon à la Sorbonne, consacrée à l'histoire du transformisme (1888), Giard insista pour que la France se donne les moyens de rattraper son retard :

> « Si la France a été devancée de quelques années par les nations étrangères en ce qui concerne l'établissement d'une Chaire de transformisme, elle peut reprendre bientôt le premier rang en

[381] Voir par exemple : H. de Lacaze-Duthiers, « Direction des études zoologiques », *Archives de zoologie expérimentale*, 1872, 1, pp. 17-48. Le nom de la revue qu'il fonda n'est évidemment pas sans rapport avec la controverse qui agita la biologie française à cette époque sur la place de l'expérimentation.
[382] A. Giard, « La méthode expérimentale en entomologie », 1911, *op. cit.*, p. 196 (1896).

créant un Laboratoire, sérieusement outillé, pour l'étude expérimentale des divers facteurs de l'évolution. »[383]

Ce vœu allait malheureusement rester longtemps sans écho, ce qui valut à Giard de répéter à de nombreuses reprises la nécessité d'un tel projet. Il légua à son élève, Maurice Caullery, la responsabilité de rendre réellement expérimentale l'étude des transformations évolutives chez les animaux. Comme son maître, celui-ci rappela dès sa leçon d'ouverture (1909) que la France se devait d'accorder plus de moyens à cette branche de la recherche biologique. En 1911, rappelant la position de Giard sur la place de l'expérimentation en zoologie, il indiqua clairement qu'il fallait emboîter le pas à la physiologie pour enfin fonder scientifiquement le transformisme :

> « Mais alors, lire les expériences faites sous nos yeux par la nature ainsi que le conseillait Giard, n'est pas tout l'effort que nous devons nous proposer. Nous serons évidemment réduits parfois à cette ressource, certains effets s'étant produits par l'action de facteurs hors de notre portée, dont le plus général, le plus puissant et le moins maniable est le temps. Toutes les fois qu'il sera possible, il faudra expérimenter à la façon du physiologiste. Envisagées de cette façon, la morphologie et la physiologie se confondent dans la méthode expérimentale.
>
> Appliquer cette méthode, en précisant rigoureusement le déterminisme, à l'étude de l'action des facteurs externes sur les organismes et faire porter les expériences sur des générations successives afin de connaître les effets héréditaires de cette action, c'est éprouver directement la valeur du lamarckisme. »[384]

L'année précédente, il avait ouvertement regretté que Giard ne fut pas davantage entendu, et que ce soit à l'étranger que les instituts réclamés par son maître virent d'abord le jour :

> « Eh bien ! quelles sont les installations dont dispose, vingt ans après ces appels précurseurs, la chaire d'évolution de l'Université de Paris ? En 1895, au bout de sept ans, Giard entrait en possession du petit laboratoire actuel, que vous pouvez voir au coin de la rue d'Ulm et de la place du Panthéon […]. Je n'ai pas besoin de vous souligner le contraste avec les établissements que vous avez vus tout à l'heure, non seulement pour le luxe des bâtiments […], mais aussi pour l'étendue. Voilà où en est en France, au bout de vingt ans, la

[383] A. Giard, « Histoire du transformisme», 1904, *op. cit.*, p. 3.
[384] M. Caullery, « Le Transformisme et l'expérience », *Biologica*, 1911, 1, p. 118.

réalisation d'une idée qui y a été formulée avant qu'on y songeât ailleurs, mais qui ailleurs a, comme vous l'avez vu, largement germé. »[385]

Le souci de scientificité fut donc au premier rang des préoccupations néolamarckiennes, à tel point qu'il influença certainement le type de théorie envisagée par ces scientifiques. En effet, nous l'avons déjà vu, le néodarwinisme fut accusé d'être une explication non causale, donc non scientifique ; or, le seul moyen de lier la variation à une cause matérielle était bien d'accepter l'influence du milieu sur la morphologie des organismes vivants. Non seulement le « lamarckisme » était une théorie susceptible de donner lieu à une expérimentation rigoureuse, mais plus encore, il apparaissait comme la *seule* théorie à même de remplir cette condition, et partant la seule à pouvoir être qualifiée de « scientifique ». L'influence de la méthodologie bernardienne se fit donc sentir jusqu'à l'intérieur même des notions qui vinrent structurer la théorie néolamarckienne ; il n'est pas exagéré de dire que la méthode orienta la théorie[386]. Caullery confirme :

> « La théorie darwinienne de la sélection n'a pour ainsi dire pas inspiré d'expériences ; à la réflexion elle ne le pouvait guère (et c'est peut-être son point le plus faible), parce qu'elle laisse complètement de côté les causes des variations et que le fait même de la sélection est à peu près impossible à réaliser, en dehors du milieu naturel où il est une conséquence d'une infinité de circonstances particulières. Le lamarckisme, qui attribue les variations à l'action directe des différentes forces extérieures, est au contraire susceptible d'une étude expérimentale, parce que nous pouvons introduire ou supprimer chacune de ces forces : chaleur, froid, lumière, humidité, etc. Mais, en raison des difficultés à établir des expériences significatives, difficultés tenant au fond même de la question ou aux moyens pratiques d'exécution, cette étude expérimentale a été peu cultivée jusqu'ici ; ce n'est guère que dans ces dernières années qu'elle a été vraiment abordée, et, sans méconnaître les mérites des

[385] M. Caullery, « L'étude expérimentale de l'évolution, ses problèmes, ses laboratoires », *Revue scientifique*, 1910, 48e année, p. 363.

[386] C'est nettement cette conception qui fit dire à J. Costantin :
« Plusieurs savants ont réclamé, dans ces dernières années, la fondation d'instituts scientifiques en vue d'étudier le grand problème de la transformation des espèces. Si l'on admet, plus ou moins implicitement, que l'expérience ne peut rien dans cet ordre de questions et que le hasard y fait tout, il faut avouer que les gouvernements auraient grand tort de gaspiller leur argent pour des fondations dont la tâche serait aussi mal définie. Je crois qu'il n'en est rien car toutes les métamorphoses des êtres s'opèrent grâce à l'intervention de causes physico-chimiques sur lesquelles l'homme peut agir. »
« Le transformisme tel que l'a conçu Darwin ne mérite pas d'être qualifié « expérimental » parce que cet illustre savant, au début du moins, ne croyait pas à l'action du milieu. »
J. Costantin, 1901, *L'hérédité..., op. cit.*, pp. 6-7, p. 27.

> biologistes du dernier demi-siècle, nous pouvons, je crois, dire que nous sommes encore à l'aube du transformisme expérimental. »[387]

La science française de la fin du XIXe siècle fut pour l'essentiel réductionniste, déterministe et expérimentaliste. Le transformisme fut donc développé de manière à répondre à ces normes épistémologiques, et ne pouvait pas ne pas mettre au centre de ses conceptions le lien causal milieu/organisme.

Si nous avons constaté l'appropriation du bernardisme par les néolamarckiens, il nous faut, pour finir, dire quelques mots sur le phénomène inverse : le legs intellectuel de Claude Bernard à l'attention de ses continuateurs dans le domaine des processus héréditaires. Car si Claude Bernard se désintéressa de l' « hérédité » dans la plupart de ses recherches, il aborda néanmoins cet objet au moins à deux reprises, dans son *Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France* (1867) et dans ses *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux* (1878). Nous aurons à y revenir plus longuement dans la deuxième partie de ce travail, mais notons dès à présent que, l'espace de quelques lignes, il envisagea la possibilité que l'expérimentateur put ébranler durablement la morphologie des êtres en faisant varier les paramètres physico-chimiques du milieu :

> « Dans l'état actuel des choses, nous voyons que l'hérédité ou la tradition organique paraît fixer les espèces, c'est-à-dire qu'elle semble donner aux organismes vivants un type de construction fixe et déterminé d'avance. Cependant, il y a beaucoup de variétés dans ces types qui viennent chaque jour se produire sous nos yeux par l'influence de diverses conditions physico-chimiques ambiantes que nous pouvons étudier. L'observation nous apprend en effet que, par les actions cosmiques et particulièrement par les modificateurs de la nutrition, on agit sur les organismes de diverses façons, et l'on crée des variétés individuelles qui possèdent des propriétés spéciales et constituent en quelque sorte des êtres nouveaux. »[388]

Un peu plus loin, il engage les futurs biologistes à travailler dans cette voie :

> « Mais l'individu vivant est encore capable d'acquérir pendant sa vie, sous l'influence de conditions cosmiques et de modificateurs divers, des aptitudes variées normales ou morbides, qui peuvent ensuite se transmettre par la tradition organique, c'est-à-dire par

[387] M. Caullery, 1910, « L'étude… », *op. cit.*, p. 355.
[388] C. Bernard, *Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en Francee*, Paris, 1867, pp. 110-111.

> l'hérédité. C'est donc d'abord sur ces cas, qui sont les plus faciles à observer, que le physiologiste expérimentateur devra porter son attention et diriger ses études, afin de déterminer le mécanisme physiologique à l'aide duquel les modifications nutritives imprimées aux parents arrivent à se transmettre aux descendants sous certaines formes déterminées. »[389]

Jean Gayon a émis l'hypothèse que cette brève incursion du physiologiste dans le champ des phénomènes héréditaires peut être vue comme le point de départ, à la fois chronologique et logique, des spéculations néolamarckiennes sur les modalités de la transformation des vivants[390]. On peut distinguer deux propositions dans cette hypothèse. D'une part, il est possible de ne prendre en compte que la part méthodologique de l'influence bernardienne. C'est d'abord celle-ci que nous avons cherché à évaluer ici, et nous pensons avoir montré, au-delà de tout doute raisonnable, qu'elle est bien réelle, et qu'elle fut pour partie à l'initiative de Claude Bernard lui-même. D'autre part, on peut également tenter de saisir la descendance des spéculations bernardiennes au niveau des contenus des théories néolamarckiennes. Là aussi, nous estimons qu'il y eut un lien génétique fort. Il nous appartiendra d'en faire la démonstration lorsque nous aborderons la notion d'hérédité telle qu'elle fut conçue par les néolamarckiens français (Partie 2).

S'il y eut certainement un legs direct de Claude Bernard aux premiers néolamarckiens français, l'influence de la physiologie sur l'orientation épistémologique de ce « nouveau » transformisme emprunta au moins une autre voie, celle tracée par Jules Marey (1830-1904). Ce brillant physiologiste, successeur de Flourens au Collège de France (1867), est principalement connu pour avoir mis au point tout une série de méthodes permettant l'étude dynamique des mouvements animaux, et ne fut d'ailleurs pas pour rien dans l'invention du cinématographe. Ce que l'on sait moins, c'est qu'il adhéra très tôt à une vision transformiste du monde vivant. En 1873, il publia un article (repris intégralement dans son livre *La machine animale*) dont le titre est exemplaire du projet néolamarckien : « Le transformisme et la physiologie expérimentale »[391]. En quelques lignes, tout comme Claude Bernard l'avait fait quelques années plus tôt, il expose tout à la fois l'ambition d'un transformisme physiologique et trace les grandes directions d'un programme de recherche :

---

[389] *Ibid*., pp. 112-113.
[390] J. Gayon, 1991, *op. cit.*Voir notamment les pages 171 et 172.
[391] J. Marey, « Le transformisme et la physiologie expérimentale », *Revue scientifique*, 1873, 11e année, pp. 813-822.

« Pourquoi serait-on plus rigoureux envers la théorie du transformisme ? Elle ne peut, dira-t-on, nous faire assister à la transformation d'une espèce animale en une autre, soit ; mais elle doit nous montrer une tendance à cette transformation. Si petite qu'elle soit, cette tendance, s'accentuant de plus en plus pendant la suite des siècles, pourra devenir une transformation aussi complète qu'on voudra la supposer.

Mais, ce qu'on est en droit d'exiger, dès aujourd'hui, des partisans du transformisme, c'est qu'ils nous montrent cette tendance : qu'ils nous fassent saisir sous forme d'une légère variation dans les caractères anatomiques de l'individu soumis à certaines influences dont l'action prolongée de générations en générations, pourra produire dans l'espèce des modifications de plus en plus profondes. Nul ne conteste que les caractères morphologiques des individus ne se transmettent, à des degrés divers, aux descendants de ces individus [avant Weismann] ; le point à démontrer, c'est la façon dont une cause extérieure agit pour imprimer à l'organisme la modification première. C'est à la physiologie expérimentale qu'appartient ce genre de recherches, elle peut dès aujourd'hui nous fournir des éléments d'une réelle valeur. »[392]

Un peu plus loin, il poursuit :

« On cherche aujourd'hui à préciser la relation entre les causes et les effets, à saisir les transitions graduelles que l'organisme animal ou végétal a pu subir quand il s'est trouvé dans des conditions nouvelles. On entrevoit l'influence que la fonction exerce sur l'organe même qui la produit. La formule brève et saisissante de M. J. Guérin : « *La fonction fait l'organe* », exprime d'une façon générale ce rôle modificateur dont jouit la fonction. Cette formule gagnera toutefois à être appuyée par des exemples particuliers.

Il faut montrer comment les os, les articulations, les muscles, se modifient de diverses façons, par l'effet de divers modes de fonctionnement ; comment l'appareil digestif, se pliant à des genres d'alimentation très divers, éprouve ainsi des transformations qui le mettent en rapport avec les conditions nouvelles où il se trouve ; comment un changement apporté à la fonction circulatoire amène dans le système vasculaire certaines modifications anatomiques prévues à l'avance ; comment enfin les sens acquièrent par l'exercice des qualités nouvelles, ou perdent par le repos leurs anciennes aptitudes. Ces changements de la fonction sous l'influence de la fonction elle-même s'accompagnent de modifications anatomiques dans l'appareil modifié physiologiquement.

[392] J. Marey, *La machine animale*, Bibliothèque scientifique internationale, Paris, 1873, p. 86.

> Saisir sur le fait une de ces transformations, montrer qu'elle se produit toujours d'une certaine manière dans une circonstance déterminée, telle est la première démonstration à fournir. »[393]

Cet appel sera entendu et les écrits de J. Marey furent largement connus des néolamarckiens français. Par exemple, lorsque Perrier dressa un premier bilan du nouveau transformisme, dès 1893, il reconnut la pertinence des questions posées par son confrère vingt ans plus tôt[394]. De même, Giard insista toujours pour que les travaux de Marey soient compris comme une précursion dans l'histoire récente du nouveau-lamarckisme[395].

La physiologie mécaniste et déterministe fut donc l'occasion de la renaissance du transformisme en France. Et incontestablement, jusque dans les détails mêmes de théories avancées, on retrouve les traces de cette origine, qui contribua au premier rang à la spécificité du transformisme français.

2.2 Un modèle non assimilé

La pensée bernardienne ne se laisse pas transposer facilement d'un champ disciplinaire à l'autre, et sa greffe dans le domaine des sciences de l'évolution fut un échec pour au moins trois raisons que nous examinerons successivement :

1. L'absence d'un concept défini capable de guider l'expérimentation en offrant une prise théorique sur le réel.
2. L'absence du « doute philosophique » capable de réorienter la théorie lorsque les faits s'en détournent.
3. L'absence de réflexion sur la légitimité de l'emploi de la méthode expérimentale dans le champ du transformisme.

La notion de plasticité sous-tend toutes les recherches expérimentales caractéristiques de la première phase du moment néolamarckien (1880-1900). Mais cette notion, qui affleure

---

[393] *Ibid.*, pp. 87-88.
[394] E. Perrier, 1893, *op. cit.*, pp. 503-505.
[395] A. Giard, « Le principe de Lamarck… », 1904, *op. cit.*, p. 146.
Voir également Ch.-A. François-Franck, *Marey (1830-1904), Eloge prononcé à l'Académie de médecine*, Paris, Masson, 17 décembre 1912, p. 43.

dans les textes, ne fut jamais définie explicitement. Certes, un concept scientifique peut se permettre de connaître plusieurs sens, éventuellement contradictoires (voir l'exemple classique du concept de gène) ; il ne peut en revanche éviter, sous peine d'insignifiance, de produire au moins une définition opérationnelle capable de guider l'expérimentation. Si la physiologie bernardienne s'est constituée comme science, c'est aussi parce que le concept de milieu intérieur offrait un arrière-plan théorique permettant l'interprétation de découvertes imprévues (comme la fonction glycogénique du foie) et guidant l'expérimentateur dans ses investigations ultérieures[396]. Ce concept est efficace car il rationalise la nouveauté des résultats expérimentaux. De la même manière, le darwinisme n'est devenu expérimental que dès lors que le concept de fitness offrait une prise sur le réel. On pourrait multiplier à l'envi ce type d'exemples, qui montrent que décidément la science est d'abord affaire de concept.

Qu'en est-il pour le transformisme expérimental ? Cette notion si floue de plasticité ne s'est jamais incarnée dans un énoncé opératoire, et ceci devait avoir des conséquences importantes. Cette lacune initiale allait participer à la confusion permanente entre ce qui ressort au domaine de l'adaptation véritable et ce que l'on appela plus tard l'accommodation. Dans un cas, il s'agit d'une caractéristique propre à l'espèce considérée, c'est-à-dire héréditaire. Dans l'autre il s'agit d'une caractéristique propre à l'individu qui a réagi aux variations du milieu qu'il a rencontrées ; et qui n'a aucune incidence sur sa descendance. C'est ainsi que les expériences de cultures comparées de Bonnier furent par la suite réinterprétées en termes nouveaux : elles ne montraient plus l'adaptation directe des végétaux, mais seulement leur capacité d'accommodation[397]. Par exemple, dans un livre classique consacré à la biologie végétale[398], Robert Gorenflot illustre la différence entre l'accommodation et l'adaptation en invoquant les résultats expérimentaux obtenus par Bonnier sur l'*Achillea millefolium*. C'est qu'enfin le concept d'accommodation offrait une

---

[396] Ce que Claude Bernard reconnaît : « Il est très important, pour bien comprendre l'application de l'expérimentation aux êtres vivants, d'être parfaitement fixé sur les notions que nous développons en ce moment. Quand on examine un organisme vivant supérieur, c'est-à-dire complexe, et qu'on le voit accomplir ses différentes fonctions dans le milieu cosmique général et commun à tous les phénomènes de la nature, il semble, jusqu'à un certain point, indépendant dans ce milieu. Mais cette apparence tient simplement à ce que nous nous faisons illusion sur la simplicité des phénomènes de la vie. Les phénomènes extérieurs que nous apercevons dans cet être vivant sont au fond très complexes, ils sont la résultante d'une foule de propriétés intimes d'éléments organiques dont les manifestations sont liées aux conditions physico-chimiques de milieux internes dans lesquels ils sont plongés. Nous supprimons, dans nos explications, le milieu interne, pour ne voir que le milieu extérieur qui est sous nos yeux. »
C. Bernard, 1865, *op. cit.* p. 103.

[397] A ce sujet, voir : S. Tirard, 2003, *op. cit.*, notamment les pages 183-185.

[398] R. Gorenflot, *Biologie végétale : Plantes supérieures*, Tome 1, *Appareil végétatif*, Paris, Masson, 1980, p. 198 et suivantes.

compréhension satisfaisante des expériences néolamarckiennes, dont on ne sut longtemps pas très bien ce qu'elles montraient réellement. En fait, la dichotomie accommodation/adaptation renvoie à la distinction, plus fondamentale, entre cause proximale et cause ultime, qui fut décidément un point aveugle de la théorie néolamarckienne. Pour les néolamarckiens, l'adaptation était une accomadation augmentée du temps, la cause ultime l'intégrale des causes proximales.

Sans définition théorique précise, les résultats expérimentaux, quels qu'ils puissent être, avaient peu de chance de venir corriger la théorie initiale, et c'est exactement ce qu'il advint. Pourtant, plus que tout autre, Claude Bernard avait insisté avec vigueur sur la nécessité de toujours douter de la théorie qui vient diriger l'expérimentation. Ainsi prévient-il :

> « La première condition que doit remplir un savant qui se livre à l'investigation dans les phénomènes naturels, c'est de conserver une entière liberté d'esprit assise sur le doute philosophique. »[399]

Cette fois-ci, il ne fut pas entendu par ses successeurs. A tel point que l'on pourrait reconnaître Félix Le Dantec lorsqu'il dresse le portrait du métaphysicien systématique :

> « C'est malheureusement ce qui est arrivé et ce qui arrive encore pour les hommes que j'appellerai des systématiques. En effet, ces hommes partent d'une idée fondée plus ou moins sur l'observation et qu'ils considèrent comme une vérité absolue. Alors ils raisonnent logiquement et sans expérimenter, et arrivent, de conséquence en conséquence, à construire un système qui est logique, mais qui n'a aucune réalité scientifique. »[400]

Sans définition opératoire, les résultats expérimentaux n'instruisent pas en retour la théorie, d'autant moins que l'on pense celle-ci comme fondée par principe. Ces deux écueils renvoient à un même troisième qui les sous-tend : l'absence de réflexion sur la possibilité d'employer l'investigation expérimentale physiologique dans le champ de la biologie évolutive. En effet, parce que cette extrapolation directe est illégitime, les néolamarckiens français furent bien incapables de préciser leurs notions, et parce qu'ils n'aperçurent pas cette difficulté, ils eurent une confiance excessive dans leurs présupposés théoriques.

---

[399] C. Bernard, 1865, *op. cit.*, pp. 68-69.
[400] *Ibid.*, p. 70.

Il est courant de caractériser la science comme une entreprise qui vise à l'élucidation de questions raisonnables. Rendre soluble un problème, c'est peut-être d'abord en définir la spécificité, et s'assurer que la méthodologie mobilisée en tient compte. Or, jamais chez les néolamarckiens, en tout cas pas avant la fin des années 1910, on ne lit de justification ou même d'hésitation quant à l'emploi de la méthodologie bernardienne dans le champ du transformisme. Pourtant, Claude Bernard lui-même avait prévenu que l'investigation expérimentale ne pouvait renseigner sur l'origine des formes des vivants :

> « C'est pourquoi nous séparons absolument la phénoménologie vitale, objet de la physiologie, de la morphologie organique dont le naturaliste (zoologiste et botaniste) étudie les lois, mais qui nous échappe expérimentalement et qui n'est pas à notre portée.
>
> La loi morphologique n'a pas à chaque instant sa raison d'être : elle traduit une influence héréditaire ou antérieure dont nous ne saurions effacer l'influence, une action primitive qui est liée à un ensemble cosmique général que nous sommes impuissants à atteindre. »[401]

C'est que dans un cas, celui de la physiologie, l'être vivant est une donnée, et l'expérimentation se borne à l'élucidation de son fonctionnement au sein de la nature actuelle. Le projet de la physiologie est nomothétique : établir les lois déterministes du fonctionnement animal. Alors que dans l'autre, celui de l'évolutionnisme, l'être vivant est ce qu'il faut expliquer. Un tel projet ne peut faire l'économie d'une démarche historique, sauf à réduire l'évolution à un simple développement, au sens étymologique du terme, ce qui ne fut jamais le cas du néolamarckisme. Or, une démarche historique ne peut évidemment pas reposer sur l'expérimentation dans la nature actuelle, puisqu'elle doit s'appuyer sur la reconstruction d'évènements singuliers passés. De là toutes les ambiguïtés et incohérences de la pensée néolamarckienne, incapable d'assurer ses fondements épistémologiques.

Cette confusion sur le type de méthode adéquate trouve son pendant lorsqu'on s'attarde sur l'idée de cause mise à contribution dans les textes néolamarckiens.

[401] C. Bernard, 1878, *op. cit.*, p. 341.

3. La nature de la cause, une ambiguïté fondatrice

Nous avons déjà indiqué l'incompréhension qui existait entre néodarwiniens et néolamarckiens lorsque ces derniers reprochaient aux premiers de postuler l'existence de variation sans cause (absence de cause efficiente) alors qu'ils se contentaient de poser comme hypothèse nécessaire qu'elles étaient sans orientation (absence de cause finale)[402] ; cette confusion se retrouva lorsqu'ils eurent à commenter les résultats produits par Hugo de Vries. De plus, à une autre échelle, celle du temps évolutif, ils reproduisirent ce type de confusion entre cause proximale et cause ultime, en effaçant la seconde au profit de la première, tendance qui trouva son expression la plus extrême chez Yves Delage, et qui d'ailleurs se lit dans le nom même qu'il donna à sa théorie, la théorie des « causes *actuelles* ». Enfin, même leur explication proximale de la transformation connaissait de sérieuses lacunes, puisqu'elle se réduisait le plus souvent, notamment chez les botanistes, à l'explicitation des conditions déterminantes de sa survenue.

Partisans farouches d'une vision causaliste de la nature, les néolamarckiens français étaient pourtant bien peu au clair sur le type de cause qu'ils voulaient exhiber.

3.1 La critique de la théorie des mutations

Lorsque Hugo de Vries proposa que les espèces se forment de manière saltatoire et définitive en une seule génération, il heurta directement les conceptions gradualistes de nombreux évolutionnistes. Hors des frontières françaises, les idées du botaniste hollandais allaient connaître un certain succès durant la première décennie du XXe siècle, et les biologistes néolamarckiens ne purent, de fait, ignorer ses résultats. En France, si ses idées furent critiquées, comme nous allons le voir, elles reçurent néanmoins un accueil bien plus favorable que les thèses de Weismann. Les botanistes, notamment, dès lors que le milieu

[402] En voici une nouvelle illustration :
« C'est là un des côtés commodes de la sélection naturelle. Que l'on prenne pour point de départ une variation désordonnée, quelle qu'elle soit, la sélection naturelle arrivera toujours à la mettre d'accord avec les constitutions ambiantes. Seulement existe-t-il des variations désordonnées, c'est-à-dire des variations spontanées, sans cause ? Est-il conforme à la méthode scientifique de revenir puiser, sans nécessité absolue, à la vieille doctrine de l'indétermination des phénomènes vitaux ? Et n'est-ce pas, en somme, ce que fait Weismann ? »
E. Perrier, 1893, *op. cit.*, pp. 509-510.

n'était pas regardé comme étranger à la mutation, les jugèrent en partie acceptables ; l'aspect rigoureux et expérimental des travaux du botaniste hollandais n'était évidemment pas sans lien avec la réception qui en fut faite par ces biologistes exépérimentateurs. Giard lui-même, durant les dernières années de sa vie, montra un vif intérêt pour ces études expérimentales de la transformation des espèces. C'est d'ailleurs lui qui aurait dû préfacer la traduction française de l'œuvre de de Vries (travail qui fut confié par Giard à Louis Blaringhem), mais la maladie puis la mort vinrent empêcher ce projet[403].

La critique fut surtout portée par Le Dantec puis Rabaud et s'organisa selon deux axes essentiellement. D'une part, elle mit en exergue la faillite du raisonnement saltationniste lorsqu'il s'agissait d'expliquer la genèse d'adaptations complexes, qui n'était compréhensible que dans un cadre gradualiste strict. C'est principalement au développement de cette critique que Le Dantec consacra son livre intitulé *La crise du transformisme* (1909).

Cette critique, non dénuée de pertinence, touche à l'essentiel dès les premières pages lorsque l'auteur pose d'une part la nécessité théorique du gradualisme et d'autre part le mode saltationniste de l'évolution selon de Vries :

> « Pour le philosophe, le transformisme est le système qui explique l'apparition *progressive* et *spontanée* de mécanismes vivants *merveilleusement coordonnés* comme celui de l'homme et des animaux supérieurs. […] La théorie des mutations ou variations brusques présente un certain intérêt au point de vue de l'explication de la variété des formes animales ou végétales ; encore essaierai-je de vous montrer qu'elle ne suffit pas à elle seule à cette explication. Mais si la découverte de mutations brusques entraîne les naturalistes à nier avec de Vries la valeur des transformations lentes dans la fabrication des espèces actuelles, alors mon affirmation de tout à l'heure n'est plus paradoxale du tout, et la théorie des mutations est véritablement la négation du transformisme système philosophique. »[404]

---

[403] En guise de préface à la traduction (dédicacée à Giard) réalisée par L. Blaringhem, on lit :
« M. Le professeur Hugo de Vries a voulu placer en tête de ce livre le nom du savant biologiste français qui devait le présenter au public. Seules, les premières atteintes de la maladie, dont le dénouement devait être si cruel pour le monde scientifique, avaient contraint Giard à retarder l'accomplissement d'une promesse qui lui était chère.

Dans son enseignement à la Sorbonne, où il exposait tous les progrès de la science de l'Evolution, le Professeur Giard avait fait une place de plus en plus grande à la théorie nouvelle de la mutation. Par ses leçons et par ses conseils, il orientait ses élèves vers l'étude expérimentale de l'origine des espèces et des variétés. Je remplis un devoir pieux et je désire donner un témoignage de ma profonde reconnaissance envers mon maître, en lui faisant hommage d'un travail entrepris sous sa direction. »
H. de Vries, *Espèces et variétés*, *Leur naissance par mutation*, traduction et préface de L. Blaringhem, Alcan, 1909, p. i.

[404] F. Le Dantec, *La Crise du transformisme,* 1909, *op. cit.*, pp. 2-3.

Le transformisme est en « crise » car dans la forme que lui donne de Vries l'origine de la complexité des adaptations est incompréhensible. En posant la discontinuité du mode évolutif en principe général, le botaniste hollandais ne fait que réintroduire « l'ancienne théorie des cataclysmes, avec cette différence que, dans l'hypothèse de de Vries, les cataclysmes sont intérieurs à la plante »[405].

Conjointement à cette critique théorique, Le Dantec en formule une seconde, d'ordre méthodologique. L'allure expérimentale de la théorie des mutations, fondée sur l'étude méticuleuse et prolongée de nombreux plants de l'espèce *Oenothera lamarckiana*, fut pour beaucoup dans le succès rencontré par les idées de de Vries. Or, c'est cette prétention expérimentale que Le Dantec contesta : selon lui, il ne s'agit pas là d'expérimentations, car la nature n'a, à aucun moment, été contrainte par le scientifique. Tout au plus peut-on parler d'observations plus ou moins rigoureuses :

> « Mais le mot expérience est-il bien applicable aux travaux de de Vries ? Il a vu apparaître des mutations sans savoir pourquoi ; elles ont apparu en petit nombre au moment des fécondations ; c'est donc la nature qui a produit ces mutations sans que l'expérimentateur ait eu à jouer de rôle dans leur production ; puis, les mutations ont été conservées à l'abri des fécondations croisées ; voilà tout ; il y a eu observation consciencieuse, mais non expérimentation proprement dite, puisque les résultats importants ont été obtenus sans l'intervention de la volonté du chercheur. »[406]

Cette critique d'ordre méthodologique déboucha logiquement sur la critique principale qui fut commune à bon nombre des néolamarckiens français : si de Vries qualifie les mutations de « spontanée », c'est uniquement parce qu'il a échoué dans la mise en évidence des paramètres causaux. Et cet échec est bien évidemment dû à la non prise en compte du milieu dans les études qu'il réalisa.

Bien que nettement moins critique que ses collègues zoologistes, car plus enclin à accepter une évolution discontinue et accélérée du fait de l'extrême plasticité des végétaux, Costantin insista néanmoins toujours pour que les partisans du mutationnisme soient plus vigilants à l'égard du rôle du milieu[407] :

---

[405] *Ibid*. p. 116.
[406] *Ibid*. p. 55.
[407] Et ce faisant, renouvela une nouvelle fois la confusion quant à ce qu'il fallait comprendre par le terme de « cause » :

> « Il semble donc bien, malgré cette objection assez grave de M. Le Dantec [celle formulée dans son livre sur *La Crise du transformisme*], que la science ait fait une acquisition sérieuse avec la découverte de la mutation ; mais ce phénomène n'est pas inaccessible aux actions extérieures ; comme l'affirme M. de Vries, il n'a pas sa cause exclusivement dans l'œuf, car, par des traumatismes variés, M. Blaringhem [élève de Costantin, et traducteur de de Vries] a fait naître pour le Maïs une mutation très étendue et très remarquable dont on connaît la cause. »[408]

On retrouve bien là le mode de pensée typiquement bernardien, qui recherche inlassablement la « cause » des phénomènes vitaux dans les paramètres du milieu. Si ce lien causal n'a pu être établi, cela ne peut être le signe d'un indéterminisme, mais plutôt la marque d'un manque de rigueur :

> « De ce qui précède, il résulte que, si un phénomène se présentait dans une expérience avec une apparence tellement contradictoire, qu'il ne se rattachât pas d'une manière nécessaire à des conditions d'existence déterminées, la raison devrait *repousser le fait* comme un fait non scientifique. Il faudrait attendre ou chercher par des expériences directes quelle est la cause d'erreur qui a pu se glisser dans l'observation. Il faut, en effet, qu'il y ait eu erreur ou insuffisance dans l'observation ; car l'admission d'un fait sans cause, c'est-à-dire indéterminable dans ses conditions d'existence, n'est ni plus ni moins que la négation de la science. De sorte qu'en présence d'un tel fait un savant ne doit jamais hésiter ; il doit croire à la science et douter de ses moyens d'investigation. Il perfectionnera donc ses moyens d'observation et cherchera par ses efforts à sortir de l'obscurité ; mais jamais il ne pourra lui venir à l'idée de nier le *déterminisme* absolu des phénomènes, parce que c'est précisément le sentiment de ce déterminisme qui caractérise le vrai savant. »[409]

« D'ailleurs un examen attentif des résultats complets qu'il donne de la mutabilité de l'*Oenothera Lamarckiana* pourront peut-être lui donner l'éveil. […] N'est-on pas tenté de penser en lisant cette description que l'on a affaire à une monstruosité due à une influence extérieure comme celle d'un parasite par exemple. Si cette remarque est vraie nous croyons qu'on ne peut pas dire que « les nouveaux caractères apparaissent sans direction aucune, comme le veut le grand principe darwinien de l'évolution ». L'intervention du hasard dans la variation est une manière de voir contre laquelle nous nous révoltons et nous affirmons sans hésiter qu'il n'y a jamais *génération spontanée* d'une espèce sans cause et sans orientation. »
J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, pp. 42-43.

[408] J. Costantin, 1909, *op. cit.*p. 646. Pour une analyse des expériences de Blaringhem, voir Partie 3, chapitre 8, 3.

[409] C. Bernard, 1865, *op. cit.*, p. 90.

C'est donc bien *a priori* que les résultats de de Vries sont contestés. Et l'on eut tôt fait de pointer du doigt une certaine forme d'incompétence expérimentale. Rabaud, polémiste infatigable, ne dit pas autre chose lorsqu'il déclare :

> « Est-il démontré que les actions extérieures sont sans effet profond ? Sur quel indice M. de Vries se fonde-t-il pour limiter ainsi l'influence du milieu ? Qu'est-ce qui nous prouve que les traumatismes, si brillamment mis en œuvre par M. Blaringhem, n'ont qu'un rôle accessoire ? Rien, sinon l'arbitraire le plus absolu, derrière lequel on aperçoit, étonnement déformée, la Pangénèse de Darwin ; rien, vraiment rien, sinon, peut-être, une méconnaissance regrettable de la notion de milieu. Parce que M. H. de Vries n'a pas pu ou su démêler les éléments de ce mélange extrêmement complexe qui fait le milieu ; parce qu'il a cru constater la permanence des quelques éléments connus de lui ; parce qu'il a reculé devant les difficultés d'une analyse complète, il nie purement et simplement. »[410]

C'est notamment pour « démêler » les influences du milieu qu'il encouragea Delcourt et Guyénot dans leurs premières expérimentations sur la drosophile, qui avaient pour but de lier l'apparition de mutants à la variation de paramètres environnementaux nutritifs[411]. Ironie de l'histoire, ce fut précisément l'échec de ce programme de recherche qui conduisit Guyénot à devenir l'un des généticiens continentaux les plus respectés, et donc l'un des adversaires les plus farouches de Rabaud, ce que lui permettait son exil à Genève.

Pourtant, de Vries n'affirma jamais[412], même si ses écrits sont parfois peu clairs, que les mutations sont des phénomènes sans cause, mais se contenta de postuler qu'elles sont fortuites ; ceci lui permettait d'expliquer pourquoi il existe, surtout chez les plantes, tant de caractères ornementaux qui, à l'évidence, ne présentent aucune fonction adaptative. Sa théorie était donc pour partie motivée par les excès adaptationnistes de certains néodarwiniens. Quant à l'origine causale des variations phénotypiques, il en rendait compte par sa théorie des pangènes. Ces entités, unités héréditaires fondamentales, étaient responsables de la morphologie des organismes, à la manière des déterminants de Weismann. En général, ils présentaient une très grande stabilité, ce qui garantissait la constance des espèces. Mais, à de rares moments, survenait une période de « mutabilité » durant laquelle ces pangènes variaient,

---

[410] E. Rabaud, « La théorie de la mutation d'après M. de Vries », *Revue des Idées*, 1908, 5, p. 541.
[411] A. Delcourt, E. Guyénot, « Génétique et milieu – Nécessité de la détermination des conditions. Sa possibilité chez les Drosophiles. Technique. », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1911, 45, pp. 249-332.
[412] Pour un exposé clair et complet de la théorie de de Vries, voir :
S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*, pp. 589-608.

entraînant l'apparition soudaine de transformations phénotypiques. La mutation était conçue comme la conséquence de la variation des pangènes, et connaissait donc une cause efficiente. Néanmoins, le point le plus obscur de la théorie de de Vries fut bien l'explication de l'origine de cette période de mutabilité ; il consentit, brèche dans laquelle s'engouffrèrent les critiques néolamarckiennes, que celle-ci pouvait trouver sa cause dans quelque changement dans l'environnement[413]. Mais cette cause n'était investie que du rôle de facteur déclenchant, l'essentiel étant laissé à la structure même des pangènes et à leur potentialité intrinsèque de variation.

Quoi qu'il en soit des limites de la théorie de de Vries, une chose demeure certaine : il ne postula pas que les mutations se produisent sans cause, mais il jugea la connaissance de celle-ci comme sans importance car il suffisait à sa théorie qu'elles surviennent sans direction adaptative, soit de manière fortuite. Or, pour les néolamarckiens français, cette distinction fut largement incomprise ; d'où la série de critiques qui furent formulées, parfois avec violence, à l'égard des idées du botaniste hollandais. Cet épisode est l'illustration parfaite de la confusion qui régnait alors sur ce qu'il fallait entendre par « cause de la variation ». L'ambiguïté qui en résultait empêchait les biologistes français de comprendre que les organismes actuels, lorsqu'ils répondent aux sollicitations du milieu, le font sous le mode d'une double causalité. L'une des causes tient pour partie aux caractéristiques du milieu et pour l'autre à la constitution interne propre de l'organisme, c'est la cause proximale. L'autre, qui ne trouva pas sa place dans les spéculations néolamarckiennes, relève du passé de l'espèce à laquelle appartiennent les organismes, c'est la cause ultime.

[413] De Vries fut très peu explicite à ce sujet. On lit toutefois :
« De cette discussion, nous pouvons conclure qu'une grande partie des variations progressives et qu'une partie moins considérable des mutations régressives constituent des groupes de changements qui ont pour origine des actions extérieures communes. Les périodes dans lesquelles ces groupes de changements se produisent constituent les périodes de mutations. »
H. de Vries, 1909, *op. cit.*, p. 450.

3.2 La double causalité propre aux vivants

Ce manque théorique dans la pensée néolamarckienne a déjà été abordé plusieurs fois, nous nous bornerons donc ici à en préciser deux points essentiels :

- La cause proximale de la variation évolutive fut abusivement réduite à son simple déterminisme environnemental.
- La cause ultime fut alors réduite à son tour soit à la simple consolidation par la durée des effets du déterminisme proximal, soit fut même quasiment niée par certains auteurs (Le Dantec, Delage).

Ces deux confusions ou au moins ces deux ambiguïtés se lisent nettement chez Costantin, dans un passage que nous avons déjà cité, où il est particulièrement clair quant à la tâche qui incombe au transformiste expérimentateur :

> « Quand nous nous plaçons dans des conditions données de milieu, nous voyons certaines modifications déterminées se produire. Il est bien certain que nous n'entendons pas dire que c'est le climat qui est la « cause » des changements ; la science ne poursuit pas la cause des phénomènes ; elle n'en recherche que le déterminisme. C'est bien en vertu des propriétés « intrinsèques et innées » que réagit la plante, mais la réaction ne se produit que si le végétal est placé dans des conditions physico-chimiques déterminées. C'est tout ce que nous avons voulu dire, et cette explication provisoire nous suffit. »[414]

Costantin admet sans équivoque que non seulement il ne s'intéresse pas à l'origine de l'adaptativité de la réponse organique (cause ultime), mais que le mécanisme physiologique en lui-même (cause proximale) ne constitue pas l'objet de ses recherches ! En d'autres termes, il juge qu'il n'a pas à produire une explication protoplasmique des capacités plastiques des êtres vivants. Dès l'origine, ce transformisme se désintéressa des *processus* causaux, quels qu'ils soient, pour se concentrer presque exclusivement sur l'élucidation du *déterminisme* physico-chimique de ces processus. En ce sens, il ne produisit jamais d'explication véritable (Chapitre 8).

Or, la vraie « cause » des adaptations des organismes ne peut évidemment être limitée aux facteurs déclenchants du milieu. Weismann eut beau jeu d'insister sur l'échec des

[414] J. Costantin, 1898, *op. cit.*, pp. 88-89.

raisonnements des botanistes expérimentateurs. Les critiques qu'il adressait dès la fin des années 1880 à Detmer valent sans aucune modification pour les néolamarckiens français, et d'abord pour Bonnier et Costantin :

> « Si l'on retourne les branches de Thuya de telle sorte que les parties supérieure et inférieure prennent la place l'une de l'autre, la structure anatomique du bourgeon se modifie aussi ; le côté qui était destiné, à proprement parler, à former le côté inférieur, mais dont un procédé artificiel a fait maintenant le côté supérieur, prend aussi la structure du côté supérieur, et il s'y développe le parenchyme à palissade caractéristique. D'autre part ce qui était destiné primitivement à former le côté supérieur prend maintenant les caractères du parenchyme spongieux du côté inférieur. Detmer en tire la conclusion que la structure dorso-ventrale des bourgeons du Thuya est la conséquence d'une influence extérieure, et que « d'après tout ce que nous savons, la lumière doit être considérée comme le facteur déterminant. »
>
> Cette conclusion repose simplement sur une *confusion* d'idées. Que la lumière soit dans l'expérience en question l'occasion de la modification de structure, personne ne le met en doute, mais ce dont on doute, c'est que ce soit là la cause qui a donné au bourgeon de Thuya la faculté de former un parenchyme palissadique et un parenchyme spongieux. »[415]

Un autre paradoxe du néolamarckisme français est d'avoir voulu s'attaquer au problème de l'évolution des espèces tout en refusant de prendre en compte, ou au moins en ne prenant pas suffisamment en compte, l'aspect temporel de ce processus ! Pour expliquer cet état de fait, on peut d'abord avancer l'hypothèse que le positivisme auquel furent attachés ces biologistes n'était pas une posture qui prédisposait à tenir pour important le problème de l'origine des propriétés plastiques du vivant. La physique, pour sa part, peut bien se contenter de rechercher le déterminisme actuel des phénomènes, sans faire d'hypothèse sur la nature et l'origine des forces que les expériences révèlent. Car dans les sciences de la matière, le jeu actuel des lois suffit à une explication complète. Mais il en va tout autrement si l'on veut faire

[415] A. Weismann, « Des prétendues preuves botaniques de l'hérédité des caractères acquis », in 1892, *op. cit.*, pp. 517-518. Critique qui le conduit à nouveau à questionner l'origine de l'adaptativité :
« Ce qui est vrai du bourgeon de *Thuya* l'est aussi des deux autres faits allégués par Detmer en faveur de la puissance transformatrice des influences extérieures. Je veux parler du cas des Tropéolées, qui, en poussant à l'air humide, donnent naissance à des feuilles ayant d'autres caractères anatomiques que celles qui croissent à l'air sec ; et des différences dans la structure des feuilles de beaucoup de plantes, suivant qu'elles poussent au soleil ou à l'ombre. Toutes ces différences ne prouvent rien pour l'action directe d'influences extérieures sur des différences de structure. Comment voudrait-on expliquer que dans tous ces cas les feuilles se modifient de la manière la plus appropriée ? Faudrait-il admettre que dès l'origine les organismes sont disposés de telle sorte qu'ils doivent réagir à l'égard de changements de conditions par des modifications appropriées ? » p. 521

œuvre de science dans le domaine du transformisme, car en biologie, les « lois » sont d'abord des régularités inscrites dans des structures concrètes et historiques ; l'explication par les causes proximales, eût-elle été consistante (ce qui ne fut pas même un projet) ne peut en aucun cas « suffire ». En tout cas, ces scientifiques furent bien incapables d'articuler leurs *a priori* proximalistes avec le phénomène si spécifiquement biologique de l'hérédité. Et sûrement faut-il lire dans l'un des derniers textes d'Alfred Giard le début d'un aveu :

> « Comme l'a fort judicieusement indiqué Emile Picard, la mécanique classique fondée sur les principes découverts par Galilée et par Newton, et telle qu'elle a été constituée par Lagrange, est caractérisée d'abord par le fait que ses équations différentielles sont de second ordre. Il en résulte que le mouvement d'un système isolé est déterminé par la connaissance des positions et des vitesses, ou si l'on veut par l'état à un instant donné et à l'instant infiniment voisin. *Les états antérieurs n'interviennent pas*. La connaissance du passé est inutile. L'hérédité est un vain mot. En outre, si le système isolé est, comme on doit le supposer, conservatif, il est réversible. Or l'évolution est irréversible et nous ne pouvons appliquer à l'ensemble des êtres vivants un système d'équations différentielles où le temps n'intervient qu'au second degré, c'est-à-dire sans signe, où par conséquent le passé ne se distingue pas de l'avenir, ce qui est contraire à toute idée d'évolution. Pour le moment, le champ de la mécanique semble donc limité à l'étude de certaines catégories de phénomènes biologiques, les phénomènes réversibles [ceux des causes proximales], et l'on devrait renoncer à tout espoir de donner une explication mécanique des faits où interviennent l'hérédité et l'évolution [ceux des causes ultimes]. Jusqu'à ce que cette antinomie soit résolue par de nouveaux progrès de la science, il est pour le moins téméraire de vouloir faire entrer nos conceptions biologiques dans le lit de Procuste d'une mécanique trop étroite. »[416]

Cette tendance à vouloir minimiser les causes ultimes (voire à les annuler) au profit des causes proximales, elles-mêmes très souvent réduites à leur simple déterminisme, trouve son aboutissement dans la théorie des causes *actuelles*[417] de Delage, dont on peut dire qu'elle représente une sorte de passage à la limite des idées néolamarckiennes. Mais même chez les autres évolutionnistes français, qui pourtant ne retirèrent pas à l'hérédité tout pouvoir, on comprend qu'une explication n'était satisfaisante que dès lors qu'elle faisait appel le moins

[416] A. Giard, préface au livre de J. Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, 1908, *op. cit.*, p. XIV.
[417] Une précision importante doit être apportée : la théorie de Delage ne renvoie pas à une conception *actualiste*, au sens classique du terme, de l'évolution. Elle indique que seuls les phénomènes actuels, c'est-à-dire développementaux, sont responsables de l'adaptation des phénotypes (*via* l'hypothétique processus de l'excitation fonctionnelle).

possible à cette propriété jugée bien obscure, pour ne pas dire métaphysique. Pour preuve, le seul néolamarckien qui se soit vraiment préoccupé de l'origine de l'adaptativité dans les réponses organiques, F. Le Dantec, élabora une théorie qui rendait compte de cette propriété exclusivement par le jeu *actuel* d'évènements sélectifs (cf. Chapitre 2, C., 1.).

Parce qu'elle ne sut pas distinguer les différents types de causes à l'œuvre dans le monde vivant, la pensée néolamarckienne ne put circonscrire la place théorique qu'il fallait assigner à la notion de plasticité, qui venait pourtant motiver la totalité des recherches expérimentales. De là l'absence de définition opératoire qui entretenait la confusion entre le physiologique et l'évolutif, et la difficulté symétrique à comprendre ce qui relevait de l'hérédité dans la construction d'un organisme vivant. Car les mêmes raisons qui avaient rendu impossible la conceptualisation de l'idée de plasticité allaient entraîner des conséquences identiques lorsqu'il s'agit de formuler une définition claire de la notion qui en était quelque chose comme le complémentaire, celle d'hérédité.

DEUXIEME PARTIE : L'HEREDITE DU VIVANT, EXPLIQUER L'IDENTITE

Le néolamarckisme français fut une compréhension de la nature fondée sur les catégories de causalité et de continuité, la première étant considérée, au moins dans un premier temps, comme primant la seconde. La causalité, principalement mobilisée comme mode de rapport entre un milieu abiotique et l'organisme réduit à son protoplasme, fut incarnée par la notion de plasticité, qui était censée permettre l'explication directe et immédiate des formes vivantes. Mais nous l'avons vu, cette étiologie échoua à constituer sa rationalité, et demeura un empirisme de constat, faute noatmment d'avoir pu produire une réflexion théorique suffisante à propos de cette notion de plasticité (confusion cause prochaine/cause ultime, accommodation/ adaptation).

Les conclusions auxquelles nous sommes parvenu à la fin de la partie précédente pour l'idée de plascticité valent pour la notion complémentaire (en tout cas vue comme telle) d'hérédité. Celle-ci devait rendre compte de la stabilité relative des formes vivantes au fil des générations, qui sinon s'annuleraient de manière récurrente sous l'empreinte de milieux potentiellement différents (position limite, sortant du cadre du transformisme). A nouveau donc, il y eut échec de rationalisation dans cet épisode qui débuta en fait avec l'irruption de Weismann sur la scène évolutionniste, à partir du milieu des années quatre-vingts ; c'est de cet échec dont nous nous proposons de retracer l'histoire.

Il s'explique par des raisons semblables à celles que nous avons relevées pour rendre compte de l'échec de la conceptualisation de la notion de plasticité ; d'abord, l'acceptation de l'idée de continuité du vivant engagea le néolamarckisme dans une compréhension classique, dans le sens de commun et premier, du processus de reproduction, où la continuité matérielle tint lieu d'explication aux phénomènes héréditaires. Cette orientation, analogue de la perception protoplasmique de l'organisme dans l'élaboration de l'idée de plasticité, fut semble-t-il un obstacle à la constitution d'une définition opératoire de l'hérédité. Aussi l'hérédité, qu'il s'agisse du processus général ou plus particulièrement de l'hérédité des caractères acquis, fut-elle comprise de manière extrêmement vague et peu spécifiée. Ceci aboutit aux mêmes limitations : l'impossibilité de produire une explication physiologique du

processus, sur le plan théorique, et parallèlement, sur le plan expérimental, l'extrême pauvreté des programmes mis en œuvre (comme lors du temps fort du transformisme expérimental), qui ne dépassèrent pas, là aussi, le stade du phénoménalisme.

Moins encore que lorsqu'il traita la question de la variation sur le mode de la plasticité, le néolamarckisme français ne trouva à incarner sa métaphysique lorsqu'il dut affronter, contraint par Weismann, la question de la nature et du fonctionnement de l'hérédité biologique. Mais à la différence de la notion de plasticité, le fait que celle d'hérédité ne fut que plus tardivement, et d'abord par réaction, un objet de questionnement semble bien indiquer qu'elle ne fut pas constitutive de ce néolamarckisme. L'occasion de souligner à nouveau l'idée que l'acquisition des caractères et surtout le déterminisme causal de celle-ci fut l'essence de ce transformisme, alors que leur transmission n'en fut qu'un aspect secondaire.

CHAPITRE 4 : LA REPRODUCTION COMME SIMPLE BOURGEONNEMENT

« Tout d'abord se renverse [avec Weismann], pour ainsi dire, la proposition selon laquelle l'enfant n'est qu'un bourgeonnement des parents. »[418]. En une courte phrase, François Jacob marque avec précision ce qui rendit tout dialogue très difficile entre les néodarwiniens et la plupart des biologistes français jusqu'à la fin du XIXe siècle. La dichotomie proposée par Weismann entre lignée germinale et cellules somatiques[419] fut en effet l'occasion d'une rupture dans la compréhension des phénomènes connexes de l'hérédité et de la reproduction.

Jusque là, et en France peut-être davantage qu'ailleurs, le rejeton était pensé comme une excroissance qui avait fini par gagner son individualité, ou au moins son autonomie physiologique. Il ne représentait rien de nouveau, ne faisant que re-produire les caractéristiques de son ou ses parents. Aussi lit-on au fil des pages néolamarckiennes cette idée, certes d'ancrage ancien, mais néanmoins fondatrice que la suite des générations ne constitue finalement que les diverses formes prises par un *même* protoplasme, indéfiniment transformé. La *continuité* du monde vivant, rendue obligatoire par la victoire de Pasteur sur Pouchet, sert alors de modèle au fonctionnement de la reproduction : celle-ci n'est plus que la *continuation* du protoplasme, et la séparation entre les générations finit par devenir une illusion. Une fois encore, il nous faut noter l'identité de conception entre les néolamarckiens français et Claude Bernard. Par exemple, celui-ci déclarait en 1878 :

> « Au début du développement d'un être vivant quelconque, il y a un protoplasma préexistant qui vient des parents et siège dans l'œuf. Ce protoplasma s'accroît, se multiplie et engendre tous les protoplasmas de l'organisme. En un mot, de même que la vie de l'être nouveau n'est que la suite de la vie des êtres qui l'ont précédé, de même son protoplasma n'est que l'extension du protoplasma de ses ancêtres. C'est toujours le même protoplasma, c'est toujours le même être. »[420]

---

[418] F. Jacob, *La logique du vivant*, Gallimard, 1970, p. 235.
[419] Celle-ci fut très vite (dès 1885) remplacée par la dichotomie plasma germinatif/plasma somatique qui ne nécessitait pas une séparation radicale et précoce des lignées cellulaires.
[420] C. Bernard, 1878, *op. cit.*, p. 208.
On pourra comparer cette citation à ces propos de Le Dantec :

Cependant, bien qu'il soit nécessaire de rappeler la correspondance entre les vues néolamarckiennes et celles de Claude Bernard, il faut aussi souligner que ce genre d'idées connaît une très longue histoire, et un ancrage dans la culture biologique française qui trouve son origine dans des époques bien antérieures à l'œuvre de l'illustre physiologiste. L'idée que la reproduction est un phénomène d'importance secondaire, qui ne fait que permettre la continuité des vivants, et éventuellement, dans une optique transformiste, leurs développements, est en effet un lieu commun de la pensée biologique des XVIIIe et XIXe siècles. On trouve par exemple une conception totalement analogue dans la théorie de Lamarck[421], chez qui la reproduction ne fut « jamais qu'une expansion du développement, non un phénomène *sui generis* qui donnerait la clef de l'histoire de la vie »[422].

Cette réduction de la reproduction au bourgeonnement s'insère et se développe dans un schéma connaissant, dans la pensée néolamarckienne, trois axes principaux. D'abord, du point de vue empirique, il n'est certainement pas anodin que la plupart de ces biologistes (à l'exception notable d'Etienne Rabaud) travaillait sur des organismes chez qui la reproduction asexuée était courante, voire dominante et qui de plus ne montraient pas clairement l'isolement précoce d'une lignée germinale au cours de l'ontogenèse. Une théorie de la variation intégralement fondée sur une combinatoire opérant par reproduction sexuée (celle de Weismann) avait alors toutes les chances de leur paraître comme étant la généralisation abusive d'un cas particulier[423]. Et c'est exactement ce qu'il advint.

Ensuite, du point de vue théorique, cette identification s'articule à deux postures, l'une touchant à la nature même de la vie, l'autre aux rapports qui existent entre la constitution d'un organisme et sa morphologie. Quant à la première, il n'est plus surprenant de constater que la

---

« A un certain point de vue, on peut comparer l'évolution spécifique, qui se produit dans une lignée d'individus, à l'évolution individuelle d'un individu éternel qui, de temps en temps, subirait des mues encore plus complètes que celles des crustacés, redeviendrait périodiquement une masse plastique capable de se fabriquer en entier un nouvel équilibre. »
F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, p. 271.

[421] On retiendra entre autres :
« La faculté de se reproduire n'est qu'une extension de la faculté de développement et d'accroissement qui se trouve plus ou moins perfectionnée, selon le mode de régénération où les individus ont pu parvenir. »
Lamarck, 1802, *op. cit.*, pp. 203.

[422] J. Gayon, 2006, *op. cit.*, p. 132.

[423] C'est pourquoi Costantin consacra un chapitre entier d'un de ses livres de synthèse (*L'hérédité acquise, Chapitre III : Hérédité dans la reproduction asexuée (Variétés horticoles et agricoles. Hybrides de greffe.)*) à l'étude des phénomènes d'hérédité dans la reproduction asexuée. Dans cet ouvrage, il déclare de manière ironique, pour bien montrer l'insuffisance des idées weismanniennes :
« Toute variation résulte de la fécondation et de la fusion de plasmas ancestraux distincts. Il découle de là qu'il n'y a pas de variation ni de sélection chez les espèces à reproduction asexuelle. »
J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 17.

vie, pour ces biologistes, doit d'abord se caractériser, et même peut-être se définir, par le processus de nutrition qui relie l'être vivant à son milieu. Développement, croissance, reproduction, ne sont plus que trois moments artificiellement distingués dans un continuum expansif[424]. La seconde articulation constitue l'opposition majeure entre la philosophie biologique des néolamarckiens français et celle pourtant si proche de Claude Bernard. En effet, si celui-ci n'a cessé d'insister sur l'indépendance de la forme et de la matière[425], ceux-là, au contraire, revendiquèrent que la morphologie n'était en fin de compte qu'une conséquence de la constitution chimique des protoplasmes. Cette opposition fut en fait la condition de possibilité d'un transformisme bernardien. Elle engagea ces biologistes dans une conception extrêmement pauvre et peu opératoire du phénomène de l'hérédité (Chapitre 5, 3.).

1. L'importance de la reproduction asexuée

Comme Lamarck un siècle auparavant, les néolamarckiens français furent des zoologistes ou des botanistes spécialisés dans l'étude des groupes pouvant, pour la plupart, se reproduire par voie asexuée (végétaux, animaux invertébrés, unicellulaires). Et de la même manière que la reproduction sexuée fut toujours source de tracas pour Lamarck, elle fut traitée comme un cas marginal par ceux-ci. Rien, ni dans les objets qu'ils étudiaient au quotidien, ni dans les idées qu'ils développaient à leurs propos, ne les prédisposait à accorder une place importante au processus de reproduction sexuée.

---

[424] De manière tout à fait remarquable, A. Giard fit figurer cette citation de C. Bernard en tête d'un article consacré à la parthénogénèse : « La sexualité qui est l'expression la plus élevée des phénomènes générateurs, est liée étroitement avec les phénomènes nutritifs. La fécondation n'est en réalité qu'une impulsion nutritive donnée à l'élément, à la cellule organisée d'où procède l'être nouveau. » (Cours de 1874)
A. Giard, « Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires », in *Cinquantenaire de la Société de Biologie, Volume Jubilaire*, Masson, 1899, pp. 654-667.

[425] On peut noter, entre autres :
« L'être vivant est un protoplasma façonné ; il a une forme spécifique caractéristique. Il constitue une machine vivante dont le protoplasma est l'agent réel. La forme de la vie est indépendante de l'agent essentiel de la vie, le protoplasma, puisque celui-ci persiste semblable à travers les changements morphologiques infinis.

La forme ne serait donc pas une conséquence de la nature de la matière vitale. Un protoplasma identique dans son essence ne saurait donner origine à tant de figures différentes. Ce n'est point par une propriété du protoplasma que l'on peut expliquer la morphologie de l'animal ou de la plante. »
C. Bernard, 1878, *op. cit.*, p. 293.

1.1 Importance quantitative : le biais des objets

Lorsqu'en 1793 Lamarck se vit confier la chaire des Insectes et des Vers, la connaissance qu'avaient les zoologistes de ce groupe aussi vaste qu'hétérogène était des plus réduites. Avec les travaux de Lamarck s'ouvrait en fait un nouveau domaine de recherche en zoologie, celui des Invertébrés. Le développement de la zoologie marine à partir du milieu du XIXe siècle puis la fondation des différentes stations dès le début des années 1870 allaient révéler l'étonnante diversité de cette faune. Le rapport de prestige s'inversa alors : l'étude des animaux invertébrés constituait dès cette époque le domaine de recherche à la pointe de la zoologie[426].

Aussi, la plupart des zoologistes néolamarckiens furent-ils d'abord des spécialistes reconnus de certains taxons d'invertébrés. Alfred Giard, après avoir consacré ses premiers travaux aux ascidies composées[427] (procordés), étudia simultanément différents groupes (protozoaires, plathelminthes, annélides, mollusques, crustacés, insectes[428]), en évitant soigneusement de se spécialiser. Il consacra beaucoup de temps à l'étude de certaines espèces de crustacés, notamment celles présentant un mode de vie parasitaire (voir par exemple ses travaux sur les bopyriens). Comme beaucoup de ses collègues, il établit la description d'un nombre conséquent d'espèces inconnues et eut même le privilège, en 1877, de décrire une nouvelle classe d'animaux qu'il appela orthonectides[429]. Du fait de certaines particularités biologiques de ce groupe d'animaux parasites (structure diploblastique permanente), cette découverte assura à son auteur une reconnaissance internationale[430].

---

[426] J.-L. Fischer, 2002, *op. cit.*
[427] A. Giard, *Recherches sur les Synascidies*, 1872, *op. cit*.
[428] Pour avoir une idée de l'étendue de son domaine de compétence en zoologie, on pourra parcourir le second tome de ses *Œuvres diverses* :
A. Giard, *Œuvres diverses*, II., *Faune et Flore de Wimereux*, Paris, 1913.
[429] A. Giard, « Les Orthonectida, classe nouvelle d'animaux parasites des Echinodermes et des Turbellariés », *C.R.Ac.Sci.*, 1877, 85, pp. 812-814.
[430] E. R. Lankester lui demanda de publier une traduction de son travail dans *le Quarterly journal of microcopical science*. Voir A. Giard, 1896, *op. cit.*, p. 8.

Figure n°9 : ***Pérsentation d'une espèce de la Classe des Orthonectides, groupe d'animaux découvert par A. Giard***
(A. Giard, *Exposé des titres et travaux scientifiques*, Paris, 1896)

Beaucoup de ces organismes marins, surtout lorsqu'il s'agit de parasites, connaissent une alternance régulière de générations, l'une produite par voie sexuée, l'autre par voie asexuée. Ainsi, si l'on se penche plus en détail sur le cas des orthonectides, on constate que au cours de leur cycle évolutif, ces organismes peuvent se reproduire simplement par croissance : en dernière analyse, et bien que le cycle de développement de ces Mésozoaires reste encore compliqué à saisir, les individus, mâles ou femelles, dérivent en effet directement du parent, de manière totalement asexuée, par agamétogenèse. Les cellules reproductrices (agamètes), ne font alors que grossir et se diviser pour donner directement un embryon. Il n'y a aucun processus de maturation sexuelle telle qu'une méiose[431].

[431] M. Caullery, « Classe des Orthonectides », in P.P. Grassé, *Traité de zoologie*, Masson, 1961, Tome IV, pp. 695-706.

Figure n°10 : ***Cycle évolutif d'une espèce de la Classe des Orthonectides***
(M. Caullery, « Classe des Orthonectides », in P.P. Grassé, *Traité de zoologie*, Masson, 1961, Tome IV, pp. 695-706)

L'*alter ego* de Giard au Muséum, Edmond Perrier, qui travailla dans la chaire de Lamarck, fut un spécialiste de deux grands groupes d'invertébrés : les échinodermes et les vers. Si les premiers, en tant qu'organismes structurellement déjà très complexes (ils forment avec les cordés le groupe des épineuriens, animaux possédant un système nerveux nettement différencié et situé en position dorsale) se reproduisent exclusivement par voie sexuée, les seconds, en revanche, sont capables d'une multiplication végétative analogue au phénomène de bouturage chez les plantes. En effet, en tant qu'animaux métamérisés (constitués par une

succession de segments identiques), ils ont la propriété de voir certains segments, s'ils se détachent, être capables de régénérer l'animal dans sa totalité.

Félix Le Dantec, pour sa part, s'il fut peu de temps un biologiste de laboratoire, mena néanmoins durant plusieurs années des recherches sur la physiologie des protozoaires[432]. Or, ces eucaryotes unicellulaires sont évidemment tous capables de multiplication végétative. Celle-ci peut prendre différentes formes (division binaire, schizogonie, gemmiparité), mais à chaque fois, la reproduction se réduit à une simple fragmentation du protoplasme du parent. Pour ce groupe d'êtres vivants, c'est même l'existence de la sexualité qui s'apparente à une relative exception.

Enfin, Maurice Caullery, comme Le Dantec élève de Giard, plaça ses premiers travaux dans la continuité de ceux de son maître puisque sa thèse fut l'occasion d'un travail sur les ascidies composées. De manière remarquable, il étudia principalement deux propriétés de ces organismes coloniaux : leur capacité à se régénérer et les modalités de leur reproduction asexuée[433].

Chez les botanistes, le constat est évidemment similaire. Lorsqu'ils travaillèrent sur les angiospermes (plantes « supérieures » disposant d'organes de reproduction spécialisés et différenciés, les fleurs), végétaux se reproduisant en temps normal par voie sexuée, c'est au contraire leur capacité de bouturage qui fut la clef de leurs programmes de recherche expérimentale. Rappelons que les cultures comparées qu'ils établirent n'avaient de sens que parce qu'ils prenaient bien soin de planter dans différentes stations des boutures du même organisme initial (Chapitre 1, 2.1.). De la même façon, lorsque Costantin s'intéressa au problème de la culture de la pomme de terre sous des climats tropicaux des colonies françaises, les solutions qu'il développa furent entièrement fondées sur la propriété très classique de ces plantes à être multipliées par « repiquage »[434]. Enfin, il est essentiel de garder à l'esprit que dès 1887 Costantin délaissa l'étude des angiospermes pour se concentrer sur celle d'un groupe alors très peu connu, celui des champignons. Chez ces organismes, même si la sexualité existe, l'essentiel de la reproduction se fait par voie asexuée.

---

[432] F. Le Dantec, 1891, *op. cit.*; « Recherches sur la symbiose des Algues et des Protozoaires », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1892, 6, pp. 190-199 ; « Etudes biologiques comparatives sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1894, 26, pp. 56-100.

[433] M. Caullery, « Contribution à l'étude des Ascidies composées » (thèse de doctorat), *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1895, 27, pp. 1-157.

[434] J. Costantin, P. Lebard, J. Magrou, « Expériences sur la culture en montagne de la pomme de terre », *Annales des sciences naturelles,* série botanique, 1932, 14, pp. 327-338.

Rien, dans leur travail quotidien, ne prédisposaient donc ces biologistes à accorder un rôle évolutif majeur à la reproduction sexuée. Bien au contraire, ils étaient au contact d'un monde où la plupart du temps, un organisme, simplement par croissance, était capable d'en donner un second. La sexualité fut alors comprise comme un phénomène secondaire et parasite, qui empêchait de saisir l'essence du processus vital[435]. Evidemment, expliquer leur inclination théorique uniquement par le type de matériel qu'ils étudièrent serait abusif. Nous nous contentons de souligner que la pratique quotidienne d'un biologiste, d'une manière ou d'une autre, doit nécessairement interférer avec la forme théorique au sein de laquelle elle trouve sons sens et sa légitimité.

Par ailleurs, il est important de remarquer que chez ces types d'organismes, la distinction entre lignée somatique et lignée germinale est extrêmement problématique sinon impossible. Il n'est pas inutile d'indiquer que les travaux modernes d'embryologie (P.D. Nieuwkoop, L.A. Sutasurya, L.W. Buss) ont conduit à une révision intéressante des modes de formation des cellules germinales[436]. On distingue désormais trois voies de formation : détermination précoce et rigide de la lignée germinale, détermination tardive, et production à partir de tissus somatiques. Les deux dernières catégories se rencontrent précisément chez les organismes dont les biologistes français étaient des spécialistes reconnus. Ce qui aide à comprendre pourquoi la dichotomie weismannienne entre cellules somatiques et cellules germinales, même lorsqu'elle fut révisée et affaiblie, ne devait pas les convaincre. Aussi lorsque nous parlons de biais, ce terme ne doit pas être entendu comme venant connoter négativement l'orientation de la pensée néolamarckienne, mais simplement comme caractérisant une *autre* compréhension des processus liés à la reproduction et au développement embryonnaire, qui trouve une explication au moins partielle par le type d'organisme qui constitua pour ces savants leurs systèmes expérimentaux.

---

[435] E. Perrier et F. Le Dantec furent les plus explicites à ce sujet. On peut noter chez ce dernier :
« Mais il faut d'abord que nous nous occupions d'une question qui complique celle de l'hérédité proprement dite dans la plupart des cas ; je veux parler des phénomènes sexuels qui sont si répandus dans le règne animal et le règne végétal. » Un peu plus loin, il confirme : « On peut donc, dans une approximation qui se trouve être suffisante, négliger la complication de la reproduction sexuelle pour raconter l'histoire lamarckienne de l'évolution progressive des animaux. »
F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, p. 249 et 287.

[436] On pourra se reporter à E. Jablonka, M.J. Lamb, 1999, *op. cit.*, p. 42 et suivantes.

1.2 Importance qualitative : le biais de la théorie

Le mot théorie, lorsqu'on l'emploie pour qualifier la totalité des notions néolamarckiennes, n'est pas à comprendre dans le sens classique d'un système de propositions unifié, mais davantage comme une posture métaphysique commune à l'ensemble de ces savants. La vie étant conçue comme un processus matériel trouvant son siège dans le protoplasme (Chapitre 2), celui-ci devient l'objet d'attention par excellence. Durant les dernières années du XIXe siècle, il ne fait aucun doute que les futurs progrès dans la connaissance de la structure et de la composition des protoplasmes viendront éclairer la nature du phénomène vital. En 1895, Delage illustrait parfaitement cet état d'esprit lorsqu'il écrivait :

> « Enfin de tous ces problèmes le plus important, car on sent que s'il était résolu tous les autres s'en déduiraient comme de simples corollaires, mais le plus difficile aussi, celui de la structure intime du protoplasme qui évidemment contient en elle la raison mécanique de tous les phénomènes dont il est le siège et par conséquent expliquerait la vie. »[437]

L'étude du protoplasme demandait que l'on s'intéressât à des organismes morphologiquement simples, afin que les phénomènes résultant de l'organisation métazoaire ne viennent pas obscurcir ceux liés à la vie elle-même. A nouveau, les néolamarckiens français prirent donc, du moins en première analyse, le contre-pied de Claude Bernard et posèrent en principe que la vie devait être étudiée chez les organismes inférieurs. Ce positionnement méthodologique se retrouve à l'identique dans la totalité des textes néolamarckiens. Chez Le Dantec, il s'accompagna dès 1895 d'une opposition explicite à la physiologie bernardienne, à qui il reprochait d'avoir cherché à extrapoler du complexe au simple[438].

---

[437] Y. Delage, 1895, *op. cit.*, p. 9.

[438] F. Le Dantec, 1895, *op. cit.*, p. 46 et suivantes. Le Dantec critique alors un Claude Bernard volontairement simplifié. Ce dernier, s'il soutenait effectivement que lorsque le physiologiste s'intéresse à l'étude de fonctions spécialisées il doit prendre pour matériel des animaux complexes, écrivit également que lorsqu'on s'intéresse à la vie elle-même (c'est-à-dire pour lui à la nutrition), il faut porter son attention sur les êtres les plus simples qui soient :
« Qu'importe qu'un être vivant ait des organes ou des appareils plus ou moins variés et complexes, des poumons, un cœur, un cerveau, des glandes, etc., etc. ! Tout cela n'est pas nécessaire à la vie d'une manière absolue. Les êtres inférieurs vivent sans ces appareils, qui ne sont que l'apanage des organisations de luxe. L'étude des êtres inférieurs est surtout utile à la physiologie générale, parce que chez eux la vie existe à l'état de nudité, pour ainsi dire. Elle est réduite à la nutrition : destruction et création vitale. »
C. Bernard, 1878, *op. cit.*, p. 151.

Or les organismes marins constituent à ce point de vue un matériel de choix : ils sont aisés à se procurer, sont pour beaucoup bien plus rudimentaires que la plupart des vertébrés, et sont très souvent transparents. En bref, ils sont des protoplasmes étudiables :

> « Cependant on trouve encore dans les mers, dans les eaux douces et jusque dans la terre humide, des êtres d'une telle simplicité que l'esprit se trouve amené à les considérer comme les formes vivantes les plus rapprochées des formes originelles. C'est à leur étude que nous devons demander la confirmation des vues que nous venons de développer sur la nature de la vie et les caractères essentiels des protoplasmes. »[439]

Cette conviction que la vie devait être étudiée chez les organismes les plus rudimentaires a certainement, en retour, contribué à l'essor de la biologie marine durant la seconde moitié du XIXe siècle, et notamment à la multiplication des stations zoologiques[440]. Elle orienta les biologistes vers l'étude des animaux structurellement les plus simples, et donc capables de se reproduire de manière asexuée. Par où une inclination théorique a mis au premier plan le processus de multiplication végétative.

Le biais théorique est particulièrement évident pour un auteur, Edmond Perrier. Sa théorie coloniale repose en effet exclusivement sur la propension des organismes à se reproduire de façon asexuée :

> « Cette espèce particulière de reproduction, la *reproduction agame*, qu'on appelle d'un seul mot la *métagénèse*, peut donc être considérée comme la cause première de la formation des colonies et des individus dans lesquels ces colonies se transforment. »[441]

---

[439] E. Perrier, 1881, *op. cit.*, pp. 53-54.

[440] Perrier confirme :

« Comme le disait Lamarck, c'est par l'étude des formes inférieures du règne animal que les problèmes les plus impénétrables en apparence de la science pourront être résolus. C'est à eux que l'on peut espérer appliquer la méthode expérimentale dans la genèse des formes. Aussi doit-on considérer comme un précieux couronnement de notre grande métropole des sciences naturelles, comme une digne façon de célébrer son centenaire, l'institution du laboratoire maritime commun à tous les services, qui va cette année même largement ouvrir ses portes aux biologistes comme aux naturalistes voyageurs, dans cette localité de Saint-Vaast-la-Hougue, illustrée par les travaux de Milne Edwards, d'Audouin, de Quatrefages, de Blanchard, de Claparède, de Grube, de Balbiani, de Baudelot, de Thuret, de Bornet, de Jourdain, et de tant d'autres qui ont jalonné la route des travailleurs de l'avenir. »

E. Perrier, 1893, *op. cit.*, p. 522.

[441] *Ibid.*, p. 403.

Dans l'explication de l'origine des êtres complexes qu'il commença à élaborer dès 1879[442], Perrier insista toujours avec force sur ce type de reproduction, qui constituait le moteur de l'élaboration de l'organisation anatomique. En effet, le protoplasme, doué d'une capacité à augmenter continuellement sa substance, ne peut néanmoins dépasser un certain volume sans subir une division. Dès que deux masses individualisées restent accolées elles constituent un nouveau stade dans l'échelle de l'organisation des êtres vivants. Selon ses propres termes :

> « Un fait capital, bien modeste en apparence, domine toute l'évolution des deux règnes organiques : la *substance vivante*, le *protoplasme* ne peut exister qu'à l'état de masses de faible grandeur, distinctes les unes des autres, constituant autant d'*individus* auxquels est appliquée la dénomination de *plastides*.
>
> Ces masses grandissent, en s'incorporant des substances diverses, tant qu'elles demeurent au-dessous d'un certain volume limité ; arrivées à ce volume, elles se divisent en deux ou en plusieurs parties égales qui constituent de nouveaux individus semblables à leur parent commun. Ces deux actes, l'incorporation des substances étrangères et la division précédée d'accroissement, représentent, sous leur forme la plus simple, les fonctions de *nutrition* et de *reproduction*, caractéristiques de tous les êtres vivants.
>
> De ce que les masses de substance vivante ne peuvent dépasser une certaine taille, quelques dixièmes de millimètre de diamètre, sans se diviser en nouveaux individus, il résulte nécessairement que les animaux et les végétaux, gigantesques relativement à ces mesquines proportions, formés cependant de matière vivante, ne peuvent être constitués que par une accumulation de ces petites masses élémentaires, de ces petits individus. Une première loi, qu'on peut nommer la *loi d'association*, est donc la conséquence forcée de la *limitation de la taille* des masses protoplasmiques : *Les animaux et les plantes sont des sociétés* formées souvent d'individus innombrables. On donne à ces sociétés le nom d'*organismes* ; les individus qui les composent, les *plastides*, sont leurs *éléments anatomiques* ; l'*organisation* résulte de leur réunion.
>
> L'organisation commence dès que deux plastides jumeaux, au lieu de s'éloigner l'un de l'autre, après la division de leur parent, demeurent accolés, quelle que soit du reste la cause qui les maintient unis. »[443]

[442] E. Perrier, « Rôle de l'association dans le règne animal », 1879, *op. cit.*, pp. 553-559.
[443] E. Perrier, 1881, *op. cit.,* p. 701-702.

Bien que davantage spécifiée, la théorie coloniale de Perrier n'est finalement qu'une expression de cette double position qui structura le transformisme en France durant cette période :

1. La connaissance de la nature de la vie doit permettre la connaissance des modalités de l'évolution[444].
2. La vie est avant tout un processus de nutrition.

2. La vie comme processus nutritif continué

A la fin du XIXe siècle, la définition de la vie était une question régulièrement abordée par les biologistes, notamment dans leurs ouvrages de synthèse. Pour les néolamarckiens français, fervents matérialistes, le trait saillant de tout être vivant était sa capacité à se nourrir. Cette caractéristique pouvait se décomposer en deux moments, d'abord l'assimilation du milieu par le protoplasme, puis sa croissance et donc sa re-production. La théorie coloniale de Perrier porte largement sur le deuxième terme du processus de nutrition. A l'inverse, la théorie de l'assimilation fonctionnelle de Le Dantec se veut surtout une réflexion sur le premier. Selon les auteurs, on les retrouve traités et développés de manière inégale, mais chez tous, ils sous-tendent la même vision générale du vivant.

---

[444] On peut lire chez Le Dantec :
« Il est vraiment curieux que tous les naturalistes, même les plus illustres de ceux qui, depuis Lamarck, se sont occupés du transformisme, aient cru pouvoir étudier l'évolution des espèces vivantes, sans fixer leur attention sur la nature du phénomène vital lui-même. Que penseriez-vous d'un ingénieur qui, chargé de relever dans tous ses détails le cours d'une rivière, ne tiendrait pas compte, pour cette étude, des lois élémentaires de l'écoulement de l'eau ? »
F. Le Dantec, *La stabilité de la vie*, Alcan, 1910, p. 3.
Chez Rabaud :
« [Une théorie générale des phénomènes biologiques] doit, avant tout, suivre de très près l'expérience et l'observation, ne faire intervenir l'hypothèse qu'à titre de simple déduction logique, et se tenir constamment éloignée de toute création de l'esprit indépendante des faits constatés.
Ce principe évident une fois admis, toute théorie biologique générale reposera forcément sur la constitution et le fonctionnement de la substance vivante. […] Il importe, au plus haut point, d'examiner la matière vivante pour elle-même ; et lorsque nous y serons parvenus, mais alors seulement, nous confronterons avec elle les données relatives à l'ontogenèse, à l'hérédité, à la variation et tâcherons de saisir les liens qui les unissent. »
E. Rabaud, « Les fondements d'une théorie de l'hérédité », *Revue Philosophique de la France et de l'Etranger*, 1918, 85, p. 112.

2.1 L'assimilation du milieu

En tant que théorie fonctionnaliste de l'évolution, le néolamarckisme français devait produire une explication de l'adaptation des organismes à leurs milieux de vie. Celle-ci prit la forme d'un lien nutritif permettant l'incorporation des caractéristiques du milieu au sein du protoplasme (Chapitre 2, 2). L'expression la plus complète de cette idée se trouve évidemment chez Le Dantec, qui développa à partir de 1895 sa théorie de l'assimilation fonctionnelle. Mais l'idée d'assimilation, dans le cadre du néolamarckisme français, ne naît pas avec ses écrits, et on la trouve dès 1877, chez son maître Giard, comme processus caractérisant en propre les êtres vivants :

> « Le protoplasme, appelé si justement par Huxley la *base physique de la vie*, n'est pas, comme on l'a souvent répété, une matière albuminoïde homogène. Une matière albuminoïde isolée n'est pas vivante, de même qu'un acide ou une base également isolés ne sont pas des corps chimiquement actifs. Mais le mélange de deux ou plusieurs substances albuminoïdes (le protoplasme en contient au moins deux) peut être vivant, de même que le mélange d'un acide et d'une base peut démontrer l'activité chimique de ces deux corps. Mais, tandis que dans la combinaison d'un acide et d'une base, la formation d'un corps nouveau met fin aux manifestations dynamiques du mélange, les matières albuminoïdes qui par leur réunion donnent naissance à un protoplasme, c'est-à-dire à une matière vivante, sont susceptibles de se régénérer aux dépens du milieu dans lequel elles sont placées au fur et à mesure que les manifestations dynamiques qu'elles produisent donnent naissance à des excréta rejetés dans ce milieu.
>
> La matière vivante peut donc être comparée grossièrement à une pile électrique dont les éléments seraient capables de se régénérer indéfiniment. Cet échange continuel d'éléments entre le corps vivant et le milieu dans lequel il est placé est une des conditions de la vie. La vie est l'organisation se continuant pendant que les molécules constituant le corps organisé (organisme) sont dans un état d'équilibre mobile ou de rénovation continuelle. »[445]

Comme l'écrit Giard, l'assimilation est définie par un échange continuel entre le milieu et l'organisme, flux de matière qui autorise la continuité de l'organisme. Delage en donne une définition plus technique mais identique quant au fond :

[445] A. Giard, préface au livre de T. Huxley, 1877, *op. cit.*, pp. 6-7.

> « L'assimilation est le phénomène par lequel la cellule puise dans un liquide nutritif banal des substances qu'elle doit faire identiques à celles qui la constituent. D'une dissolution des substances albuminoïdes ternaires et salines dont aucune n'a la composition exactement convenable, elle doit tirer de quoi faire des nucléines, des nucléo-albumines, des globulines, des graisses, des sucres, des substances salines déterminées, de la pyrénine pour son nucléole, de la linine pour son réseau achromatique, etc., etc. »[446]

Cette capacité à rendre identique à sa propre substance celles que le protoplasma puise dans le milieu est l'origine de la continuité de l'être vivant, et par extrapolation de la vie à travers les temps géologiques. Mais, comme Le Dantec le fit remarquer avec insistance, cette assimilation n'est pas parfaite, ce qui conduit à la transformation incessante de l'organisme en fonction des conditions environnementales. On lit chez Perrier :

> « La composition du protoplasme change, en effet, dans des proportions absolument quelconques, non seulement quand on passe d'un animal à un autre, mais dans un même animal, quand on passe d'un organe à un autre, dans un même organe, d'un tissu à un autre. Il y a plus : dans une même cellule, le protoplasme est toujours en voie de changement de composition ; il ne cesse de faire des emprunts au milieu extérieur et de lui céder quelque chose de sa propre substance. »[447]

L'organisme est donc dans un état d'équilibre, entre continuité et transformation, et cela à chaque moment de son existence. Cette idée, qui marque déjà l'hésitation du néolamarckisme entre l'explication de l'identité et celle de la variation (Chapitre 8, 3.), se retrouve explicitée chez la plupart de ces biologistes. On la retrouve à l'envi chez Rabaud, qui calqua son œuvre théorique sur celle de son collègue Le Dantec. On peut lire par exemple :

> « D'autre part, la constitution de l'organisme dépendant des interactions antécédentes, nous voici conduits à concevoir la substance vivante, non pas en bloc, mais aux moments successifs de son existence. Sa constitution à un moment donné résulte toujours de sa constitution à un moment précédent et des interactions qui ont eu lieu entre les deux moments considérés. C'est une série d'interactions, série continue et jamais interrompue, dans laquelle l'antécédent conditionne le conséquent. Des transformations continuelles se succèdent ainsi depuis l'instant où la substance

[446] Y. Delage, 1895, *op. cit.*, p. 62.
[447] E. Perrier, 1881, *op. cit.*, p. 36.

> vivante considérée s'est dégagée du milieu dont elle émane ; de ces transformations résulte la constitution que la substance possède quand l'observateur intervient. »[448]

En plus de faire évoluer le protoplasme sur un plan qualitatif, l'assimilation, au bout d'un certain temps, doit aussi entraîner l'augmentation quantitative de la substance totale de celui-ci. Il y a donc une stricte continuité théorique entre l'explication de l'assimilation et celle de la reproduction qui reproduit la stricte continuité physique postulée entre ces deux processus.

2.2 Croissance et re-production

A bien lire ces biologistes, on s'aperçoit qu'ils n'opéraient pas de distinction entre la croissance, conséquence de la nutrition, et la reproduction d'un organisme[449]. Dans un cas comme dans l'autre il s'agit d'une augmentation du volume du protoplasme. Dans un cas comme dans l'autre elle aboutit à sa division. Dans un cas les deux masses restent solidaires, il y a alors croissance, dans l'autre elles se séparent, il y a reproduction. Mais il s'agit là d'une différence minime, qui n'interdit pas d'identifier le second phénomène au premier, ce qui fut fait allègrement.

Voilà pourquoi E. Perrier put déclarer que la « nutrition a pour conséquence […] la reproduction »[450]. De manière identique à son aîné, Rabaud posa en principe la limitation du volume d'un protoplasme, ce qui le conduisit également à voir la reproduction comme la conséquence nécessaire de la nutrition :

> « Ce résultat varie suivant les circonstances : il advient parfois que la série des interactions de l'organisme et du milieu suffit simplement à compenser les déchets, sa masse ne subit alors aucune

[448] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 62.

[449] L'équivalence entre la nutrition et la reproduction est une idée qui connaît une longue histoire, qui dépasse largement le cadre de notre étude. Qu'il nous soit permis de noter, une nouvelle fois, la parfaite concordance entre les idées néolamarckiennes et celles exprimées par Claude Bernard quelques années auparavant. Le texte peut-être le plus explicite est un cours publié dans la *Revue scientifique* et intitulé « Nutrition et génération ». On peut y lire :
« Nous avons déjà suffisamment développé nos idées sur l'unité vitale dans les cours précédents pour n'être pas obligé d'y revenir. Aujourd'hui, nous voulons en compléter la preuve en allant plus loin : nous voulons démontrer que cette unité nutritive s'étend au phénomène de développement des êtres vivants, qu'il y a fusion absolue entre la nutrition et la génération, qu'en un mot : *la nutrition n'est qu'une génération continuée*. » C. Bernard, « Nutrition et génération », *Revue scientifique*, 1874, 4, p. 289.

[450] E. Perrier, 1888, *op. cit.*, p. 219.

> modification ; mais, souvent au contraire, il advient que les emprunts dépassent les pertes : la masse s'accroît par suite dans une mesure plus ou moins considérable. Mais, pour des raisons purement physiques, sur lesquelles je ne puis insister, la masse ne peut s'accroître indéfiniment ; un moment vient où cette masse se dédouble, les deux nouvelles masses étant généralement tout à fait inégales : l'organisme s'est *reproduit*. »[451]

De là l'identification de la vie d'un organisme à l'évolution de l'espèce à laquelle il appartient, inlassablement répétée par un Le Dantec ou un Rabaud. Le premier, écartant les moments de reproduction sexuée, pouvait déclarer que « la vie d'une lignée est, sauf les interruptions sexuelles, comparable à la vie d'un individu »[452]. Car bien entendu, ces biologistes étaient néanmoins parfaitement conscients que la reproduction sexuée était un mode de reproduction très répandu, majoritaire voire exclusif chez beaucoup d'animaux pluricellulaires. Mais cela ne devait pas infléchir leur façon de concevoir la reproduction comme une continuation directe, c'est-à-dire matérielle, du parent dans sa progéniture. Certains, comme Le Dantec, identifiaient ces phases de sexualité à des instants de non-vie à l'intérieur de cette continuité. En effet, un plastide vivant, pour cet auteur, est une masse protoplasmique en cours d'assimilation, soit en voie de croissance. Or, il est indéniable que les cellules sexuelles sont totalement incapables de croître, encore moins de se diviser (sauf les cas particuliers de parthénogenèse). Il les identifiait donc à des « plastides incomplets », c'est-à-dire à des éléments cellulaires dont le contenu cytoplasmique ne permettait pas l'assimilation dans les conditions de milieu données. En bref, il s'agissait de structures non vivantes :

> « Encore faut-il mettre à part les phénomènes de fécondation ; des éléments sexuels vraiment mûrs ne sont pas vivants ; non seulement ils ne sont pas en train de vivre, ils ne sont même pas susceptibles de vivre ; ils ne sont pas *viables*. Dans un milieu où il y a un ovule mûr et un spermatozoïde mûr, on doit donc dire qu'il n'y a pas de vie ; et cependant, quand ces deux éléments s'attirent et se fusionnent, il en résulte un œuf qui est vivant et qui est le point de départ de toute une vie individuelle. »[453]

---

[451] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 5.
Le bourgeonnement est finalement réduit à un mode de continuité de la croissance :
« Que le bourgeonnement soit la continuation pure et simple de la croissance, c'est ce que l'observation des Vers met en complet relief. »
E . Rabaud, 1920, *op. cit.*, p. 130.
[452] F. Le Dantec, 1909, *op. cit.*, p. 260.
[453] F. Le Dantec, *La stabilité de la vie*, 1910, *op. cit.*, p. 83.

Mais à l'échelle des temps géologiques, il était permis, selon Le Dantec, de faire abstraction des ces « interruptions sexuelles » et de voir dans l'évolution de la matière vivante un flot continu d'échanges entre un protoplasme et son milieu (A x B selon sa formule favorite). L'interprétation donnée par Rabaud des phénomènes sexuels est évidemment très proche de celle de Le Dantec. Développant les idées de son collègue, il alla même jusqu'à concevoir les gamètes comme des cellules ayant bourgeonné d'un individu souche, ramenant du même coup la sexualité dans le champ d'une reproduction « classique » par simple croissance[454] :

> « L'œuf sexué, ou gamète femelle, n'est donc, lui aussi, qu'un bourgeon qui se détache de l'individu à l'état unicellulaire, mais qui, dans les conditions habituelles, ne se divise et ne produit un organisme pluricellulaire qu'après avoir subi diverses transformations, après s'être fusionné avec un autre bourgeon, le spermatozoïde ou gamète mâle. »[455]

Quelque fût la manière dont ces biologistes parvinrent à rendre insignifiantes les phases de sexualité au fil des générations (la plupart n'en parlait en fait quasiment jamais), l'objectif de ce choix demeure très clair : pouvoir assimiler l'évolution d'une lignée à celle d'un individu. L'embryogenèse étant conçue comme le résultat d'une nutrition, l'évolution des espèces s'apparente finalement à la simple sommation de ces phases assimilatrices. Par où l'on retrouve, une nouvelle fois, les penchants théoriques clairement exprimés par Claude Bernard en son temps. Si l'on comprend le terme évolution comme transformation progressive des espèces au cours des temps géologiques, ce que l'illustre physiologiste faisait parfois[456], on retrouve la pensée néolamarckienne lorsqu'on lit Claude Bernard :

---

[454] Cl. Bernard avait également ramené la fécondation à un processus nutritif :
« La sexualité elle-même, qui est l'expression la plus élevée des phénomènes générateurs, est liée étroitement avec les phénomènes nutritifs. La fécondation n'est, en réalité, qu'une impulsion nutritive donnée à l'élément, à la cellule organisée d'où procède l'être nouveau. »
C. Bernard, 1874, *op. cit.*, p. 290.

[455] E. Rabaud, 1920, *op. cit.*, p. 154.

[456] « Avant d'être constitué à l'état d'être libre, indépendant et complet, d'individu en un mot, l'animal a passé par l'état de *cellule-œuf*, qui elle-même était un élément vivant, une cellule épithéliale de l'organisme maternel. L'échelle de sa filiation est infinie dans le passé ; et dans cette longue série il n'y a point de discontinuité ; à aucun moment n'intervient une vie nouvelle ; c'est toujours la même vie qui se continue. Une impulsion immanente renforcée par la fécondation conduit l'élément à travers toutes ses métamorphoses, à travers la jeunesse, l'adolescence, l'âge adulte, la décrépitude et la mort, le dirigeant ainsi vers l'accomplissement d'un plan marqué d'avance. Le caractère de tous les phénomènes qui s'accomplissent est d'être la suite ou la conséquence d'un état antérieur, d'être une continuation. Cette puissance évolutive immanente à la *cellule-œuf*,

> « L'*évolution* c'est l'ensemble constant de ces alternatives de la nutrition ; c'est la nutrition considérée dans sa réalité, embrassée d'un coup d'œil à travers le temps. Cette évolution, ou loi des variations de la nutrition, est au point de vue des philosophes ce qu'il y a de plus caractéristique dans la vie. C'est quelque chose de comparable à la loi du mouvement de ce mobile qui est l'être vivant et qui exprime l'activité de cet être, comme la trajectoire exprime en mécanique les circonstances de l'activité d'un corps en mouvement. On peut donc imaginer que l'être élémentaire aussi bien que l'être complexe est ainsi engagé dans une sorte de trajectoire idéale qui lui impose son développement. L'idée de l'évolution, c'est l'idée de cette trajectoire, de cette loi qui gouverne l'être vivant : ce n'est pas un fait ou une propriété, c'est une idée. Le fait et la propriété, c'est la nutrition avec ses alternatives ; l'idée, l'évolution, c'est la conception d'ensemble de toutes ces alternatives successives. »[457]

Cette inspiration bernardienne se retrouve d'ailleurs à d'autres étapes de l'histoire du transformisme en France. Nous avons déjà rappelé la lecture bernardienne que R. Burian et J. Gayon ont proposé du style théorique d'André Lwoff. Celui-ci en effet, comme beaucoup de néolamarckiens (bien que lui-même n'en fût pas un), voyait dans les faits de nutrition un élément décisif dans l'évolution des espèces[458]. Cette remarquable similitude renforce un peu plus notre conviction qu'il a existé un transformisme propre à la culture biologique française, et que son identité peut même se passer de l'acceptation du processus d'hérédité de l'acquis (auquel Lwoff ne croyait pas, du moins dans la forme que les néolamarckiens lui donnaient). Cette identité, naturellement d'origine bernardienne, consiste pour beaucoup à minimiser l'évolution morphologique au profit de l'évolution physiologique. Pour les néolamarckiens la forme n'est qu'une conséquence secondaire de la constitution des protoplasmes. Dès lors que la reproduction est pensée comme la continuation d'une substance, la parenté morphologique, c'est-à-dire l'hérédité, devient un phénomène trivial et finalement de peu d'importance. Par où l'on s'écartait encore un peu plus des centres d'intérêts de la génétique.

---

puisée dans son origine et communiquée à tout ce qui provient d'elle est le caractère intrinsèque le plus général de la vie et la seule chose qui nous paraisse mystérieuse en elle. »
C. Bernard, 1878, *op. cit.*, p. 385.

[457] *Ibid.*, pp. 387-388.

[458] Voir son maître-livre : A. Lwoff, *L'Evolution physiologique. Etude des pertes de fonctions chez les micro-organismes*, Hermann, Paris, 1943.

3. Continuité de substance, identité de forme

La génétique morganienne a fait de l'hérédité la transmission d'*une* substance, celle des chromosomes[459]. Le néolamarckisme assimila l'hérédité à la transmission de *la* substance, soit une portion du protoplasme qui se détache du parent pour le re-produire. Le lien intergénérationnel est purement matériel (insistons sur le fait que ces scientifiques n'ont jamais doté les substances plastiques de capacités mnémoniques susceptibles d'expliquer les faits d'hérédité) et se comprend comme une simple continuité. La matière qui constitue le rejeton est identique, au moins au début de sa vie, à celle qui constitue le géniteur, au moins au moment où il se reproduit. On lit chez Perrier :

> « Toutes les cellules faisant partie de cette individualité nouvelle sont aptes à la reproduire, contiennent en elles-mêmes la loi de son développement et la transmettent à leur descendance. C'est là une conséquence nécessaire de ce fait que la reproduction des cellules n'a jamais lieu que par une simple division. Les parties qui proviennent de cette division sont forcément identiques à la cellule-mère et en possèdent par conséquent toutes les propriétés chimiques ou physiologiques, y compris celles qui déterminent son mode d'évolution. Il y a donc une raison toute mécanique de cette grande loi d'*hérédité*, en vertu de laquelle chaque organisme transmet à sa descendance ses caractères hérités ou acquis : *L'hérédité est la conséquence inéluctable du mode de reproduction des éléments constitutifs des êtres vivants*. »[460]

Poser de cette manière, on conçoit aisément que le problème de l'hérédité avait bien peu de chance de produire au moins une définition susceptible d'initier un programme de recherche fructueux. Il suffisait aux néolamarckiens d'associer la forme à la substance (posture moniste) pour être satisfaits de l'explication qu'ils produisaient. Ce faisant, celle-ci pouvait faire illusion, alors que le problème de l'hérédité restait en fait non défini dans la pensée biologique française de la fin du XIXe et du début du XXe siècle.

---

[459] Weismann, dès 1885, posait de la même manière que « l'essence de l'hérédité est la transmission d'une substance nucléaire d'une structure moléculaire spécifique ; le plasma nucléaire spécifique de la cellule germinative est ce que j'ai appelé jusqu'ici « plasma germinatif ». »
A. Weismann, « La continuité du plasma germinatif… », 1885, in 1892, *op. cit.*, p. 176.
[460] E. Perrier, 1881, *op. cit.*, pp. 142-143.

3.1 Le théorème morphobiologique, premier implicite nécessaire

Prenant le contre-pied de Claude Bernard, qui, à de multiples reprises, avait insisté sur la séparation qu'il fallait établir entre la forme et la substance (seule cette dernière étant susceptible d'une étude physiologique expérimentale), les néolamarckiens, nous l'avons déjà noté, réduisirent la morphologie des organismes à la constitution de leur protoplasme. La première n'était que la résultante nécessaire de la seconde. Dès lors, l'évolution morphologique devenait secondaire, et, surtout, le transformisme n'était plus obligatoirement cantonné dans le champ de l'observation naturaliste, mais pouvait lui aussi avoir des prétentions expérimentales.

L'idée que la morphologie n'est que l'expression *actuelle* de la constitution des organismes est une constante dans les écrits néolamarckiens. Pour Claude Bernard au contraire, la forme n'est pas un caractère nécessaire de l'être vivant. Il peut exister des êtres rudimentaires, non cellulaires, non définis du point de vue morphologique :

> « Les considérations précédentes établissent donc que la vie, à son degré le plus simple, dépouillée des accessoires qui la compliquent, *n'est pas liée à une forme fixe*, car la cytode n'en a point, mais à *une composition ou à un arrangement physico-chimique déterminé*, car la matière de la cytode est un mélange de substances albuminoïdes possédant des caractères assez constants. La notion morphologique disparaît donc ici devant la notion de constitution physico-chimique de la matière vivante.
>
> Cette matière, c'est le *protoplasma*. E. van Beneden a proposé de l'appeler « *plasson* » et Beale « *bioplasme* ». On peut dire avec Huxley que c'est la *base physique de la vie*. »[461]

Mais la décennie qui suivit la publication du dernier livre de Claude Bernard ne vint pas confirmer ses suppositions. Les différentes explorations des fonds marins, auxquelles Perrier participa, ne permirent pas d'attester l'existence de cette « gelée primitive », correspondant aux hypothétiques monères de Haeckel, et que l'on avait nommée *Bathybius haeckelii*[462]. Il fallait reconnaître que pour le moment, des êtres sans forme n'avaient pas été découverts :

---

[461] C. Bernard, 1878, *op. cit.*, p. 192.

[462] En 1878, Cl. Bernard croit toujours en l'existence de cette gelée :
« Le *Bathybius Haeckelii* a été trouvé par des profondeurs de 4,000 et 8,000 mètres dans le fin limon crayeux de l'Océan. On l'a décrit comme une sorte de masse mucilagineuse formée de grumeaux, les uns arrondis, les autres amorphes, formant parfois des réseaux visqueux qui recouvrent des fragments de pierre ou d'autres objets.

> « Après les dragages du *Porcupine* on crut un moment avoir découvert que la vase de l'Atlantique est en quelque sorte pénétrée d'une substance vivante, contractile, indéfinie, sans forme ni contour, contenant des corps spéciaux, les *Coccolithes*, que l'on décrivit comme ses spicules. Cette substance vivante, on la comparait volontiers à la *gelée primitive* qui, suivant Oken, aurait engendré tous les êtres ; elle rappelait sous une forme plus simple le fameux *Eozoon canadense* ; elle reçut de Huxley le nom de *Bathybius Haeckeli*. Il est aujourd'hui certain que l'on avait ainsi désigné non pas un être vivant, mais un précipité gélatineux exclusivement minéral que l'alcool concentré produit habituellement dans l'eau de mer. Néanmoins la vase formée de débris d'animaux vivants qui couvre presque tout le fond de la mer recèle une innombrable quantité de Protozoaires, appartenant à l'embranchement des Rhizopodes et qui la pénètrent en quelque sorte de vie. »[463]

Il apparaissait donc plus justifié de postuler que la forme était une caractéristique inhérente à la matière vivante. D'autant plus qu'à côté de ce constat d'absence d'organismes amorphes, on disposait à l'époque, grâce notamment aux expériences de mérotomie, de résultats expérimentaux positifs qui venaient confirmer cette idée. En effet, lorsque l'on séparait un organisme unicellulaire en différents morceaux, on observait généralement que ceux formés par des morceaux de cytoplasme et au moins une partie du noyau étaient capables, au bout d'un certain temps, de régénérer l'organisme dans sa totalité, avec sa forme propre. Il s'agissait là d'autant d'arguments en faveur des conceptions monistes néolamarckiennes :

> « Or, résultat très important, les fragments nucléés, qui continuent à assimiler, reprennent, au bout de peu de temps, quelque troncature qu'ils aient subie, la forme normale de leur espèce. Le cytoplasma et le noyau reprennent la forme d'équilibre qu'ils ont dans un individu ordinaire non soumis à la mérotomie. […]
>
> L'ensemble de ces deux résultats prouve que (en dehors de l'intervention d'un squelette rigide qui troublerait les résultats), la forme spécifique d'équilibre, dans les conditions normales, est la

---

Une telle masse de protoplasma, granuleuse, sans noyau, n'est donc caractérisée que par elle-même, par sa constitution propre ; elle n'a point de forme déterminée, habituelle. C'est cependant un être vivant : sa contractilité, sa propriété de se nourrir, de se reproduire par segmentation, en sont la preuve.

Ces observations, après avoir été constestées, particulièrement en ce qui concerne le Bathybius, ont reçu une confirmation complète des travaux récents accomplis dans ces trois dernières années. »
Ibid., pp. 189-190.

[463] E. Perrier, 1891, *op. cit.*, p. 232.

preuve que le phénomène d'assimilation se produit dans l'être doué de cette forme ; que, en d'autres termes, la forme spécifique d'équilibre est l'une des *conséquences* de l'assimilation de l'être protoplasmique. […]

Du moment qu'il y a assimilation, il y a détermination de la forme spécifique d'équilibre. »[464]

Figure n°11 : ***Résultats d'expériences de mérotonie montrant la régénération de la cellule (ici un Stentor) avec sa forme propre***
(F. Le Dantec, *Traité de biologie*, Alcan, 1903)

Surtout, dès lors que le lien entre substance et forme était admis, on pouvait subordonner le problème de l'évolution morphologique à celui de l'évolution physiologique et métabolique. Aussi tous les néolamarckiens prirent-ils résolument partis pour cette alternative. Dès 1895, dans son premier livre, Le Dantec milite pour un monisme sans compromis et déclare :

« De l'ensemble des propositions précédentes se dégage avec netteté la conclusion suivante qui s'impose :

Pour une substance vivante de composition chimique déterminée il y a une forme spécifique déterminée, qui est la forme

[464] F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, pp. 192-193.

d'équilibre de cette substance vivante à l'état de vie élémentaire manifestée. »[465]

Sa position n'est que l'expression la plus explicite de la pensée commune de l'époque. On lit chez Delage, la même année, des propositions équivalentes :

> « Le Protoplasma est la substance vivante universelle. C'est dans sa structure et dans sa composition chimique que résident les causes physiques de la vie. D'autre part, le protoplasma n'est jamais amorphe ; il prend toujours la forme de cellule et dans cet agencement de masses protoplasmiques diverses qui constitue la cellule réside la condition nécessaire de toutes les fonctions des organismes. Il n'est pas de théorie biologique générale qui ne s'appuie sur la structure de la cellule ou du protoplasme, et il est impossible de comprendre ces théories sans la connaître à fond. »[466]

Les botanistes s'accordèrent avec leurs collègues zoologistes et plaidèrent également pour que la physiologie des organismes ne soit jamais dissociée de l'étude de leur morphologie. En 1899, on peut lire chez Costantin :

> « Tout changement de fonction entraîne un changement de forme ; toute modification de structure a pour conséquence une évolution du rôle des organes. La morphologie et la physiologie sont intimement liées entre elles, et ces sciences ne sauraient être étudiées séparément sans perdre par cela même une grande partie de leur intérêt. »[467]

En 1907, lorsqu'il s'autorisa à faire le bilan de ses spéculations biologiques, Le Dantec comprit parfaitement que ce lien indissoluble entre la forme et la substance que les néolamarckiens avait postulé quelques années auparavant était la condition même d'un transformisme résolument moderne, c'est-à-dire physiologique. Il insista donc tout particulièrement sur ce point et en fit un des « théorèmes » de la nouvelle science du vivant qu'il espérait contribuer à construire. On lit :

> « Ce théorème expérimentalement démontré, de l'existence d'un lien entre la forme spécifique et la constitution chimique des êtres vivants, unit la *morphologie* ou sciences des formes à la

[465] F. Le Dantec, 1895, *La matière…*, *op. cit.*, p. 153.
[466] Y. Delage, 1895, *op. cit.*, p. 15.
[467] J. Costantin, 1899, *op. cit.*, p. 184.

physiologie ou science des activités ; on peut l'appeler pour cette raison le *théorème morphobiologique*. »[468]

Dès qu'il fut orienté dans cette compréhension du vivant, le néolamarckisme français ne s'en détourna pas et continua à reléguer la morphologie au rang de discipline de second rang (à l'exception notable d'Alfred Giard[469]). D'où un certain dédain pour la génétique, quand bien même il ne refusait pas à cette nouvelle science morphologique toute légitimité. Aussi lit-on dans les écrits tardifs de ces biologistes les mêmes positions que celles formulées dès le début des années 1890. Par exemple, chez Rabaud, en 1935 :

> « Toutefois, substituer une technique physico-chimique à la technique morphologique courante soulève d'évidentes difficultés. Et, quoique l'insuffisance de cette dernière frappe bien des esprits, ce n'est guère qu'en ces tout derniers temps que l'étude des faits héréditaires a pu être abordée par l'analyse chimique. J'ai eu plaisir à constater que ses premiers résultats me donnent entièrement raison ; non seulement ils montrent la subordination étroite et directe des caractères morphologiques à la composition physico-chimique de l'organisme, mais aussi celle de la fécondité même des croisements. »[470]

Ainsi, la ressemblance morphologique entre organismes apparentés s'expliquait de manière simple par l'identité de leur constitution protoplasmique. Deux êtres morphologiquement identiques l'étaient aussi chimiquement. La continuité de substance postulée suffisait à l'explication de l'hérédité des formes, dès lors que le théorème morphobiologique était accepté. Néanmoins, surtout chez les organismes pluricellulaires, il était possible, et même nécessaire, d'imaginer que la substance protoplasmique connaisse des variations locales de composition. Et cependant, les parties bourgeonnantes, notamment, si

---

[468] F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, p. 194.

[469] Celui-ci aimait à se définir avant tout comme un morphologiste. Néanmoins, comme ses contemporains français, il remettait en cause le dualisme bernardien et adhérait à une conception unifiée des études biologiques. On lit par exemple :
« La physiologie elle-même ne peut être raisonnablement opposée à la morphologie, comme on l'a fait trop souvent en France, sous l'influence, en ce point regrettable, de l'illustre Claude Bernard. Que pour faciliter l'enseignement on distingue la science des formes et qu'on mette en regard la science des fonctions, cela peut être de quelque utilité. Mais à la condition de ne pas masquer les rapports intimes qui unissent ces deux ordres de connaissances. Tout organe implique une fonction et tout caractère morphologique correspond à un caractère physiologique. La transmission héréditaire des caractères physiologiques entraîne l'apparition dans la progéniture de particularités morphologiques d'importance variable et dont l'existence nous est parfois révélée uniquement par les phénomènes dynamiques (physico-chimiques) qu'ils traduisent. »
A. Giard, « L'éducation du morphologistes », in 1911, *op. cit.*, p. 49.

[470] E. Rabaud, *Titres et travaux scientifiques*, 1935, *op. cit.*, p. 11.

elles étaient censées être capables de reproduire l'individu, devaient avoir une composition représentative de celle du tout. Il fallait donc simultanément que ces biologistes postulent une certaine homogénéité protoplasmique à travers l'organisme. Mais aussitôt une tension théorique se révélait entre d'une part la nécessité d'expliquer la différenciation morphologique par la variation protoplasmique, et d'autre part la continuité de forme au cours des générations par l'identité de cette substance.

3.2 Homogénéité protoplasmique de l'organisme, second implicite nécessaire

Qu'un être unicellulaire puisse se diviser et donner naissance à deux plastides de composition, et donc de forme, identique, cela paraissait ne pas poser de problème conceptuel majeur. Mais les choses se compliquent considérablement dès lors que l'on considère des organismes pluricellulaires formés par des organes physiologiquement spécialisés et morphologiquement différenciés. Il fallait alors supposer l'existence d'une certaine homogénéité protoplasmique, ou au moins que les tissus responsables de la reproduction aient une composition représentative de celle de l'organisme auquel ils appartiennent.

Mais lorsqu'on se penche sur cette question en interrogeant les textes néolamarckiens, il faut bien admettre sa quasi inexistence (voilà pourquoi nous parlons d'implicite). On parvient alors à la limite de la théorie néolamarckienne, qui, si elle avait été solidement constituée et davantage spécifiée n'aurait pas pu faire abstraction de cet épineux problème.

Néanmoins, dans quelques rares textes on trouve les prémisses d'une réflexion. L'idée qui s'en dégage, nettement, est que l'organisme, quand bien même fût-il métazoaire, était considéré comme un vaste sac protoplasmique au sein duquel chaque partie était en communication incessante avec toutes les autres. Le concept bernardien de milieu intérieur ainsi que la théorie des colloïdes étaient ici largement mis à contribution, sous la forme de cette idée si néolamarckienne d' « équilibre », pour expliquer et justifier cette corrélation des parties et cette cohérence du tout :

> « Nous devons donc considérer toutes les cellules de l'être vivant, celles de l'œil aussi bien que celles de l'orteil, comme étant en équilibre *avec un même colloïde*. Et cela établit une *unité* remarquable dans toute l'étendue d'un être ; une modification d'état colloïde ne peut pas affecter une cellule sans modifier le milieu intérieur, et retentir, par conséquent, sur l'ensemble des autres

cellules. C'est pour cela qu'il n'y a pas de phénomène local dans l'individu. »[471]

C'est chez Rabaud que l'on trouve les passages les plus éclairants, qui viennent confirmer l'idée que l'organisme pluricellulaire était identifié à un vaste protoplasme homogène :

> « Or, dès le moment où une cloison sépare en deux parties la substance d'un œuf, ces deux parties, extérieurement distinctes, n'en restent pas moins dans une dépendance réciproque. Si la cloison modifie la continuité du protoplasma, il ne la supprime pas, et l'interaction des deux blastomères se manifeste nettement. A peine individualisés, ils s'éloignent sans, cependant, perdre contact, puis ils se rapprochent ; parfois ils s'éloignent encore pour se rapprocher à nouveau ; ils s'accolent enfin fortement l'un à l'autre. La division de l'œuf donne ainsi naissance à deux parties qui conservent entre elles d'étroites relations d'échanges se traduisant à nos yeux par des déplacements divers. Des mouvements se produisent encore lors des segmentations suivantes ; peu à peu ils changent de sens ; et lorsque le nombre des blastomères devient assez grand, ces déplacements continuent sans que la masse segmentée puisse former jamais un bloc immobile. »[472]

De manière encore plus explicite, on peut lire dans un texte de 1920 :

> « Toute disposition morphologique, comme tout fonctionnement, sera le résultat localisé de la synergie des parties de cet individu ; rien ne peut demeurer local, intéresser une seule partie : l'organisme est physiologiquement un, l'ensemble des cellules qui le constituent forme comme un vaste sarcode dont les constituants sont dans une proportion donnée caractéristique, proportion globale qui est la somme algébrique des proportions des divers groupes différenciés ; les systèmes d'échanges partiels se confondent en un vaste système d'échange : ce groupement de cellules est véritablement un organisme unique. »[473]

C'est qu'il fallait bien cette identification de l'organisme pluricellulaire à un « vaste sarcode » pour que la théorie néolamarckienne ne perde pas une grande partie de sa cohérence. Il fallait aussi tout le flou de ces formulations, qui évidemment ne s'incarnèrent jamais dans des propositions quantitativement définies, pour que n'apparaisse pas, ou du

[471] F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, p. 202.
[472] E. Rabaud, 1914, *op. cit.*, p. 237.
[473] E. Rabaud, 1920, *op. cit.*, p. 112.

moins pas de manière évidente, la contradiction entre cette idée et celle de variation locale de composition, y compris au niveau des organes reproducteurs, qui étaient pourtant capables de redonner un être morphologiquement identique, et donc de composition équivalente. Par où le discours néolamarckien s'éloignait encore davantage d'un discours réellement scientifique, dans le sens de concrètement rectifiable, pour s'apparenter un peu plus à une métaphysique, dans le sens canguilhemmien d'une idéologie scientifique[474], évoluant en parallèle des résultats expérimentaux, mais s'y confrontant de manière de plus en plus lâche.

[474] G. Canguilhem, « Qu'est-ce qu'une idéologie scientifique ? », *Idéologie et rationalité dans l'histoire des sciences de la vie*, Vrin, 2000, pp. 33-45.

CHAPITRE 5 : L'EXPLICATION DE L'HEREDITE DE L'ACQUIS

Improprement réduit à ce type d'hérédité flexible, le néolamarckisme français n'en demeura pas moins obligé de postuler son existence, sous peine de rendre insignifiante la totalité des faits de plasticité organique qu'il s'était évertué à caractériser (Partie 1). Le *phénomène* d'hérédité des caractères acquis fut donc dès l'origine accepté par ces scientifiques. Mais ce n'est que plus tard qu'ils furent confrontés au problème de l'explication physiologique du *mécanisme* d'hérédité des caractères acquis. Etant donné la conception de la reproduction qui fondait ce transformisme, produire une telle explication s'avère en fait théoriquement impossible, et par conséquent elle fut historiquement absente. Aussi chercherait-on en vain dans les textes néolamarckiens la description, même vague et hypothétique, d'un quelconque mécanisme physiologique pouvant rendre compte du processus. Jusqu'à l'irruption de Weismann sur la scène biologique occidentale, l'hérédité de l'acquis était simplement acceptée, souvent tacitement, mais jamais spécialement revendiquée ni théorisée, ce qui montre bien qu'elle ne fut pas constitutive de ce mouvement, qui avait déjà à ce moment produit certains textes fondateurs (comme *Les colonies animales* de Perrier (1881)).

Pour les néolamarckiens, la question des mécanismes telle que Weismann l'avait formulée était en fait mal posée ; voilà pourquoi pendant très longtemps ils purent rétorquer aux résultats expérimentaux des néodarwiniens (notamment les célèbres expériences de Weismann sur les queues de souris[475]) que ceux-ci ne montraient pas la non existence de l'hérédité de l'acquis, mais la non pertinence des protocoles mis en place. En outre, le fait qu'il est excessivement ardu de démontrer la non existence d'un processus permettait aux néolamarckiens de continuer de croire à peu de frais à la réalité d'une hérédité flexible.

La persistance, dans la pensée biologique française, d'une telle conception fut également favorisée par l'extrême ambiguïté qui était attachée au concept d'hérédité lui-même. Car pour ces biologistes, l'hérédité de l'acquis n'était pas un mode d'hérédité différent de l'hérédité classique, comme aujourd'hui l'épigénétique peut l'être vis-à-vis de la génétique ; elle n'était que la conséquence attendue du fonctionnement normal de

[475] Auxquelles Wesimann ne prêtait pas une grande importance :
A. Weismann, « La prétendue transmission héréditaire des mutilations », 1888, in 1892, *op. cit.*, pp. 424-427.

l'hérédité[476]. Mais une nouvelle fois, celui-ci était davantage pensé et formulé en termes de posture plus qu'en une définition opératoire. Si ce flou permettait d'accepter l'existence de l'hérédité de l'acquis, il était en même temps un obstacle à l'établissement de tout programme de recherche rigoureux qui seul aurait permis de progresser dans la connaissance de ce phénomène biologique complexe.

1. La représentation des parties : un problème insoluble dans la pensée néolamarckienne

Pour qui désire produire une explication cohérente de l'hérédité des caractères acquis, la nécessité de décomposer l'organisme en différentes parties relativement distinctes apparaît primordiale. En effet, formulé dans cette perspective, le problème consiste à concevoir comment la modification localisée, chez un organisme, d'un caractère peut influencer la structure de ce même caractère dans la descendance de cet organisme.

Il faut donc tout à la fois juger légitime cette vision analytique des êtres vivants et supposer l'existence de particules représentatives : autant d'hypothèses totalement incompatibles avec la pensée néolamarckienne française.

1.1 Incompatibilité des présupposés néolamarckiens et des termes du problème

Nous avons déjà eu l'occasion de souligner l'inclination moniste de la pensée néolamarckienne française (voir entre autres Chapitre 2, 2.1.). Ce monisme fut accompagné d'une certaine forme de holisme ontologique. Pour ces biologistes, les organismes sont en effet des totalités. Ce positionnement holiste fut néanmoins particulier car il ne renvoya jamais à une conception hiérarchique de l'organisme, ni même à l'idée que celui-ci constituait une individualité discernable de son environnement immédiat. Il fut donc très différent des conceptions biologiques modernes. Il faut plutôt le comprendre comme un holisme déterministe, lié à une compréhension laplacienne du monde matériel.

[476] Ce qui est tout à fait cohérent avec la façon dont le concept biologique d'hérédité a été dérivé, au début du XIXe siècle, notamment par l'entremise des médecins, de son acception juridico-politique. Voir à ce sujet J. Gayon, 2006, *op. cit.*

Dans un organisme, du fait du déterminisme absolu des phénomènes, chaque portion du protoplasme est en interaction permanente avec toutes les autres, et l'activité totale de l'organisme est ainsi la somme de ces activités partielles. On ne peut donc assigner une propriété macroscopique à une portion microscopique définissable. Ce qui ne signifie absolument pas que des propriétés émergent à l'échelle de l'organisme ; bien au contraire, les propriétés macroscopiques sont bien pensées comme intégralement réductibles aux caractéristiques du protoplasme, à condition toutefois de considérer celui-ci dans toute son étendue. Dans la pensée néolamarckienne française cohabitèrent donc deux inclinations que l'on aurait pu penser exclusives l'une de l'autre.

Une bonne manière de saisir la position des biologistes néolamarckiens est d'observer la façon dont ils critiquaient les conceptions de la nouvelle génétique. Celle-ci, pour se constituer, avait en effet dû accepter, au moins sur le plan instrumental, que l'organisme soit décomposable en caractères phénotypiquement caractérisables. Or, à l'exception notable de Maurice Caullery, les néolamarckiens français refusèrent à la génétique, et aux théories microméristes en général, cette posture pourtant méthodologique, la jugeant illégitime. Par exemple, chez Le Dantec :

> « Tant que l'on a cru, par exemple, aux *gemmules* de Darwin ou aux *déterminants* de Weismann, particules *représentatives* des *caractères* des individus, on a parlé de ces *caractères* comme d'entités parfaitement définies, puisque chacun d'eux était représenté par une particule distincte et l'on disait, couramment, « que tel individu diffère de tel autre par *n* caractères spéciaux », comme s'il n'était pas évident que la décomposition en caractères de la description d'un être est susceptible d'être faite d'une infinité de manières, d'après le caprice du descripteur. »[477]

Il est aisé de retrouver le même genre de critique chez d'autres auteurs, comme Delage[478] ou Rabaud. On retiendra chez ce dernier ce passage en particulier, représentatif du caractère de son auteur par son ironie et son ton ouvertement polémique :

> « Comment voulez-vous qu'un lamarckien comprenne ? lui qui expérimente toujours, observe constamment et raisonne sans cesse, il

[477] F. Le Dantec, « L'hérédité des diathèses ou hérédité mendélienne », *Revue scientifique*, 1904, 17, p. 513.
[478] Par exemple : « La notion de *caractère* est une notion abstraite dérivée du fractionnement que nous faisons subir mentalement aux sensations produites sur nous par les objets. Un objet aura pour nous autant de caractères que nous serons capables de faire de généralisations d'impressions particulières. Ils n'ont aucune existence par eux-mêmes et ne peuvent, par conséquent, s'incarner dans aucune particule matérielle. »
Y. Delage, 1909, *op. cit.*, pp. 153-154.

> avait cru constater, et cela lui paraissait logique, une interdépendance générale des divers constituants du milieu que l'on peut arbitrairement séparer. Il n'a jamais pu constater par l'expérience, et le raisonnement ne lui permet pas de concevoir la possibilité d'un changement isolé. Si, par exemple, la température varie, il lui semble bien que tout change, du même coup, autour de lui. Les Généticiens-biomécanistes possèdent d'autres moyens d'appréciation, des instruments de mesure plus précis, un raisonnement plus subtil : le monde entier, l'organisme comme le milieu n'est qu'une mosaïque de caractères-unités. L'invraisemblance parvient ainsi à son comble. »[479]

C'est que l'unité physiologique de l'organisme, fondement bernardien de la nouvelle pensée biologique, semblait ne pas s'accorder avec la vision analytique de l'individu développée d'abord par Weismann, puis par les généticiens. En liant la forme à la substance, les néolamarckiens, en même temps qu'ils s'autorisaient à construire un transformisme physiologique, s'interdisaient de distinguer des parties dans la morphologie des êtres, puisque ceux-ci étaient physiologiquement intégrés. L'opposition avec les généticiens devenait donc totale. Pour les mêmes raisons, ils ne pouvaient accepter l'existence, dans la profondeur même des êtres vivants, d'une structure invariable, assurant la continuité héréditaire au fil des générations, et que Weismann avait nommée le *plasma germinatif*. Cette idée qu'il existait une étanchéité complète entre deux parties d'un même organisme, le germen et le soma, leur apparaissait simplement antiscientifique, puisqu'elle semblait contrevenir au principe même du déterminisme universel[480], dont on a vu qu'il constituait un élément fondateur de la pensée néolamarckienne. La distinction germen/soma fut donc rejetée en bloc par la plupart des biologistes français (à l'exception peut-être de Delage). Chez Rabaud :

> « Distinguer entre germen et soma est l'opposé même de la conception lamarckienne. Nous concevons l'organisme comme un tout, dont les parties affectent entre elles des rapports étroits de dépendance. Weismanniens, mendéliens, mutationistes [sic], généticiens-biomécanistes découpent l'organisme en morceaux et lui ajoutent des unités phyisiologiques : un tel pluralisme nous paraît contraire aux faits sainement interprétés ; il n'y a pas plus de germen séparé du soma par une cloison étanche, qu'il n'y a de « facteurs »

[479] E. Rabaud, « Lamarckisme et mendélisme », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique,* 1912, 46, p. 129.

[480] Insistons, Weismann n'a jamais prétendu que le germen échappait aux déterminismes environnementaux, mais simplement que les modifications produites ne correspondaient pas à un gain d'adaptation pour le soma.

> ou de « caractères » travaillant côte à côte, sans se connaître ni s'influencer. »[481]

Même pour Maurice Caullery, pourtant bien plus tolérant sur le plan théorique que son collègue Rabaud, cette « distinction absolue » entre le soma et le germen est pour le moins « d'ordre spéculatif », car elle constituerait, si elle était vérifiée, un indéniable « paradoxe physiologique »[482]. Les inclinations déterministe, moniste et holiste de la pensée néolamarckienne constituaient donc autant de conditions d'impossibilité à l'acceptation, même sur le plan descriptif, d'une vision analytique de l'organisme. La génétique ne pouvait dire le vrai car ses fondements étaient arbitraires. Pour les mêmes raisons, il était impossible de concevoir un mécanisme permettant l'incorporation dans l'hérédité de modifications locales, puisque c'est bien ce caractère local qui était dénié dans son existence même.

Par ailleurs, quand bien même les néolamarckiens auraient accepté que l'organisme soit une somme de caractères, ils auraient été confrontés à une impossibilité encore plus fondamentale : celle de concevoir un mode de répercussion dans l'hérédité de ces variations locales. En effet, d'un point de vue théorique, la seule manière d'expliquer ce phénomène est de faire l'hypothèse qu'il existe au sein même de l'organisme un système de représentation des parties. C'est cette idée que Darwin développa lorsqu'il s'attacha à théoriser le fonctionnement de l'hérédité[483]. Pour lui, comme il l'expliquait dans sa théorie de la *Pangenèse*, chaque caractère était représenté par un déterminant, qu'il nomma « gemmule », et qui pouvait en retour enregistrer les modifications subies par le dit caractère au cours de l'existence de l'organisme. La semence consistait simplement en un assemblage représentatif de ces gemmules. Il n'y avait là rien de vraiment original puisque, selon C. Zirkle, plusieurs dizaines d'auteurs avaient échafaudé des théories équivalentes depuis Hippocrate[484]. Après Darwin, ce genre de conception microméristе (selon les termes de Delage) allait connaître un développement plus grand encore, et la plupart des biologistes d'importance de la fin du XIXe siècle, au premier rang desquels Weismann et de Vries, proposèrent leur propre version de cette conception particulaire de l'hérédité[485]. Néanmoins, bien qu'il s'agisse de spéculations

---

[481] *Ibid.*, pp. 132-133.
[482] M. Caullery, 1916, *op. cit.*, p. 421.
[483] C. Darwin, *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, London, Murray, 1868, 2 vols.
[484] C. Zirkle, « The Early History of the Idea of the Inheritance of Acquired Characters and of Pangenesis », *Transactions of the American Philosophical Society*, 1946, New Series, 35, Part II, pp. 91-151. La conclusion de l'article (pp. 145-147) donne une liste exhaustive.
[485] Théories hautement spéculatives que Delage étudia en détail dans ses deux livres principaux : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, *op. cit.*, 1895 ; *Les théories de l'évolution*, *op. cit.*, 1909.

toutes fondées sur l'idée qu'une certaine structure moléculaire détermine la réalisation d'un trait phénotypique, il existe une différence fondamentale, et peut être insuffisamment rappelée, entre les idées de Darwin et de ses prédécesseurs et celles de Weismann et de ses continuateurs. En effet, pour Darwin, sans qu'il s'explique précisément sur ce point, toute modification macroscopique est capable d'être intégrée par les gemmules afin de réapparaître dans la descendance. Pour Weismann, en revanche, cette conception est intenable, non pas pour des raisons de faits, mais pour des raisons théoriques : il apparaît extrêmement difficile, voire certainement impossible, de concevoir un système de représentation de l'organisme capable de telles prouesses. Il explique :

> « Qu'est-ce qui doit être introduit dans la cellule-œuf ou dans la cellule spermatique pour que cette cellule passe par la modification en question ?
>
> Les gemmules de Darwin peut-être ? mais chacune d'elles représente une cellule, et nous n'avons affaire ici qu'à des molécules ou à des groupes de molécules ; il faudrait donc admettre pour chaque groupe de molécules une gemmule particulière, et supposer, par suite, le nombre déjà infini des gemmules augmenté de quelques milliards ! A supposer même que la théorie de la Pangenèse soit exacte, admettons qu'il circule réellement des gemmules dans le corps, et parmi elles des gemmules des éléments cérébraux frappés de maladie, admettons qu'une partie de ces éléments arrive dans les cellules germinatives de l'animal, à quelles étranges notions n'arriverait-on pas en suivant logiquement jusqu'au bout cette idée ! Quelle quantité prodigieuse de gemmules supposer dans un seul spermatozoïde, si toute molécule ou tout groupe de molécules (micelle) du corps tout entier ayant à une période quelconque de l'ontogénie pris part à la formation de ce corps doit être représentée dans la cellule germinative par une gemmule ! Ce serait cependant là la conséquence inévitable de l'hypothèse que des états moléculaires acquis de groupes cellulaires déterminés pourraient se transmettre. »[486]

Weismann eut toujours le souci de rappeler que c'est d'abord parce qu'un tel système semblait impensable[487] qu'il fut conduit à réévaluer ses conceptions sur la nature de l'hérédité, ce qui l'amena finalement à nier l'hérédité des caractères acquis. Sa théorie du

[486] A. Weismann, « La signification de la reproduction sexuelle… », in 1892, *op. cit.*, p. 361.

[487] « J'aime du moins à reconnaître qu'à ce point de vue j'ai suivi pendant longtemps la bannière de Darwin, et qu'il a fallu que je fusse d'abord amené par un côté tout autre, - à savoir par le côté théorique, - à douter de l'hérédité de caractères acquis, avant que la conviction se développât en moi graduellement et s'affirmât toujours de plus en plus au cours de nouvelles observations, que cette sorte d'hérédité n'existe pas. »
A. Weismann, « La prétendue transmission héréditaire des mutilations », 1888, in 1892, *op. cit.*, p. 415.

plasma germinatif définit certes l'hérédité comme un transfert d'ordre depuis des particules représentatives (les déterminants) jusqu'au soma, mais ce transfert a ceci de particulier qu'il est absolument non réversible. Ainsi, si l'hérédité de l'acquis est inconcevable en dehors d'un système de type représentatif, tout système de ce type ne légitime pas ce mode d'hérédité, bien au contraire. L'essor de ce genre de conceptions durant le dernier quart du XIXe siècle n'est donc pas la conséquence, chez beaucoup d'auteurs, d'une volonté de théoriser le phénomène d'hérédité des caractères acquis, mais doit prioritairement être compris comme une tentative d'intégrer les faits extrêmement *précis* liés à l'étude de l'hérédité. La distribution qualitative de certains caractères, notamment, semblait demander que l'hérédité soit véhiculée par des particules discrètes. Qu'une conformation particulière du visage puisse se transmettre inchangée sur plusieurs générations nécessitait aussi que l'on conçoive l'hérédité comme un processus d'une grande minutie. Chez Weismann, cette minutie était permise par la spécificité de la structure moléculaire qui constituait le plasma germinatif. La discontinuité et la minutie attachées à la distribution des caractères héréditaires furent largement niées par le néolamarckisme français, qui put dès lors se passer de ce genre de spéculation.

La France constitue de ce point de vue une exception remarquable, puisque si l'on excepte le cas de Georges Coutagne[488] (1854-1928), aucun biologiste d'envergure ne s'aventura sur ce terrain théorique. Ces spéculations apparaissaient, à juste titre, comme en contradiction avec les principes mêmes que ces biologistes avaient assignés à toute théorie censée rendre compte du processus vital. En effet, en acceptant que la morphologie d'un organisme soit réglée par le jeu de déterminants, il aurait été nécessaire également d'accepter que la morphologie n'était pas l'expression directe de la constitution chimique des corps : la forme était alors comprise comme venant se surimposer à la substance. Farouches partisans d'un monisme intégral, cette idée devait immédiatement être jugée comme antiscientifique par les néolamarckiens français. L'illustration la plus instructive pour l'historien des sciences de cette conception de la matière vivante est certainement l'idée développée par Félix Le Dantec que ces fameuses particules représentatives doivent en fait être assimilées à des microbes. Si elle peut aujourd'hui paraître absurde, il faut garder à l'esprit que Le Dantec lui-même, grand polémiste, était bien conscient de l'extrémisme de cette formulation, et des

[488] On pourra consulter C. Audibert, F. Vivien, « Georges Coutagne (1854-1928), biologiste : des mollusques aux vers à soie », *Les collection malacologiques anciennes : outils d'histoire et de science, Cahiers Scientifiques*, Lyon, fascicule n°13, 2007, pp. 11-71. Coutagne forma le terme de mnémon pour désigner les particules porteuses des propriétés héréditaires.

réactions qu'elle pouvait susciter, même à l'époque. Mais c'est précisément cette exagération volontaire qui autorise le commentateur à mieux saisir la position néolamarckienne. Par où une idée scientifiquement sans valeur peut devenir un révélateur historique tout à fait intéressant.

En 1904, en réponse à un article de Lucien Cuénot[489], Le Dantec publie une critique serrée des conceptions de la nouvelle génétique[490]. Celle-ci se décompose en de nombreux points (arbitraire du découpage de l'organisme en caractères, prétention morphologique de la génétique, etc.), mais celui qui nous intéresse ici est la comparaison qu'établit l'auteur entre les caractères mendéliens et les diathèses, soit des microbes responsables de symptômes visibles :

> « Cette simple comparaison nous amène à baptiser *diathèses* les caractères que M. Cuénot appelle *mendéliens* et alors, nous emploierons pour raconter les phénomènes de croisement entre individus pourvus de diathèses différentes, non pas le langage de Weismann, mais simplement celui de Pasteur. Et les lois de probabilité nous feront trouver exactement la règle de Mendel. Il faut d'ailleurs bien constater que les *particules* de Darwin ou de Weismann, susceptibles de se multiplier pour leur propre compte dans l'économie, se comportent exactement comme de petits microbes parasites. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que, quand il s'agit d'une *infection* facultative, le langage de Weismann soit parallèle à celui de Pasteur. […] Il ne s'agirait donc pas d'hérédité proprement dite dans les cas d'hérédité mendélienne, mais bien d'une sorte de *contagion* dont les gamètes seraient l'objet. En tout cas, il est bien évident que ces phénomènes d'hérédité discontinue ou de contagion ne sauraient aucunement nous renseigner sur les phénomènes d'hérédité continue ou proprement dîte. »[491]

Aussi étonnante que cette conception puisse nous sembler, elle demeure totalement cohérente avec la pensée néolamarckienne : la chimie du protoplasme définit sa forme propre, celle-ci ne peut être la conséquence de déterminants, sauf à considérer ces entités comme des parasites cellulaires, venant modifier (mais non pas déterminer) la morphologie normale des plastides. Il faut bien convenir, d'ailleurs, que la notion d'*information* allait apporter une légitimité aux conceptions génétiques qu'elles n'avaient pas complètement à leur début. Bien qu'il demeure encore de nombreuses incertitudes sur ce qu'il convient d'appeler l'information

[489] L. Cuénot, « Les recherches expérimentales sur l'hérédité mendélienne », *Revue générale des Sciences pures et appliquées*, 1904, 15, pp. 303-331.
[490] F. Le Dantec, « L'hérédité des diathèses ou hérédité mendélienne », 1904, *op. cit.*
[491] *Ibid.*, p. 515.

génétique, et même si l'on prend cette expression simplement comme une métaphore, elle permit aux scientifiques de « concevoir qu'un vecteur matériel soit porteur d'un ordre sans former la matière même de ce qui doit être ordonné »[492]. En d'autres termes, elle permettait, et permet toujours, une compréhension strictement matérialiste de cette propriété de représentativité, qui auparavant pouvait facilement être taxée de conception spiritualiste.

L'étude de l'article de Le Dantec présente un second intérêt, celui d'indiquer que Pasteur constituait pour ce groupe de scientifiques une référence revendiquée. Car si nous espérons montrer que la philosophie biologique bernardienne fut l'origine principale du néolamarckisme français, il est important, dès à présent, de signaler que Pasteur joua également un rôle certain dans la naissance de ce courant. Ce rôle dépasse, de loin, son acceptation timide de l'hérédité de l'acquis (Chapitre 1, 2.3.1.), et doit se concevoir comme une interaction directe entre l'illustre chimiste et la plupart des principaux néolamarckiens (Chapitre 6, 1.1.).

Pour le moment, contentons-nous de souligner que l'explication de l'hérédité de l'acquis, telle qu'elle était conçue depuis Hippocrate au moins, ne pouvait être acceptée par les néolamarckiens. Comme cette conception semble demeurer la seule théorie possible[493] (jusqu'à plus ample informé), cela entraîne que ce mode d'hérédité n'était pas théorisable si l'on acceptait les fondements de la posture néolamarckienne. Voilà pourquoi rien n'est dit, dans les écrits néolamarckiens, à propos d'un hypothétique mécanisme physiologique.

1.2 Un mécanisme physiologique : constat d'absence

Il est frustrant de ne pas trouver quelque chose que l'on a longuement cherché. Pourtant, il semble bien qu'aucun néolamarckien n'ait jamais proposé de mécanisme permettant de rendre compte du fonctionnement de l'hérédité flexible. Non pas que, comme pour Lamarck, ce mode d'hérédité allait de soi aux alentours de 1900, mais nous venons de constater que le seul type d'explication envisageable contrevenait aux fondements mêmes de la conception néolamarckienne du vivant.

---

[492] J. Roger, « Les positions philosophiques…. », *op. cit.*, p. 402.

[493] Ce jugement est conforté par le fait que les tentatives postérieures (et parfois récentes) de théorisation du processus d'hérédité des caractères acquis se sont semble-t-il toujours fortement rapprochées dans leurs grandes lignes des explications du type pangenèse. On trouvera un exemple de ce type de spéculation dans l'ouvrage suivant : E.J. Steele, 1979, *op. cit.*

Même dans l'œuvre de Félix Le Dantec, on ne lit rien qui ressemble à un mécanisme détaillé et cohérent de l'hérédité de l'acquis. Celle-ci est systématiquement expliquée comme le retentissement de l'extérieur (le milieu) sur l'intérieur (la chimie du protoplasme), via l'échelle intermédiaire que constitue l'état colloïdal de la matière vivante (Chapitre 2, 1.2.). Mais dans cette explication, cohérente lorsqu'on la restreint aux seuls unicellulaires, il manque à l'évidence un système de rétroaction gagnant les structures reproductrices de l'organisme pluricellulaire. Certes, l'on peut s'en passer, du moins en apparence, en insistant sur la forte cohérence interne de l'organisme, appuyée par le concept de milieu intérieur. Mais ce faisant, on confond, une nouvelle fois, cause efficiente et cause finale. En effet, qu'une modification du milieu puisse avoir des répercussions jusque dans l'intimité du protoplasme d'une partie de l'organisme, c'est une idée largement acceptable et qui ne demandait pas que l'on invoque un mécanisme particulier. De même, qu'une modification localisée du protoplasme finisse par retentir sur la totalité de l'être vivant, c'était en 1900 une conception largement partagée. Et d'ailleurs, la découverte du système hormonal allait un temps permettre à certains néolamarckiens, comme Maurice Caullery[494] ou Etienne Rabaud[495], de donner un second souffle à cette idée de cohérence de l'être vivant. Yves Delage y vit même la concrétisation et l'actualisation de la pangenèse intracellulaire darwinienne[496]. Mais que ce

---

[494] « Or, si l'on enlève l'ovaire de la poule, on voit le plumage femelle se transformer en celui du coq, avec toute sa différenciation et se développer des ergots comme chez le coq. Cette double série de caractères normalement propres au mâle, existent donc potentiellement, mais sont inhibés par l'action de l'ovaire ; cette action s'exerce par un produit soluble, ou hormone, déversé dans le sang et qui n'a pas d'ailleurs été isolé jusqu'ici. Des actions de nature hormonique, exercées par un organe défini, sont aujourd'hui connues en grand nombre, au moins chez les Vertébrés.

Les exemples précédents, à vrai dire exceptionnels par leur ampleur, illustrent avec une netteté spéciale le retentissement éventuel des parties de l'organisme les unes sur les autres. »

M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 202.

[495] On retiendra par exemple :

« Le mécanisme de la « transmission » d'un « caractère » se ramène donc au phénomène autrement large et compréhensif d'un changement durable de la constitution de l'organisme. Celui-ci y participe tout entier, les cellules sexuelles au même titre que les autres. De quelle nature est ce changement ? Il ne convient pas de le rechercher, car tous les cas sont des cas d'espèce et doivent être envisagés en particulier. D'une manière générale, on peut dire que sous l'action des échanges nouveaux imposés par les incidences externes, les produits de sécrétion des cellules se modifient et, par suite, les milieux internes dans lesquels baignent ces cellules se modifient eux aussi. Tous les éléments du corps se trouvent finalement placés dans des conditions nouvelles. A ces modifications d'ensemble, il nous est loisible de donner un nom quelconque ; mais le terme que nous emploierons ne constituera jamais une objection valable contre le fait de la transformation totale et durable éprouvée par l'organisme. C'est ainsi que, pour expliquer la pérennité très vraisemblable de l'épilepsie des Cobayes consécutive à une section des nerfs, obtenue par Brown-Séquard, L. Cuénot se demande s'il ne s'agirait pas d'une toxine déterminée par la lésion du système nerveux. Appelons toxine, diastase, hormozone la variation du métabolisme, cette variation seule nous importe, et loin de mettre obstacle à l'idée de « transmission de caractère acquis », elle est un commencement d'explication du phénomène. »

E. Rabaud, 1919, *op. cit.*, pp. 264-265.

[496] « La notion d'hérédité des caractères acquis, implicitement admise dans la théorie de Lamarck, a été en quelque sorte écartée, pendant de longues années, à la suite des remarques de Weismann sur la continuité du

simple lien causal, dont l'existence paraissait acceptable, soit investi de la fonction de *mécanisme* permettant l'incorporation dans la semence des modifications subies par l'organisme au cours de sa vie, voilà qui semblait constituer une assimilation abusive[497]. En effet, comment expliquer que les conséquences mécaniques d'une variation quelconque transforme, *in fine*, les plastides reproducteurs de telle manière qu'ils soient plus tard capables de diriger le développement embryonnaire dans une voie qui fasse réapparaître ces variations ? C'est assurément prêter au protoplasme des propriétés bien particulières ; c'est à nouveau confondre cause efficiente et cause finale.

A l'époque, et même en France, cette explication *a minima* fut d'ailleurs attaquée pour ses insuffisances. On peut lire chez Delage une critique des conceptions de Le Dantec qui est bien proche de souligner la confusion typiquement néolamarckienne du mode de cause invoquée pour rendre compte d'un phénomène biologique :

---

plasma germinatif. Il en a été ainsi parce que l'on ne comprenait pas comment le soma aurait pu exercer sur les cellules germinales les influences spécifiques nécessaires. La conception relativement récente des hormones apporte un moyen nouveau et précieux de concevoir cette action spécifique. En étendant cette notion d'hormones des glandes endocrines à toutes les cellules de l'organisme, on comprend que ces substances, si actives à dose infinitésimale, sont en quelque sorte la matérialisation des gemmules de Darwin dans la théorie de la pangenèse. »

Y. Delage, critique de l'article de G. Cattaneo consacré aux hormones et à l'hérédité de l'acquis, *L'Année biologique*, 1914, 19, p. 354.

[497] Cette inconséquence fut maintes fois l'objet de critiques de la part de Weismann. Par exemple :

« La transmission d'une cicatrice aux descendants, par exemple, suppose d'abord que toute modification mécanique du *soma* détermine une modification dans les cellules germinatives.

Cette modification ne peut consister essentiellement en une simple différence de nutrition, qui ne pourrait déterminer qu'une accélération ou un retard dans la croissance de la cellule ; il faut plutôt qu'elle soit telle qu'elle modifie le plasma germinatif dans sa structure moléculaire. Cette modification ne pourrait nullement avoir d'analogie avec celle qui s'est produite à la périphérie du corps, par suitte avec la formation de la cicatrice, car il n'y a dans le plasma germinatif ni peau, ni germe de l'un quelconque des organes ultérieurs, mais une structure moléculaire unique qui, au cours des milliers de degrés de transformation ontogénique, doit conduire à la formation d'un *soma* et d'une peau. La modification du plasma germinatif qui devrait rendre possible l'hérédité de la cicatrice devrait donc être telle qu'elle fût capable d'agir sur le cours de l'ontogénie à l'un de ses derniers degrés, de façon à ce que dans un endroit déterminé de la peau une intercalation de tissu inodulaire déterminât une solution de continuité dans la texture normale de la peau. […] Comment pourrait-on imaginer que ces modifications infinitésimales du plasma germinatif peuvent être déterminées par la production d'une cicatrice ou de toute autre mutilation corporelle ? Je cherche en vain à comprendre. Aussi je me rangerais volontiers à l'opinion de Blumenbach, qui inclinait à se prononcer contre l'hypothèse d'une transmission des mutilations, en disant qu'on ne peut pas prouver qu'une transmission de ce genre est *possible*. Bien qu'on ne puisse pas invoquer de « preuve » rigoureuse, on peut toujours bien montrer que l'appareil que suppose une transmission de ce genre devrait être d'une complexité si infinie, si inconcevable presque, que nous sommes bien autorisés à douter de la possibilité de son existence tant que nous n'avons pas devant nous des faits démontrant que cet appareil *doit* cependant exister. […]

S'il pouvait y avoir entre les parties du corps et les cellules germinatives une sorte de mécanisme de sympathie secrète par le fait duquel chaque modification des premières se photographierait dans les secondes, dans une certaine mesure, mais de manière différente, ce mécanisme merveilleux se laisserait certainement surprendre dans ses effets, et serait accessible à l'expérimentation. »

A. Weismann, « La prétendue transmission …. », in 1892, *op. cit.*, pp. 430-431.

> « Ce raisonnement [celui de Le Dantec] est évidemment intéressant et ingénieux, mais il lui manque une chose essentielle : c'est de montrer comment se produit cette répercussion des différents phénomènes les uns sur les autres. Nous aurons beau accepter la possibilité de cette sorte de répercussion, le problème ne sera pas résolu tant qu'on n'en aura pas indiqué le processus. »[498]

Le matérialisme strict et parfois simpliste de la pensée néolamarckienne empêchait celle-ci de souscrire aux théories microméristes, qui pourtant seules pouvaient expliquer de manière valable et cohérente l'hérédité de l'acquis. Ce matérialisme, parce qu'il entretenait la confusion entre les différents modes de causalité, en les réduisant improprement à la catégorie des causes efficientes, autorisait symétriquement de prendre pour une explication générale ce qui ne pouvait en aucun cas en constituer une ; et ce d'autant plus que le néolamarckisme fut d'abord une théorie fonctionnaliste de l'évolution.

Ceci conduisit les néolamarckiens à critiquer la formulation que Weismann et d'autres avaient donnée du problème de l'hérédité des caractères acquis. Si effectivement, il apparaissait impossible non seulement de prouver mais même d'imaginer un tel mode d'hérédité, c'est parce que les termes dans lesquels il avait été décrit étaient en fait inadéquats.

2. Hérédité des *caractères* acquis ou hérédité d'une *constitution* acquise ?

Weismann, par son travail de clarification théorique, avait été conduit à réduire l'hérédité des caractères acquis à un processus bien circonscrit : celui qui voit des variations somatiques non déterminées dans l'œuf capables de transformer le plasma germinatif afin que celui-ci soit, dans un second temps et en l'absence de la cause modificatrice, à même de reproduire dans le nouveau soma la modification précédemment induite[499]. Définir de manière si rigoureuse et restrictive l'hérédité de l'acquis heurta bon nombre de biologistes (et pas seulement en France), jusque là tacitement néolamarckiens.

---

[498] Y. Delage, 1909, *op. cit.*, pp. 277-278.

[499] « Il s'agit de savoir si des modifications du corps (du *soma*, par opposition aux cellules germinatives), provoquées par l'action directe d'influences extérieures, peuvent être transmises, si elles peuvent agir sur les cellules germinatives de telle sorte que celles-ci, dès la première génération, accusent spontanément la modification en question. Voilà la question à laquelle il faut ici répondre, et selon la réponse qui y sera faite, - comme on l'a montré plus haut, - nous verrons si le transformisme de Lamarck peut être conservé ou s'il faut l'abandonner. »
A. Weismann, « Des prétendues preuves …. », in 1892, *op. cit.*, p. 534.

C'est que jusqu'au début des années 1880, la biologie évolutionniste occidentale s'était surtout consacrée à l'étude de la phylogenèse et finalement assez peu aux modalités du processus évolutif lui-même. Grâce à l'appui offert par la loi biogénétique fondamentale de Haeckel (1866), aussi appelée principe de Fritz Müller (1864), l'embryologie s'était vue attribuée comme fonction de retracer le cours effectif de l'évolution des lignées[500]. Aussi voit-on fleurir à la fin des années 1860 et durant les années 1870 des reconstitutions phylogénétiques fondées sur les données de l'embryologie. Ce travail de reconstruction des voies emprntées par l'évolution fut en fait le premier champ d'investigation ouvert par le darwinisme. Darwin ayant réussi à convaincre la communauté scientifique de la réalité du fait de l'évolution, la plupart des biologistes, dans le sillage de Haeckel, travaillèrent à reconstituer la généalogie des lignées. En France aussi, les premiers évolutionnistes (Giard et Perrier, mais aussi Albert Gaudry) s'impliquèrent dans ce genre de travail. Le cas d'Alfred Giard est ici particulièrement intéressant car représentatif.

Durant la première phase de sa carrière (1872-1888) qui s'achève par sa nomination dans la chaire d'Evolution des êtres organisés à la Sorbonne, Giard se consacra quasiment exclusivement au travail phylogénétique. Ainsi, l'objectif de son travail de thèse était de montrer que les ascidies ne pouvaient constituer un « intermédiaire » évolutif entre les invertébrés et les vertébrés. Polyglotte, il travaillait alors au cœur des questions de pointe qui agitaient la communauté européenne des évolutionnistes. En effet, depuis peu (1867), le biologiste russe Kowalevsky, avait proposé que le groupe des ascidies pourrait constituer le chaînon permettant le passage des organismes invertébrés aux organismes vertébrés. Cette hypothèse était notamment fondée sur la ressemblance morphologique entre la larve des ascidies et l'amphioxus, animal que l'on plaçait alors à la base de la classification des vertébrés. L'hypothèse de Kowalevsky reçut rapidement le soutien de la plupart des évolutionnistes (Huxley, Darwin, Haeckel, Van Beneden, etc.), et devint très vite l'interprétation classique[501].

Alfred Giard, pour sa part, tenta de montrer que cette hypothèse reposait sur une confusion : la corde dorsale des larves ascidiennes a été abusivement identifiée à une structure homologue de la corde embryonnaire des vertébrés. Pour lui, si l'on ne peut certes douter de l'existence d'une corde chez la larve des ascidies, il s'agit là d'une adaptation secondaire à la vie pélagique, et non d'un caractère hérité d'un hypothétique ancêtre commun proto-vertébré.

[500] S.-J. Gould, 1977, *op. cit.*
[501] A. Giard, 1904, *op. cit.*, « L'embryogénie des Ascidies et l'origine des Vertébrés », pp. 28-29 (1874).

Il y a eu en fait convergence anatomique entre les vertébrés primitifs et les ascidies, sous l'action de conditions de milieu identiques.

Dès 1872, Giard affichait donc son scepticisme en conclusion de sa thèse[502]. L'année suivante, il publiait un article dans lequel il détaillait ses arguments embryologiques et éthologiques, qui l'autorisaient à conclure que « l'homologie entre la corde dorsale des Ascidies et celle des vertébrés n'est qu'une homologie d'adaptation à des conditions d'existence analogues [une analogie en termes modernes], homologie déterminée par l'identité des fonctions à remplir et n'indiquant pas des rapports de parenté immédiate entre les vertébrés et les Tuniciers [groupe qui inclut celui des ascidies] »[503].

Quand bien même il infléchira son opposition, par la suite[504], à l'interprétation classique de Kowalevsky, ce qui doit retenir prioritairement l'attention c'est que dans tout cela il n'est jamais question des modalités de la transformation des organismes mais uniquement des voies effectives suivies par les différentes lignées. En cela, les premiers travaux zoologiques de Giard sont tout à fait exemplaires de l'intérêt montré par les évolutionnistes de cette période (1866-1883[505]) pour les questions phylogénétiques[506].

Sur le plan théorique, Giard consacra beaucoup d'énergie à tenter de montrer la supériorité de la méthode embryologique dans le champ de la phylogénétique[507], endossant au passage l'habit de héraut de la cause transformiste en France[508] ; il développa également une

---

[502] « Cette idée qui a séduit Huxley et que le Pr Haeckel a accepté avec plus d'empressement que Darwin lui-même, cette idée si bien en harmonie avec le mouvement scientifique actuel [le transformisme] est-elle solidement établie et suffisamment démontrée ? Nous ne le pensons pas et nous croyons même qu'elle doit être désormais rejetée par tout partisan sérieux de la théorie de l'évolution. Avec ceux qui l'ont mise en avant, je crois à l'existence du passage entre les deux sous-règnes, avec eux et après eux je le chercherai comme Linné cherchait la méthode naturelle, *dum viscero*, mais en suivant autant qu'il me sera possible le conseil de Lamarck et de Savigny : *Patientia* ! »[502]
A. Giard, 1872, *op. cit.*, p. 184.

[503] A. Giard, « Etudes embryogéniques sur les Ascidies », *Bulletin scientifique du Nord et des pays voisins*, 1873, 4, pp. 78-79.

[504] A. Giard, « Notes sur quelques points de l'embryogénie des Ascidies », *Association française pour l'avancement des sciences*, 3e session, 1874, p. 433.

[505] L'intervalle est borné d'une part par la formulation haeckelienne du principe de récapitulation, d'autre part par les premières publications de Weismann sur la nature de l'hérédité.

[506] Maurice Caullery, qui produisit plusieurs textes sur l'histoire de sa discipline, confirme cette idée :
« La zoologie de la fin du XIXe siècle a été avant tout une reconstitution, ou plutôt une tentative de reconstitution de cette généalogie des organismes. Son but a été de dresser l'arbre généalogique général du règne animal et ceux de ses diverses subdivisions, en se guidant sur les données de l'anatomie et surtout de l'embryogénie. »
M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 111.

[507] A. Giard, « Les faux principes biologiques et leurs conséquences en taxonomie », *Controverses transformistes*, 1904, *op. cit.*, pp. 63-108 (1876).

[508] Ce que même Delage reconnut :
« En France, A. Giard qui, de bonne heure, s'est fait le propagandiste du transformisme, a, en même temps, beaucoup contribué à l'extension des idées lamarckiennes. Sans être un lamarckien exclusif, il a, dès 1888

réflexion intéressante sur les limites de la loi de récapitulation, réflexion qui aboutit notamment à la formulation de concepts toujours actifs dans la biologie actuelle, comme celui de progenèse[509] (maturation accélérée des structures reproductrices aboutissant à la rétention de traits juvéniles par l'adulte) ou de poecilogonie[510] (adaptation larvaire). En bref, il tenta d'imposer une conception haeckelienne de la biologie dans une communauté française encore réfractaire à l'hypothèse transformiste. C'est d'ailleurs auprès du savant de Iéna qu'il obtint d'abord un appui aussi bien scientifique que moral, comme l'atteste sa correspondance :

> « Très honoré Collègue
>
> Permettez-moi de vous remercier de tout cœur pour la haute marque d'estime que vous venez de me donner en m'envoyant un exemplaire de votre superbe *Anthropogénie*. Que vous êtes heureux de pouvoir professer librement ces doctrines rénovatrices pour lesquelles je n'ai pu me prononcer en France sans m'attirer des inimitiés et des attaques de toute espèce ! Votre courageuse préface a ranimé mon zèle et je veux malgré tous les obstacles combattre à votre suite le combat de culture contre cette terrible Internationale noire qui trouve tant d'alliés parmi nos prétendus savants. Les foudres de notre Infaillible académie des sciences ne peuvent m'effrayer et je me passerai fort bien de son approbation si j'obtiens celle des hommes de progrès. Le témoignage de sympathie que vous m'accordez joint à ceux que j'ai déjà reçus de Ch. Martins et de Van Beneden est la plus précieuse récompense de mes efforts.
>
> Recevez, très honoré Collègue, avec l'expression de ma reconnaissance l'assurance de mon dévouement et de ma vive admiration. »[511]

Ses conclusions furent l'occasion de dresser et publier différents arbres phylogénétiques, restreints aux liens de parentés entre les différents groupes animaux.

[Leçon d'ouverture], mis en avant l'action du milieu, les facteurs primaires de l'évolution, et n'a cessé, au cours de sa carrière scientifique, d'insister sur leur importance. »
Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 258.

[509] A. Giard, J. Bonnier, 1887, *op. cit.*, p. 195.

[510] A. Giard, « La poecilogonie », 1905, *op. cit.*

[511] Lettre d'Alfred Giard à Ernst Haeckel, datée du 22 octobre 1874, *Fonds Haeckel*, Iéna. Dans une lettre postérieure (31 août 1901), il précise : « La mort de Lacaze nous a délivrés de la tyrannie des derniers adversaires du transformisme. Depuis dix huit mois d'ailleurs j'ai réussi malgré son opposition à arriver à l'Académie des sciences dont il espérait me fermer les portes à tout jamais. »

Figure n°12 : ***Arbre phylogénétique proposé par Alfred Giard en 1889***
(A. Giard, *Controverses transformistes*, C. Naud, Paris, 1904)

Durant cette période de sa carrière, s'il était un transformiste convaincu, Giard développa très peu ses conceptions sur la manière dont les espèces évoluaient. En fait, il fallut attendre 1888 et sa nomination à la Sorbonne pour le voir expliciter son néolamarckisme.

Ainsi, la leçon d'ouverture du cours de 1889 a-t-elle pour titre « Les facteurs de l'évolution »[512], et permet de mieux comprendre la manière dont ce biologiste concevait l'évolution des espèces. On constate alors aisément que c'est d'abord en *réponse* aux thèses, jugées extrémistes, de Weismann que Giard précise sa propre position :

> « A ce point de vue, les successeurs de Darwin, ses disciples trop exclusifs [Weismann] ont fait un tort énorme à la doctrine [du transformisme] et suscité de nombreuses et légitimes objections. En négligeant complètement les facteurs primaires et paraissant s'en remettre au hasard pour l'explication des variations individuelles, ils ont évidemment méconnu les idées de Darwin lui-même. Par une réaction outrancière contre les tentatives parfois trop hasardées de Lamarck et de Geoffroy Saint-Hilaire, ils sont tombés dans des exagérations plus dangereuses encore et plus nuisibles aux progrès de la science. »[513]

Comme l'avait déjà parfaitement noté Antonello La Vergata[514], la préférence de beaucoup de biologistes pour le mécanisme d'hérédité des caractères acquis cristallisa donc surtout en réaction aux thèses weismanniennes. Giard en est le parfait exemple dans le cadre de la biologie française. Le fait de spécifier une position théorique par rejet entraîne une conséquence importante, qui dépasse le cadre d'une étude strictement française du néolamarckisme. Les termes du problème furent en effet souvent directement importés du weismannisme : c'est dans le langage propre à la théorie du plasma germinatif que beaucoup de biologistes élaborèrent leur position et établirent des protocoles expérimentaux.

Or, la question que formule Weismann à l'égard des partisans de l'hérédité de l'acquis est insoluble, nous l'avons vu, dans la pensée néolamarckienne française. Progressivement, les évolutionnistes français vont donc s'attacher à reformuler le problème de l'hérédité des caractères acquis. C'est aux alentours de 1910 que se joua ce glissement, dont les néolamarckiens espéraient bien retirer une confirmation de leurs positions propres. Ce glissement connaît au moins deux causes inextricablement imbriquées. D'une part, un travail de reconsidération théorique de leurs positions, motivé notamment par les critiques et les demandes de Weismann, conduisit certains auteurs à cette reformulation ; c'est ce point que nous rappelons ici. D'autre part, ce glissement fut l'occasion pour les biologistes français d'asseoir leur position sur une assise empirique élargie, ce qui n'était pas chose superflue

[512] Elle est reproduite dans les *Controverses transformistes*, pp. 109-134.
[513] *Ibid*., p. 120.
[514] A. La Vergata, 1996, *op. cit.*, p. 3185.

alors que Weismann s'évertuait à en montrer l'inexistence ; nous laissons à plus tard l'examen détaillé de cet aspect de la question (Chapitre 8, 2.1.).

La possibilité d'une hérédité des *caractères* acquis était en fait, dès le début, contredite par la manière même qu'avaient ces scientifiques de concevoir l'organisme. En effet, dès le milieu des années 1890, lorsqu'un Le Dantec, par exemple, propose que l'évolution (aussi bien le développement de l'être individuel que la transformation des lignées) puisse en droit être réduite à l'équation A x B (A, rappelons le, représentant la substance vivante et B le milieu), il oblige du même coup la reproduction à revêtir la fonction de transmission d'une constitution protoplasmique, dont une partie au moins est le résultat des interactions avec le milieu (et donc acquise). Dès l'origine, la conception néolamarckienne de la reproduction demandait que le rejeton hérite de la *constitution* protoplasmique acquise de son ou ses géniteurs. Néanmoins, pendant un temps (dont la durée diffère selon les auteurs considérés), l'ambition théorique resta celle que Weismann avait rappelée : espérer réussir à rendre compte d'une hérédité des *caractères* acquis.

Ainsi, si Le Dantec s'opposa, dès ses premiers écrits, à la possibilité qu'une variation organique soit effectivement locale, il continua néanmoins à penser que bien que cette modification affecte l'organisme dans sa totalité, il est possible qu'elle ressurgisse morphologiquement dans la descendance au niveau même où elle était apparue à l'origine :

> « Nous savons en effet que nous ne devons pas considérer le caractère C comme une modification locale, analogue à celle que produit une tache sur une statue ; l'organisme vivant est un ensemble en équilibre, et toute rupture d'équilibre, réalisée en un point du corps, se transmet à l'ensemble de l'individu, soit par le milieu intérieur, soit par la continuité protoplasmique. La réponse à la première des questions précédentes est donc fatale :
>
> La variation produite par le facteur B retentit certainement sur le patrimoine héréditaire.
>
> […] Alors, le caractère est bien profondément acquis, et, dans ce cas, la réversibilité des phénomènes de la chimie physique d'une part, le théorème morphobiologique d'autre part, nous permettent d'affirmer que la modification transmise au patrimoine héréditaire de l'œuf se manifestera, à la génération suivante, par un caractère *descriptif du même ordre* que celui qui avait été directement produit chez le parent. »[515]

[515] F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, pp. 244-246. Nous soulignons.

Indiscutablement, Le Dantec n'est ici pas cohérent avec sa propre pensée, et passe sous silence le principal écueil théorique que nous avons déjà souligné, à savoir le mécanisme qui autorise la spécificité de l'action du local sur le général, qui doit ensuite être reproduite par le général lui-même. Si le patrimoine héréditaire n'est pas pensé en terme de structure représentative, il est impossible d'expliquer cette spécificité. La théorie de Le Dantec, soit la forme la mieux spécifiée de la pensée néolamarckienne française, permet assurément d'expliquer l'hérédité d'une constitution acquise, mais ne peut jamais rendre compte de l'hérédité des caractères acquis.

La maladie puis la mort (1917) venant interrompre l'œuvre de cet auteur, il appartiendra à son proche collègue, E. Rabaud, de souligner cette impossibilité et d'en tirer les conséquences théoriques qui s'imposent. Faisant sienne l'idée si lamarckienne de variation locale à retentissement général, Rabaud la développa davantage que Le Dantec. Dès 1911, dans son premier livre (*Le Transformise et l'Expérience*), il substitue le terme de constitution à celui de caractère :

> « Souvenons-nous qu'une disposition morphologique ne correspond pas à une transformation purement locale, qu'elle est, au contraire, l'expression d'une transformation tout à fait générale de l'individu considéré. Toute incidence nouvelle se répercute de proche en proche, entraînant un système d'échanges nouveaux, un changement de *constitution* de l'organisme tout entier. Or, pour si séparés que les éléments sexuels puissent être du soma, ils ne sont pas moins renfermés dans le soma et ne peuvent pas éviter de subir comme lui l'action des influences externes. Il ne peut en être autrement en théorie, et il en va ainsi dans la pratique. […] On ne peut douter que les actions intervenant sur une partie du corps, et se propageant de proche en proche, touchent aussi bien les éléments sexuels que tous les autres éléments du corps, et que tous ces éléments, tous sans exception, *acquièrent* une *constitution* donnée qui, dans les mêmes conditions ou dans des conditions équivalentes, se traduit par une certaine disposition morphologique, par celle-là et non par une autre. Les faits connus n'admettent pas d'autre explication. »[516]

Deux ans plus tard, en 1913, il prit conscience que cette nouvelle façon de poser le problème de l'hérédité de l'acquis avait comme conséquence nécessaire de renoncer à la spécificité du lien entre modification morphologique et inscription héréditaire protoplasmique

[516] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, pp. 259-260. Nous soulignons.

de cette modification. Il fut ainsi conduit à déclarer que l'hérédité des *caractères* acquis était en fait impossible :

> « Cependant, il faut le reconnaître, diverses dispositions anatomiques semblent réaliser une correspondance vraiment étroite entre certains modes de vie et certains organes, comme si la forme résultait effectivement d'un véritable modelage. […] Ce ne peut être qu'une illusion. Quel que soit l'agent qui le provoque, tout s'oppose à ce que nous considérions un changement local, si étendu soit-il, comme capable de se perpétuer dans une lignée ; »[517]

Lorsqu'il fit le bilan de son propre travail, à l'occasion d'une candidature à l'Académie des sciences, Rabaud insista tout particulièrement sur ce point, pensant triompher en montrant que la question avait finalement été mal posée :

> « Concevoir l'organisme comme un tout, et fonder cette conception sur les faits, a des conséquences, tant au point de vue du mécanisme de l'hérédité, qu'au point de vue de l'explication de l'hérédité des *caractères acquis*, question en général mal posée et, partant, incompréhensible. Qu'un « caractère » nouveau, intéressant une partie isolée de l'organisme, puisse se retrouver chez les descendants, c'est-à-dire dans les gamètes de l'individu modifié, paraît inexplicable ; le processus devient parfaitement clair dès que l'on envisage, non plus un *caractère*, mais une *constitution* d'ensemble. »[518]

Il ne fut pas le seul à conduire la pensée néolamarckienne dans cette orientation. Simultanément, Maurice Caullery parvint en effet aux mêmes conclusions en faisant au départ le même constat : il n'y a jamais rien de local dans un organisme vivant. En 1931, il reprend à son compte l'idée que la question de l'hérédité de l'acquis a été mal posée :

> « Il ne faut pas perdre de vue que le problème de l'hérédité des caractères acquis a été généralement posé sur un terrain défectueux. On a cherché à prouver la transmission d'une modification locale et toute la discussion a porté sur l'impossibilité d'imaginer cette transmission. Les transformations évolutives réalisées par le développement embryonnaire n'ont pu être que des transformations générales, mettant en jeu tout le système des corrélations entre les ébauches, en les faisant passer d'un état d'équilibre à un autre état

[517] E. Rabaud, « Les nouvelles théories de l'hérédité, adaptation et évolution », *Biologica*, 1913, 3, p. 178.
[518] E. Rabaud, 1935, *op. cit.*, pp. 11-12.

> d'équilibre. Pareille transformation, - qu'on ne peut actuellement qu'imaginer, sans en connaître d'exemple, ni surtout sans savoir en produire, - ne peut résulter que d'un changement dans la *constitution* générale de l'œuf. Mais on peut très bien imaginer que ce changement résulte plus ou moins directement d'actions subies de la part du milieu par le soma. »[519]

Néanmoins, en transformant les termes de la question, pour la rendre soluble dans la pensée néolamarckienne, ces biologistes, du même coup, renonçaient en partie à l'objectif théorique initial de ce transformisme : l'explication de l'adaptation des organismes à leur milieu. En effet, si l'action du milieu n'a plus la capacité de modifier *spécifiquement*[520] le patrimoine héréditaire des individus, alors il devient impossible d'expliquer comment une évolution cumulative permet progressivement l'adaptation morphologique.

Cette conséquence fut assumée de manière plus ou moins explicite. Elle avait déjà conduit Yves Delage, dès 1895, à proposer que la totalité de l'adaptation soit le résultat de causes actuelles, agissant durant le développement embryonnaire par l'entremise du processus d'excitation fonctionnelle. Rabaud, pour sa part, fit sienne une solution tout aussi radicale bien qu'opposée : renoncer à l'explication de l'adaptation morphologique. En 1922, il publia un livre[521] dans lequel il espérait montrer que celle-ci n'existait pas, et que partant il était inutile de chercher à l'expliquer. Maurice Caullery, enfin, opta pour une troisième voie, qui l'amena dès la fin des années 1910 à renoncer au principe d'actualisme, et à imaginer que la vie avait évolué dans le passé selon des modalités qui n'étaient plus réalisées actuellement (Chapitre 8, 2.2.). Ce faisant, la question de l'Evolution était en fait partiellement vidée de sa substance. Nous aurons à revenir plusieurs fois sur cet aspect de la seconde phase de l'histoire du néolamarckisme français. Retenons dès à présent que, dès les premières années du XXe siècle, et pour reprendre les termes d'Yvette Conry, le néolamarckisme se dissipa en une « doctrine faible »[522], dans le sens précis où il renonça à l'explication de l'adaptation directe au milieu par l'hérédité des caractères acquis.

Cet affaiblissement doctrinal n'est en fait que le signe le plus évident d'un vice théorique plus profond, celui de la définition même de l'hérédité. Car, lorsqu'on y regarde de près, c'est finalement par ce seul concept que le néolamarckisme français voulut expliquer

---

[519] M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 388. Nous soulignons.
[520] Le terme *spécifiquement* signifie ici que la modification du patrimoine héréditaire permet en retour à celui-ci de faire réapparaître plus tard au cours d'une nouvelle ontogenèse le nouveau phénotype.
[521] E. Rabaud, *L'adaptation et l'évolution*, Paris , Etienne Chiron Editeur, 1922.
[522] Y. Conry, 1993, *op. cit.*, p. 496.

l'évolution tout entière (cf. Chapitre 8, 3.). Or, tout comme la notion symétrique de plasticité, celle d'hérédité resta non définie dans la pensée biologique française, ce qui garantissait l'échec de toute spéculation la prenant comme fondement.

3. L'hérédité, une notion non définie

L'hérédité, propriété caractérisant en propre le monde vivant, fut rarement l'objet d'une définition précise[523]. Ce constat vaut pour la totalité de la biologie occidentale au moment de notre histoire, mais il prend un tour dramatique pour le néolamarckisme en particulier. En effet, quand bien même les théories sur l'hérédité de Darwin et de ses successeurs néodarwiniens furent au mieux des spéculations cohérentes, elles n'avaient jamais été investies de la fonction d'expliquer l'évolution dans sa totalité. Pour qu'une évolution par sélection naturelle soit possible, il suffit que l'hérédité existe, même à un faible niveau (comme chez Weismann). Le travail de définition théorique de cette notion n'est pas nécessaire, jusqu'à un certain point, à l'explication de l'évolution des espèces.

Il en est tout autrement pour les néolamarckiens. L'évolution résultant pour eux de l'action actuelle du milieu, de la contrainte héréditaire, et de la façon dont l'hérédité incorpore la première, ils étaient tenus, d'un point de vue théorique, d'expliciter la notion d'hérédité et de préciser son mode de fonctionnement. Cette contrainte fut prise en compte par beaucoup de biologistes d'orientation lamarckienne, au premier rang desquels Spencer et Haeckel. Elle aboutit, la plupart du temps, comme pour leurs homologues néodarwiniens, à la construction de systèmes excessivement spéculatifs (comme la théorie de la périgenèse des plastidules de Haeckel, 1876).

Le néolamarckisme français, nous l'avons vu, ne s'engagea pas dans cette voie, préférant se satisfaire d'énoncés très généraux. Ce faisant, la notion d'hérédité ne fit jamais l'objet d'un travail de clarification théorique. Ce flou permettait de croire à peu de frais à l'hérédité de l'acquis, mais, symétriquement, empêchait la constitution de programmes de recherche susceptibles de faire progresser les connaissances. Le fait que la question de

[523] Une vision ouvertement polémique de cette idée est développée par André Pichot :
A. Pichot, *Histoire de la notion de gène*, Flammarion, 1999. Dès le premier paragraphe de l'introduction, le ton est donné :
« La notion de gène, omniprésente dans la biologie contemporaine, compte parmi les plus mal définies de cette discipline, et le flou de sa définition n'est pas pour rien dans les abus qui en sont faits. Tout comme celle (connexe) d'hérédité, cette notion est loin d'être claire et évidente, contrairement à ce que pourrait suggérer la facilité avec laquelle on en use et mésuse. »

l'hérédité de l'acquis ne devint pas réellement un problème scientifique (c'est-à-dire nettement défini et donnant lieu à une approche expérimentale concrète) est la conséquence directe de cette absence de clarification de la notion pourtant si constitutive d'hérédité.

3.1 Des énoncés strictement narratifs

Il est donc peu de dire que, bien que centrale dans leur conception du vivant, la notion d'hérédité n'a donné lieu à aucun travail de théorisation ni même de définition. Ce constat vaut pour l'ensemble des néolamarckiens, et l'on étendrait sans difficulté à tous ces biologistes le jugement que Le Dantec formula en direction des idées de son maître Giard quand il regrettait « qu'il n'a pas eu sa théorie de l'hérédité »[524]. L'exemple certainement le plus éclairant fut le cas d'Yves Delage. En 1895, lorsqu'il fit paraître son ouvrage somme sur la question de l'hérédité, le lecteur attentif fut contraint d'attendre la 795e page (sur 878 !) pour qu'apparaisse enfin une définition du phénomène. Comme l'avait déjà noté Jacques Roger[525], celle-ci est alors réduite à bien peu de choses :

> « Ainsi, l'Hérédité donne à l'œuf sa constitution physico-chimique relativement simple, mais rigoureusement précise. Son rôle direct s'arrête là. »[526]

Certes, Delage fut incontestablement celui qui prêtait le rôle le plus mineur à cette propriété du vivant. Néanmoins, on retrouve dans les textes des autres biologistes, des idées équivalentes et tout aussi vagues sur la nature de l'hérédité biologique. En fait, lorsqu'on s'attache à comparer les différentes formulations que l'on peut lire, on constate qu'il s'agit systématiquement d'énoncés simplement narratifs ; narratifs dans le sens où ils ne font que décrire, en terme très peu précis, le phénomène. Cette description peut se faire selon deux axes principalement. D'une part, certains auteurs insistèrent sur l'origine de l'hérédité : cette propriété correspondrait à la somme des conditions environnementales rencontrées par le protoplasme au cours des temps géologiques. A un an d'intervalle, on retrouve chez Giard, Perrier et Costantin quasiment la même définition de l'hérédité. Chez le premier, on lit en 1898 :

---

[524] F. Le Dantec, « Alfred Giard », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1909, 42, pp. 11-12.
[525] J. Roger, 1995, *op. cit.*, pp. 400-401.
[526] Y. Delage, 1895, *op. cit.*, p. 795.

> « L'hérédité n'est, à proprement parler, ni un facteur primaire ni un facteur secondaire, c'est une *intégrale*, c'est la somme des variations infiniment petites, produites sur chaque génération antérieure par les facteurs primaires. »[527]

Chez Perrier, la même année, dans la préface à la seconde édition de son livre sur les colonies animales :

> « *La substance vivante des éléments reproducteurs est capable de se substituer à toutes les causes de modification qui ont agi efficacement sur les ancêtres de l'organisme dans lequel ces éléments se développent*. »[528]

On retrouve une formulation très proche, et encore plus ramassée, chez Costantin en 1899 :

> « l'hérédité est l'effet accumulé de l'action du milieu »[529]

On le constate, la question n'est guère éclairée par les définitions proposées, celles-ci ne faisant que raconter l'origine de la propriété. Cet aspect narratif se retrouve selon un deuxième axe qui renvoie cette fois-ci au support de l'hérédité. Nous l'avons vu, pour Delage il ne s'agit que de la constitution matérielle de l'œuf. Le Dantec développa le même genre de considérations en posant dès 1899 que « l'hérédité est l'ensemble des propriétés de l'œuf »[530] ; comme ces propriétés sont évidemment strictement matérielles, on retrouve directement la définition de Delage.

Enfin, chez Rabaud, dont l'œuvre peut être comprise comme le résumé dogmatique du néolamarckisme français, on lit des passages qui renvoient à ces deux axes, mais qui, à nouveau, ne vont jamais au-delà d'une description incroyablement vague du phénomène :

> « Un œuf peut se développer de diverses façons et ce développement résulte précisément des interactions du milieu et de la substance de cet œuf. Quant à lui, il ne renferme rien qui soit prédéterminé, sinon *l'état physico-chimique* qu'il tient de ses

[527] A. Giard, « Le principe de Lamarck », 1904, *op. cit.*, p. 153
[528] E. Perrier, *préface à la seconde édition des Colonies animales*, 1898, p. XXIV.
[529] J. Costantin, 1899, *op. cit.*, p. 25.
[530] F. Le Dantec, *Lamarckiens et darwiniens*, 1899, *op. cit.*, p. 173.

> ascendants immédiats, mais qui résulte, en fin de compte, de *l'intégration de toutes les actions externes passées*, subies par la lignée d'où provient cet œuf. »[531]

Dans certains textes tardifs, il va jusqu'à assimiler l'hérédité au jeu du milieu, achevant de dissoudre cette notion qui pourtant n'avait déjà plus qu'une maigre consistance théorique :

> « L'*hérédité n'est donc que la persistance d'une constitution sarcodique définie, en fonction des conditions extérieures ; l'hérédité porte sur les deux termes du complexe organisme x milieu*. Entre les deux, on ne saurait trop y insister, la liaison est nécessaire et indissoluble. Or, loin d'être constant, le milieu varie d'une manière incessante ; par suite, peu ou prou, l'organisme varie sans cesse à son tour. »[532]

Le peu de cas qui fut fait d'une définition consistante de l'hérédité trouve une nouvelle illustration éclairante dans l'œuvre d'Edmond Perrier. Nous avons déjà vu que son ambition fut, dès la fin des années 1870 d'expliquer la genèse des animaux supérieurs par un processus d'association d'individus structurellement inférieurs ; association qui finit, étant donné la division physiologique du travail qu'elle impose, par faire émerger un niveau supérieur d'individualité. De ce point de vue, son livre de 1881 constituait déjà une version achevée de ses conceptions. Néanmoins, si les organismes, au fur et à mesure de l'évolution, sont bien de plus en plus complexes (ce qu'il pensait avoir montré) et si d'autre part, l'ontogenèse d'un organisme récapitule sa phylogenèse (ce qu'il revendiquait explicitement), alors se pose la question de la *condensation* du développement embryonnaire.

Gould a largement montré que cette question était au centre des débats en biologie théorique dès la fin des années 1860[533]. Haeckel, pour sa part, avait opté pour un processus de délétion : pour que l'ontogenèse puisse tenir dans un temps bref, certains stades ancestraux avaient été gommés de son déroulement. Perrier lui, préféra développer une autre idée, celle d'une accélération progressive de l'ontogenèse qui permet d'aboutir au même résultat, sa condensation. Les stades ancestraux, pour les plus significatifs au moins, sont bien présents dans l'ontogenèse des êtres actuels, mais de manière excessivement abrégée.

---

[531] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 22. Nous soulignons.
[532] E. Rabaud, 1919, *op. cit.*, p. 305
[533] S.-J. Gould, 1977, *op. cit.*, Chapitre 4.

Il fallut attendre 1888 pour que Perrier propose pour la première fois l'existence de cette accélération embryogénique[534], et ce n'est qu'en 1896 qu'il nomma ce processus la tachygénèse[535]. En 1902, en collaboration avec son ancien élève Charles Gravier, il consacra à cette question si centrale dans sa conception de l'évolution une longue publication : « La tachygénèse, ou accélération embryogénique, son importance dans les modifications des phénomènes embryogéniques : son rôle dans la transformation des organismes »[536]. La lecture de ce texte montre à l'évidence la pauvreté de la réflexion néolamarckienne sur la nature de l'hérédité. En effet, bien que long de plus de deux cent quarante pages, cette question n'est abordée que l'espace de quelques lignes, aux pages 150 et 151, à l'occasion desquelles Perrier reproduit sa définition de l'hérédité de 1898. L'ensemble du texte n'est en fait qu'une succession d'exemples censés prouver la réalité de la tachygénèse.

Et finalement, il conclut ce travail par une identification de l'hérédité à la tachygénèse, sans qu'aucune de ces deux notions n'aient été définies autrement que de manière descriptive :

> « S'il a fallu de longs siècles pour les réaliser tour à tour [ces caractères] chez les êtres appartenant à une même série généalogique, il ne faut plus aux éléments reproducteurs que quelques semaines pour les reconstituer : l'hérédité ne peut donc fonctionner qu'en abrégeant singulièrement les phases de production et de transformation de ces caractères. Cela revient à dire que la *tachygénèse est le mode nécessaire de fonctionnement de l'hérédité*, ce mot étant pris au sens dynamique, on peut exprimer encore la même idée en disant que la *tachygénèse est une propriété essentielle de l'hérédité*. »[537]

On chercherait en vain un mécanisme venant expliquer cette propriété pourtant essentielle de l'hérédité, comme on a cherché en vain une définition consistante de cette dernière.

---

[534] E. Perrier, *Le Transformisme*, Paris, Baillière et Fils,1888, p. 217.
[535] E. Perrier, « Rapport sur les travaux de MM. Mathias Duval et Giard», *C.R.Ac.Sci.*, 1896, 123, pp. 1151-1159.
[536] E. Perrier, C. Gravier, « La tachygenèse », *Annales des sciences naturelles (zoologie)*, 1902, 16, pp. 133-374.
[537] *Ibid.*, pp. 347-348.

3.2 Des énoncés peu opératoires, les limites du phénoménalisme

Il est patent de constater que, parmi tous ces scientifiques, aucun ne travailla de manière prolongée et approfondie sur la question de l'hérédité biologique. Par travail, il faut entendre ici non pas une réflexion théorique, mais une recherche expérimentale concrète. Lorsqu'on s'attache à caractériser l'activité scientifique quotidienne des néolamarckiens français, on observe que celle-ci, quelle que fût leur déclaration d'intention, ne portait pas prioritairement sur les questions centrales de la Biologie générale (si l'on fait exception des recherches de Delage sur la parthénogenèse artificielle).

Certes, nous avons constaté que le transformisme expérimental voulu par les premiers néolamarckiens avait produit un nombre important de programmes de recherche, au premier rang desquels ceux des botanistes Bonnier et Costantin. Mais une fois cette plasticité phénotypique caractérisée, les choses en restèrent là. Ainsi, lorsque la question de l'hérédité devint centrale, à partir de la fin des années 1880, on ne vit aucune des principales figures du mouvement néolamarckien tenter de l'éclairer par la mise en place d'un travail expérimental conséquent.

Quel était le travail scientifique quotidien de ces biologistes ? Pour beaucoup, il s'agissait toujours d'une activité liée à l'histoire naturelle classique. Ainsi, Giard, Perrier et Caullery furent-ils d'abord reconnus pour leurs travaux en zoologie marine, travaux de taxonomie et de description précise de certains groupes particuliers, qui incluaient notamment la caractérisation des cycles biologiques de ces espèces. Costantin, après avoir beaucoup contribué à la constitution du transformisme expérimental (1881-1887), se consacra par la suite essentiellement à la clarification de la classification des champignons et à la mise en valeur agronomique des colonies.

Le Dantec, pour sa part, se détourna très tôt de la science de laboratoire (dès 1895) pour s'essayer à la philosophie biologique. Delage, lorsqu'il rendit publique ses doutes sur l'orientation des recherches biologiques en France (1895) se lança également dans une réflexion plus théorique, notamment via la publication de la revue *L'Année biologique* (dès 1897), de plus en plus coupée d'une recherche personnelle quotidienne (sa cécité naissante accéléra certainement cette orientation).

Par ailleurs, de manière générale, tous ces biologistes, au fur et à mesure qu'ils progressèrent dans leur carrière, eurent à supporter des charges académiques de plus en plus lourdes qui les détournèrent d'une activité de recherche, quelle qu'elle fût, réellement

conséquente. Ainsi, aux alentours de 1900, lorsque la question de l'hérédité devint le problème majeur de la biologie occidentale, il est instructif de constater qu'aucun des principaux néolamarckiens ne menait un travail de recherche en rapport direct avec celle-ci. Seul Etienne Rabaud s'y risqua finalement, mais bien plus tard[538] (1919), et qui plus est dans une perspective uniquement critique vis-à-vis des énoncés de la génétique mendélienne.

Pourquoi un tel écart entre leurs recherches personnelles et les convictions qu'ils affichèrent avec insistance sur les modalités de l'évolution biologique et sur la manière (expérimentale) de faire science ? Il n'est pas certain que l'on puisse répondre de manière satisfaisante à cette question. En tout cas, nous n'avons pas trouvé d'explication qui vienne rendre totalement compréhensible cet état de fait. On pourrait à juste raison avancer plusieurs éléments d'explication complémentaires. Par exemple, l'extrême difficulté avec laquelle les nouvelles disciplines de la biologie furent reconnues en France (comme par exemple la cytologie) n'est certainement pas étrangère à cette situation. Il n'était pas intéressant, académiquement parlant, de s'investir dans des recherches qui ne relevaient pas des champs classiques de l'histoire naturelle et de la physiologie. Néanmoins, seules certaines recherches, et d'abord celles liées à la génétique, demandaient que l'on s'intéresse vraiment aux données de la cytologie. Au contraire, tous les protocoles visant à tester directement l'hérédité des caractères acquis à l'échelle de l'organisme ne nécessitaient pas autre chose que les connaissances et les méthodes classiques de la physiologie expérimentale. Ce qui rend d'autant moins explicable le faible développement de ce type de recherche en France. Car au même moment, nous le verrons (Chapitre 8, 2.1), de nombreux biologistes de toutes nationalités développèrent concrètement ces questions, ce qui conduisit à une inflation expérimentale considérable. Pour s'en faire une idée, on pourra consulter l'article publié par J.A. Detlefsen en 1925, qui dresse le bilan des presque cinquante années de recherches dédiées à l'étude du phénomène d'hérédité de l'acquis[539]. Alors que l'auteur fait référence à plusieurs dizaines de travaux, on constate que mis à part les fameuses expériences de Brown-Séquard, aucun travail français n'est référencé. Ceci oblige à deux constats, qui n'ont rien d'évident, et sur lesquels nous aurons à revenir :

[538] E. Rabaud, 1919, *op. cit.*
[539] J. A. Detlefsen, « The Inheritance of Acquired Characters », *Physiological Reviews*, 1925, 5, pp. 244-278.

1. L'étude expérimentale de l'hérédité des caractères acquis fut une voie de recherche active à l'échelle de la communauté occidentale, et ce jusque très tard dans le XXe siècle. La question resta longtemps ouverte[540], et le développement de la génétique n'éradiqua pas ce type de recherche (Chapitre 8, 2.1).

2. Alors que la France est classiquement reconnue comme un des lieux majeurs de la renaissance des idées lamarckiennes, il n'y eut que très peu de recherches concrètes liées à l'hérédité des caractères acquis, surtout en comparaison des autres pays occidentaux.

Si les principales figures du néolamarckisme français ne s'investirent pas directement dans ce travail expérimental, certains néolamarckiens satellites, en revanche, le firent (Chapitre 8, 2.1). Le cas d'Edmond Bordage (1863-1924) mérite ici d'être rappelé, car ses travaux, alors qu'ils se sont conclus par des résultats positifs, permettent de montrer les limites de ce type d'investigation.

En 1894, ce docteur ès sciences du Muséum d'histoire naturelle fut nommé conservateur du Muséum colonial d'histoire naturelle à Saint-Denis de la Réunion. Il resta en poste jusqu'en 1906 et profita de ce séjour prolongé sur l'île pour mener à bien un programme de recherche sur l'hérédité des caractères acquis.

Sept ans plus tôt, en 1887, Weismann et Detmer s'étaient opposés sur la signification à donner à l'adaptation du cerisier européen au climat de Ceylan (l'actuel Sri Lanka). Pour Detmer, le fait que cet arbre normalement à feuillage caduc, soit progressivement devenu une essence à feuillage persistant était un argument fort en faveur de l'hérédité des caractères acquis. Pour Weismann, ce cas ne prouvait rien, car les cerisiers de Ceylan étaient reproduits par bouture, il s'agissait donc du même plasma somatique au fil des générations. Et Weismann n'avait jamais nié qu'un individu pouvait s'adapter aux modifications de son environnement[541].

---

[540] On lit en introduction de l'article de Detlefsen (1925) : « Il doit être souligné que le sujet [l'hérédité des caractères acquis] est toujours matière aux plus vives controverses, avec peut-être, actuellement, une majorité d'opinions négatives ; »
Ibid., p. 244. Nous traduisons.

[541] « Si réellement notre cerisier, issu de graine pendant plusieurs générations, est devenu graduellement arbre à feuilles persistantes, c'est-à-dire s'il a conservé ses feuilles à l'automne et par forme de bourgeons d'hiver, on ne pourrait plus douter de l'hérédité des caractères acquis. Je ne suis pas botaniste, mais il n'y a que la cerise

Le cas du cerisier de Ceylan, malgré les objections de Weismann, fut très vite repris par plusieurs biologistes français. Costantin, notamment, le considéra comme un argument supplémentaire en faveur de l'hérédité flexible, car, comme nous l'avons vu, il refusait catégoriquement de réduire l'hérédité aux processus de reproduction sexuée[542]. Yves Delage, à l'aide d'un raisonnement astucieux[543], fut convaincu que cet exemple d'acclimatation montrait la possibilité d'une hérédité de l'acquis, quand bien même il s'agissait du même individu reproduit par voie asexuée. Edmond Bordage, pour sa part, décida de trancher définitivement la question, au moyen du critérium expérimental.

Il fut d'emblée confronté à un problème pratique : si le cerisier était reproduit par bouture à Ceylan, c'est parce que sous ce climat, il ne produisait jamais de graines. Comme il en était de même à la Réunion, il lui fallait donc d'abord trouver un autre matériel d'étude, c'est-à-dire un végétal importé d'Europe, qui s'était acclimaté, mais qui n'avait pas perdu sa capacité à se reproduire par voie sexuée. Son choix se porta très vite sur le pêcher, d'une part parce que son introduction sur l'île était ancienne (1743), d'autre part parce que la rusticité de cette espèce permettait sa culture dans différentes stations, certaines connaissant des

---

sauvage, autant que je sache, qui se reproduise de graine : la cerise domestique comestible se reproduit par la greffe. Mais les greffes sont des parties du *soma* d'un arbre existant déjà, et dans la multiplication par greffes on n'a pas affaire à des générations consécutives, mais à un seul et même individu réparti successivement sur plusieurs tiges sauvages. Qu'un seul et même individu puisse être modifié de plus en plus dans le cours de son existence par l'action directe d'influences extérieures, personne n'en doute. »
A. Weismann, « Des prétendues preuves… », in 1892, *op. cit.*, p. 531.

[542] Le raisonnement de Weismann est pour lui inexact « car il repose sur la prétention insoutenable qu'il n'y a pas d'hérédité en dehors de la reproduction sexuée, ce qui est controuvé par des milliers d'exemples tirés du règne végétal ».
J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 57

[543] « Admettons, avec Weismann, que tous les Cerisiers de Ceylan aient été reproduits par le bouturage et que le bouturage ne fait que prolonger la vie de l'individu, en sorte que les phénomènes sont les mêmes que si la modification avait été acquise par un seul et même Cerisier qui aurait vécu tout ce temps. Donc chez ce Cerisier, les feuilles sont chaque année parues un peu plus tôt et tombées un peu plus tard jusqu'à ce que la période afoliaire ait été comblée. Comment expliquer cela ? Voici une feuille naissant au premier printemps après l'introduction à Ceylan. Au lieu de tomber au moment habituel, sous l'influence du climat elle persiste quelques jours ou, si l'on veut, quelques heures, quelques instants de plus et finit par tomber. Dans l'aisselle de cette feuille a poussé un bourgeon qui , au printemps prochain, donnera un nouveau rameau foliaire. De deux choses l'une : ou bien ces nouvelles feuilles sont de constitution identique aux anciennes et, soumises aux mêmes conditions extérieures, vivront au delà du temps habituel, autant que les feuilles précédentes, mais pas plus, et il y aura continuation d'un effet, mais non totalisation d'effets partiels ; ou bien ces feuilles sont déjà un peu modifiées, elles sont capables de vivre quelque peu plus longtemps par leurs seules tendances internes, et ce quelque peu s'ajoutant à l'augmentation de durée qu'elles recevront du climat, leur vie se trouvera allongée par rapport à celle des feuilles de l'année précédente ; il y aura totalisation de deux effets, l'un hérité, l'autre dû aux circonstances extérieures, et l'on conçoit très bien que les feuilles puissent ainsi arriver à devenir persistantes. Il faut seulement pour cela que la persistance des premières feuilles ait produit sur les bourgeons suivants une modifications de composition ou de structure qui comporte une tendance évolutive un peu différente. Cela suppose une action du soma tout à fait de même ordre que celle qu'il devrait exercer sur le germe pour rendre héréditaire un caractère acquis : et puisque la première existe bien, la seconde peut exister aussi, bien que nous ne sachions pas comment elle s'exerce. »
Y. Delage, 1895, *op. cit.*, pp. 218-219 (en note).

conditions météorologiques particulièrement difficiles. Bordage avait remarqué qu'il fallait environ vingt ans à ces arbres pour s'acclimater au nouveau milieu. Cette acclimatation se caractérisait par plusieurs modifications anatomo-morphologiques, mais il n'en retint qu'une, la subpersistance du feuillage. Il s'agissait là d'un caractère acquis, il restait à prouver qu'il pouvait être transmis héréditairement :

> « Les faits observés depuis nombre d'années, à la Réunion, indiquent déjà suffisamment que le caractère dont il s'agit ici est transmissible héréditairement. Il importait cependant de les confirmer expérimentalement.
>
> Dans ce but, j'ai semé à différentes reprises et à diverses altitudes, pendant mon séjour de 12 années à la Réunion, des noyaux provenant de fruits récoltés dans cette île sur des arbres à feuillage subpersistant, et j'ai constaté que les jeunes Pêchers ayant cette origine ne se dépouillaient jamais complètement, se montrant eux-mêmes, dès leur naissance, des arbrisseaux à feuillage subpersistant. »[544]

Evidemment, comme les conditions climatiques restent celles de la Réunion, le fait que le caractère demeure après un épisode de reproduction sexuée peut être attribué à la persistance de la cause environnementale modificatrice. Voilà pourquoi Bordage insistait sur le fait que ce caractère était montré « dès leur naissance » par les nouveaux pêchers. Pour éviter toute équivoque, il eut le souci de réaliser plusieurs séries d'expériences témoins. Dans l'une d'elle, il choisit de semer les graines dans des stations situées en altitude, où les conditions climatiques n'ont pas transformé les arbres européens qui y furent implantés. Il constata avec satisfaction que les pêchers issus de ces graines montraient un feuillage sub-persistant, quand bien même l'action du milieu, non seulement n'allait plus dans ce sens, mais allait en fait dans le sens opposé :

> « Il était alors intéressant de voir de quelle façon se comporteraient en ces endroits plus froids, de jeunes Pêchers issus de parents à feuillage subpersistant. Dans ce but, des noyaux furent plantés ; ils donnèrent naissance à des sujets chez lesquels la persistance du feuillage se montra tout de suite ; tandis que d'autres Pêchers, croissant dans leur voisinage immédiat, soumis à des conditions climatériques tout à fait identiques, et pouvant servir de

[544] E. Bordage, « A propos de l'hérédité des caractères acquis », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1910, 44, p. 64.

> témoins, continuèrent, comme par le passé, à se dépouiller complètement chaque année. »[545]

Enfin, il sema des graines de pêchers métropolitains (que Maxime Cornu, prédécesseur de Costantin dans la chaire de culture du Muséum lui fit parvenir) dès 1895, et fut conduit à constater que petit à petit, la durée de la période de dénudation des arbres se raccourcissait, si bien qu'en 1905 déjà, certains spécimens avaient un feuillage quasiment subpersistant.

Figure n°13 : ***Pêcher issu des graines de métropole semées en 1895 et commençant à montrer un feuillage subpersistant (1905)***
v.f. : vieilles feuilles
n.f. : nouvelles feuilles
(E. Bordage, « A propos de l'hérédité des caractères acquis », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1910, 44, pp. 51-88)

Pour sa part, et non sans raison, la chose était entendue : il existait des cas prouvés de transmission héréditaire de caractères acquis. La controverse entre Detmer et Weismann, initiée en 1887, trouvait une conclusion favorable au premier :

> « Les observations et les expériences dont il vient d'être question démontrent donc nettement, chez le Pêcher, la possibilité de la transmission héréditaire d'un caractère nouveau, acquis sous

[545] *Ibid.*, p. 65.

> l'influence du climat. Nous concluons par suite que, en ce qui a trait à la controverse soulevée entre Detmer et Weismann, les faits donnent raison au premier de ces savants, puisque la preuve expérimentale exigée par son contradicteur a été obtenue. »[546]

On le voit, il existait bien des résultats expérimentaux qui semblaient effectivement soutenir l'idée néolamarckienne d'une transmission héréditaire de caractères acquis. Et d'ailleurs, les résultats obtenus par Bordage furent très vite convoqués par les principales figures françaises à l'appui de leurs considérations théoriques. Rabaud y vit une preuve décisive qu'il ne manquait pas de citer dans chacun de ses ouvrages[547]. Il était donc possible, bien que cela fût rarement fait en France, de mener à bien des recherches expérimentales sur l'hérédité des caractères acquis, même en se pliant aux conditions imposées par les vues théoriques de Weismann. Le *fait* de l'hérédité de l'acquis était, du moins en première analyse, démontrable, et ce genre de résultats semblait bien attester sa réalité.

Alors, la question que nous avons posée il y a quelques pages revient avec d'autant plus d'acuité : pourquoi les principaux néolamarckiens français ne travaillèrent-ils pas à l'élaboration de programmes de recherche portant précisément sur la question de l'hérédité ? Le cas des expériences de Bordage offre un élément de réponse qui nous paraît intéressant, bien que largement non suffisant. Si l'on admet que ces expériences se sont montrées concluantes, le moins que l'on puisse dire et qu'elles n'ont guère infléchi le cours de l'histoire.

---

[546] *Ibid*., p. 71.

[547] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 189 ; 1919, *op. cit.*, p. 258 ; 1920, *op. cit.*, p. 220.
Rabaud interprète les résultats de Bordage comme une preuve en faveur d'une action du soma sur le germen. En effet, et Bordage y avait lui-même songé, Weismann rétorquait souvent à l'encontre de ce genre de résultats que le climat modifiait simultanément le germe et le soma, et qu'il ne s'agissait donc pas véritablement d'un phénomène d'hérédité des caractères acquis. Pour Rabaud, cette explication *ad hoc* n'est plus possible dans le cas des pêchers :
« Cette action directe peut être soutenue dans les expériences bien connues de Standfuss et celles de Fischer, qui consistent à soumettre des chrysalides à des températures basses ou élevées ; les variations héréditaires, peu nombreuses, ainsi obtenues, peuvent s'interpréter dans le sens d'une modification éprouvée par les gamètes en voie de formation, l'organisme étant tout entier soumis au froid ou au chaud. Mais les variations héréditaires provoquées par Pictet, en modifiant la nourriture des diverses chenilles ne sont guère susceptibles de la même interprétation. Une variation d'ensemble paraît ici évidente, car les matériaux nutritifs ne sauraient influencer les éléments sexuels que par l'intermédiaire du soma.
Cet intermédiaire n'est plus discutable dans les expériences de Bordage et de Tower. La subpersistance du feuillage d'un Pêcher ne s'installe qu'au bout de plusieurs années ; elle résulte de la transformation progressive du système d'échanges, sous l'action continue d'un milieu permanent. »
E. Rabaud, 1920, *op. cit.*, pp. 226-227.

En effet, si de telles expériences montraient des résultats négatifs, les néodarwiniens n'y trouvaient pas matière à satisfaction, car ils ne voyaient là rien de surprenant. Si, au contraire, elles semblaient aller dans le sens des néolamarckiens, ceux-ci pouvaient effectivement s'y référer, mais les choses s'arrêtaient là. Elles n'ouvraient pas, *quels que puissent être leurs résultats*, de nouveaux champs de recherche. Elles ne pouvaient en fait qu'apporter du poids à l'une ou l'autre des deux conceptions antagonistes, mais rien de plus. Pour les néodarwiniens, cette limite était de moindre importance, car le pouvoir explicatif de leur théorie s'exerçait en fait ailleurs, puisque la sélection était le facteur prépondérant voire exclusif de l'évolution. Pour les néolamarckiens, cette limite est plus fondamentale car pour eux l'hérédité est le mécanisme majeur de la transformation des espèces. Mais telle que cette notion était comprise, il était expérimentalement difficile, voire peut-être impossible, d'aller au-delà d'un simple constat d'existence, et d'abord parce qu'elle n'était pas adossée à un mécanisme physiologique spécifié. Même en admettant que les résultats du type de ceux de Bordage fûssent nombreux, il est très peu probable que le néolamarckisme eût finalement réussi à s'imposer. Car, comme nous le verrons (Chapitre 9, 3.) toutes les questions qu'une théorie de l'évolution doit pouvoir résoudre restaient en fait sans réponse. Voilà pourquoi Y. Conry parle d'un « empirisme aveugle »[548] : la puissance heuristique du néolamarckisme est en fait quasiment nulle. Les recherches expérimentales qu'il put produire ne peuvent en droit guère aller au-delà d'une mise en évidence du *fait* de l'hérédité de l'acquis, et c'est effectivement ce qu'il advint. Et si les principaux néolamarckiens français ne travaillèrent pas directement sur la question de l'hérédité, c'est peut-être en partie parce que leurs conceptions sur la nature du vivant n'offraient qu'une gamme étonnamment restreinte de recherches possibles, dont les protocoles mis en place par Bordage représentent l'essentiel.

D'une certaine façon, on peut comparer l'épisode expérimental suscité par la question de l'hérédité de l'acquis à la période biométricienne de l'histoire du darwinisme, la complexité des protocoles en moins. J. Gayon a montré que, bien qu'étant parvenus les premiers à démontrer expérimentalement la réalité du *fait* de la sélection naturelle, les biométriciens ne purent ensuite aller plus loin car ils s'étaient enfermés dans une compréhension très peu heuristique, car trop phénoménaliste, des déterminismes de l'évolution, faute notamment d'avoir pris en compte la nature physiologique de l'hérédité[549].

---

[548] Y. Conry, 1993, *op. cit.*, p. 495 (en note).

[549] J. Gayon, *Darwin et l'après Darwin, Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*, Kimé, 1992, Chapitre VII, *La démonstration de la sélection naturelle, Stratégie de la preuve directe : contributions et limites de l'approche biométrique*, pp. 204-260

Ce constat vaut symétriquement pour les néolamarckiens : quand bien même leurs résultats auraient été nombreux et acceptés, la théorie qu'ils corroboraient était incapable de produire de nouvelles voies de recherche car elle ne disait rien (et plus grave ne pouvait rien dire, pour le cas français) sur les processus biologiques responsables des phénomènes avérés ; signe qu'elle était l'émanation d'une question décidément mal posée. Par où nous comprenons un peu mieux pourquoi un mouvement qui se présentait lui-même comme d'orientation expérimentale ne produisit en fait quasiment aucune recherche de ce genre à propos de la question pourtant cruciale de la nature et du fonctionnement de l'hérédité.

Néanmoins, cet élément de réponse ne nous satisfait pas complètement, car, nous l'avons déjà indiqué, au même moment, soit aux alentours de 1900 environ, beaucoup de néolamarckiens occidentaux s'étaient investis dans des recherches expérimentales analogues à celles qu'avait menées E. Bordage (Partie 3, Chapitre 8, 2.1.). Si le phénoménalisme, posture particulièrement forte de la biologie française, fut certainement un obstacle à la progression et à l'approfondissement de ces voies de recherche, il ne peut rendre compte à lui seul de leur quasi-inexistence, constat qu'il faut bien dresser à propos du cas français.

CHAPITRE 6 : ORIGINE, CONTINUITE ET HISTORICITE DU VIVANT

L'idée transformiste, chez les néolamarckiens, est consubstantielle du constat de la continuité du monde vivant, elle même inscrite dans la continuité matérielle aussi bien que causale du monde inorganique. Dès l'origine, cette compréhension de l'évolution biologique comme cas particulier de l'évolution globale de l'univers physico-chimique fut revendiquée comme constitutive du nouveau transformisme. Le texte fondateur de 1879 publié par Perrier (*Le transformisme et les sciences physiques*) en est le parfait manifeste[550].

La continuité du vivant, rendue théoriquement nécessaire par la conception de la vie comme processus nutritif expansif développée par ces scientifiques, fut empiriquement renforcée par la célèbre victoire académique de Pasteur sur Pouchet. A cet égard, Pasteur joua un rôle intéressant et complexe dans l'histoire du néolamarckisme français (rappelons que pour beaucoup la génération spontanée était nécessaire à l'hypothèse transformiste au moment où Pasteur et Pouchet s'affrontèrent). En effet, d'un côté, il légitima l'idée de cette continuité, condition appelant finalement nécessairement la transformation graduelle des vivants au cours du temps. Mais ce faisant, cette transformation était alors inscrite dans un temps sagittal, connaissant une origine unique et ancienne. Cette contrainte obligeait bientôt le néolamarckisme français à rencontrer un épineux problème, celui de l'historicité du processus évolutif.

[550] Le livre que Jean de Lanessan publie en 1883 porte également un titre très explicite : *Le Transformisme, Evolution de la matière et des êtres vivants.*

1. La question des origines, l'influence de Pasteur

1.1 Le rayonnement de Pasteur, une influence directe

Nous avons vu que Pasteur intervint directement dans l'histoire du néolamarckisme français lorsqu'il rencontra un temps dans ses recherches sur la virulence bactérienne la question de l'hérédité. A ce moment la réputation de l'illustre chimiste était déjà faite, et son aura intellectuelle était grande auprès de la communauté scientifique française. Aussi sa manière de prendre en compte les questions liées à la plasticité et à l'hérédité du vivant eut-elle un fort écho auprès de ses jeunes collègues, et ne fut certainement pas pour rien dans la tournure expérimentaliste que prit l'étude du transformisme à cette époque.

Pour bien saisir la place de Pasteur dans cette histoire, il faut aussi mesurer l'influence qu'il exerça dans l'orientation universitaire d'un nombre conséquent de scientifiques. Car le néolamarckien français présente un cursus type : après une classe préparatoire, il intègre l'ENS, y étudie les sciences (mathématiques et physique-chimie autant que les sciences naturelles), réussit en général l'agrégation (d'abord celle de physique puis, dès qu'elle fut créée, celle d'histoire naturelle) et débute ensuite des recherches en biologie dans l'optique d'obtenir le titre de docteur ès sciences (ce parcours vaut entre autres pour Perrier, Giard, Costantin, Bonnier, Caullery, et Le Dantec).

Incontestablement, Pasteur fut pour beaucoup dans le développement de ce type de cursus universitaire. D'une part, bien entendu, parce que son exemple était source d'inspiration[551] (il fut un des premiers à préférer l'Ecole normale à l'Ecole polytechnique), et parce qu'il sut s'impliquer personnellement dans l'orientation des meilleurs étudiants français[552]. Nous avons par ailleurs déjà vu l'importance qu'il tint dans l'orientation des premiers travaux de Le Dantec[553] (Chapitre 1, 2.3.a.), qui fut son préparateur. Dans ses mémoires, Caullery précise :

---

[551] Caullery, qui comme tous ses collègues le cotoya un temps à l'ENS, en parle comme une figure « tutélaire » : « [Pasteur], à l'apogée de sa gloire, qui avait retentit sur l'Ecole où avait été faite la plus grande partie de ses travaux […] vivait encore à l'Ecole même pendant l'année scolaire 1887-1888. Nous le voyions donc assez souvent, quand il entrait ou sortait. Il avait été le grand animateur scientifique de l'Ecole normale, en même temps que comme sous-directeur, un disciplinaire strict et, par suite, peu apprécié. C'était alors comme la divinité tutélaire du lieu. »
M. Caullery, *M. Caullery, un biologiste au quotidien*, présenté par Eva Telkes, Presses Universitaires de Lyon, 1993, p. 57.

[552] Il conseilla directement Van Tieghem et Perrier (1864).

[553] Costantin confirma la proximité entre les deux hommes :

> « C'est d'ailleurs à Pasteur que l'Ecole normale doit une bonne part de son orientation scientifique ; c'est à un autre normalien, devenu ministre de l'Instruction publique, sous Napoléon III, Victor Duruy, qu'est due cette autre création très féconde qu'a été l'Ecole des hautes études : chose significative, elle était constituée en marge des Facultés. L'Ecole polytechnique, jusque vers 1860, avait toujours le quasi-monopole des as des concours. L'entrée à l'Ecole normale de Gaston Darboux, en 1860, quoiqu'il eût été reçu premier à l'Ecole polytechnique, fut un événement. Pasteur, devenu sous-directeur de l'Ecole normale, s'appliqua à multiplier les cas de ce genre et à orienter vers la recherche originale les plus distingués des normaliens. »[554]

D'autre part, sur le plan des institutions, Pasteur parvint à rénover les statuts des étudiants normaliens, ce qui contribua à les orienter davantage dans cette voie. Par exemple, en créant les postes d'agrégé-préparateur, il permit à beaucoup, sur le plan matériel s'entend, d'opter pour la recherche fondamentale. Ainsi, Philippe Van Tieghem[555], qui inaugurait en France la figure du botaniste expérimentateur, futur maître de Bonnier et Costantin, fut-il un des premiers à pouvoir bénéficier de ce nouveau statut[556].

Pasteur connaissait donc personnellement la plupart des représentants français du néolamarckisme, et très souvent, son rôle fut décisif dans le cursus que suivirent ces scientifiques. Cette interaction directe entre l'illustre chimiste et ces jeunes chercheurs, qui marquèrent toujours un profond respect pour leur glorieux aîné[557], connut une double

---

« J'ai eu, moi-même, l'écho de ces pensées par un de nos élèves de la section des sciences naturelles de l'Ecole Normale, Le Dantec, qui était devenu son préparateur et qui avait su lui inspirer une grande sympathie et une grande confiance, de sorte qu'il lui montrait ses anciens cahiers de notes et d'expériences et qu'il lui expliquait ces notions si séduisantes pour un naturaliste d'élite comme celui-là. »
J. Costantin, préface du livre de L. Blaringhem, *Pasteur et le transformisme*, Masson, 1923, p. XIII.

[554] M. Caullery, 1993, *op. cit.*, pp. 50-51.

[555] Très tôt remarqué par Pasteur lui-même :
« Parmi ses maîtres de la rue d'Ulm, van Tieghem fut promptement distingué par Pasteur, dont le nom était déjà illustre par ses découvertes retentissantes sur la génération spontanée et sur les fermentations, qui soulevaient tant de questions philosophiques, tant de problèmes industriels et qui allaient ouvrir une ère si inattendue et si extraordinaire à la médecine. »
J. Costantin, « Philippe Van Tieghem », 1914, *op. cit.*, p. 2.

[556] *Ibid.*, p. 3.

[557] Une marque particulièrement intéressante pour l'historien de cette attitude respectueuse envers la figure de Louis Pasteur est le livre publié par Louis Blaringhem en 1923, et curieusement intitulé *Pasteur et le transformisme* (Masson). Blaringhem fut trop jeune (1878-1958) pour cotoyer directement Pasteur, mais fut entre autres l'élève d'Emile Roux. Il est connu que les scientifiques, lorsqu'ils se penchent sur l'histoire de leur discipline, sont les premiers à souffrir du virus du précurseur. Le livre de Blaringhem en est une étonnante illustration puisqu'il propose une version reconstruite de l'œuvre entière de Pasteur. La reconstruction s'opère du point de vue du biologiste, et chaque étape des recherches de l'illustre chimiste est associée à une grande question interne aux sciences du vivant. Ainsi, ses travaux sur la dissymétrie moléculaire sont rapprochés de la variabilité morphologique de certaines espèces (comme la Renouée amphibie). Bien évidemment, et de manière

traduction. D'une part, elle contribua à les orienter dans la voie de l'expérimentalisme, seul gage de scientificité d'un discours, comme ses réussites personnelles l'avaient largement montré. Sur ce point, si Claude Bernard fit figure de référence historique, c'est certainement Louis Pasteur qui tint le rôle de cause prochaine. De Virville confirme, à propos de Bonnier[558] :

> « Gaston Bonnier, vous le voyez, faisait une place prépondérante à l'expérience, fidèle en cela à la tradition de son maître Pasteur dont il aimait à rappeler constamment cette phrase à ses élèves : « Une expérience bien faite vaut mieux que mille observations. » »[559]

D'autre part, et c'est le point qui nous intéresse ici, elle obligea la biologie française à rejeter la possibilité d'une génération spontanée dans la nature actuelle. En effet, étant donné l'importance de la figure de Pasteur, dans la science française en général, mais particulièrement pour ce groupe de biologistes, il était impensable de ne pas souscrire aux conclusions du maître, c'est-à-dire valider définitivement sa victoire sur Pouchet. Aussi

---

nettement moins artificielle, ses recherches sur la virulence sont présentées comme venant éclairer la question de la transformabilité individuelle. Pasteur est en fait présenté comme le pendant expérimentateur de Darwin, bien qu'il le fut à son insu :

« L'œuvre de Pasteur n'est qu'une suite remarquable d'expériences sur les phénomènes les plus intimes de la vie actuelle. Par ses études sur les cristaux, il nous montre la trame de tout ce qui constitue la stabilité de l'espèce, la permanence des germes. Par ses études sur les ferments, il nous découvre la plasticité de l'individu, la souplesse de la vie cellulaire dans ce qu'elle présente de plus profond et de plus caractéristique.

Sans doute, par ce côté particulier, il fournit à la thèse de Darwin des arguments décisifs. Dans la nature, la vie détruit la vie, lutte pour la place qui explique la distribution des êtres. L'aptitude à se plier aux circonstances, à conserver une empreinte durable d'adaptations passagères, est aussi mise en valeur ; c'est l'hérédité acquise. Enfin, je trouve, le premier sans doute, dans la transmission des corpuscules de Pébrine par l'œuf du Ver à soie, la meilleure preuve de la possibilité d'une altération, par un apport extérieur, des germes eux-mêmes, conséquence à laquelle Darwin est conduit par l'analyse des faits rassemblés dans les deux ouvrages qui sont les fondations mêmes de sa doctrine du transformisme. » p. 250

Ce livre est le signe le plus évident que les néolamarckiens français se sont perçus comme les continuateurs d'une science pure car expérimentale, dont l'œuvre de Pasteur, à côté de celle de Claude Bernard, traçait la voie à suivre. En 1923 encore, alors que le laboratoire de la chaire d'Evolution des êtres organisés voit enfin le jour, le projet de constituer un transformisme expérimental est toujours porté par L. Blaringhem :

« Avec la technique des lignées pures s'évanouissent la plupart des preuves en faveur d'une doctrine philosophique relative à l'origine et à l'avenir du monde organisé ; mais le transformisme expérimental devient une science propre ; il donne les sécurités des sciences physiques et chimiques ; il développera dans un domaine immense, où l'homme est compris, les perfectionnements acquis dans la domestication des ferments et des microbes pathogènes sous la ferme surveillance de Pasteur. » p. 251

[558] Lui-même aimait à insister sur l'importance de Pasteur dans le tour expérimental que prit la biologie au cours des années 1880 :

« Toutefois, c'est en insistant sur un exemple que l'on peut saisir l'insuffisance de la méthode d'observation, que Pasteur appelait souvent la « méthode des naturalistes », et la nécessité de la méthode expérimentale, qui, heureusement, depuis Pasteur, s'introduit de plus en plus dans les recherches des sciences naturelles. »

G. Bonnier, 1907, *op. cit.*, pp. 300-301.

[559] Ad. Davy de Virville, « Gaston Bonnier », Extrait du *Bulletin de Mayenne-Sciences*, 1922, Laval, 1923, p. 4.

trouve-t-on, dès les premiers temps du néolamarckisme, la revendication de l'idée de continuité du monde vivant. En 1879, on peut lire sous la plume de Perrier :

> « On sait combien ont été persévérantes et infructueuses les recherches de Joly, Pouchet, Musset, Charlton Bastian et autres en vue de découvrir des êtres naissant sans parents ; on sait avec quelle élégante précision M. Pasteur a démontré l'impossibilité absolue de la formation spontanée des organismes les plus infimes. Il n'y a pas, peut-on dire aujourd'hui, une cellule vivante qui ne dérive d'une cellule plus ou moins semblable à elle. Que dire dès lors de la génération spontanée d'êtres tels que les lions, les éléphants, les gorilles, ou, dans un autre règne, les fougères gigantesques, les palmiers et les chênes ? »[560]

Il y a là, indéniablement, un nouveau point qui contribue à la spécificité du néolamarckisme français : plus que tout autre théorie de l'évolution à cette époque, il dut produire une explication cohérente de celle-ci sans pouvoir invoquer le processus de génération spontanée, désormais regardé comme inexistant dans la nature actuelle.

1.2 L'origine du vivant

La théorie de Lamarck repose essentiellement sur l'idée que la nature peut donner naissance, sans autre concours que celui des lois classiques de la physique, aux êtres vivants structurellement les plus simples. Cette génération spontanée, sans cesse recommençante, explique la production des « ébauches de l'animalité » que sont les êtres unicellulaires :

> « Dans sa marche, la nature a commencé, et recommence encore tous les jours, par former les corps organisés les plus simples, et […] elle ne forme directement que ceux-là, c'est-à-dire que ces premières ébauches de l'organisation, qu'on a désignées par l'expression de *générations spontanées* ; »[561]

La vie étant assimilée à une certaine forme de « mouvements de fluide », dès lors que des êtres rudimentaires existent, ils tendent inéluctablement à se complexifier :

---

[560] E. Perrier, 1879, *op. cit.*, « Le transformisme et les sciences physiques », p. 893.
[561] Lamarck, *Philosophie zoologique*, 1809, Dentu, Paris, p. 65.

> « Le propre du mouvement organique est non-seulement de développer l'organisation, mais encore de multiplier les organes et les fonctions à remplir ; et qu'en outre ce mouvement organique tend continuellement à réduire en fonctions particulières à certaines parties, les fonctions qui furent d'abord générales, c'est-à-dire, communes à tous les points du corps ; »[562]

Cette évolution automatique de la structure des êtres vivants montre bien que l'inscription, chez Lamarck, de la biologie dans une mécanique plus générale (en l'occurrence une mécanique des fluides si caractéristique du XVIIIe siècle), fit de l'évolution des espèces une conséquence nécessaire des lois qui régissaient le comportement de la matière brute. Cette nécessité, qui se traduit par l'automaticité des stades évolutifs successifs, repose en dernière analyse sur la continuité dans le temps du processus de génération spontanée.

Les arbres évolutifs que proposa Lamarck ont donc ceci de particulier, pour le lecteur moderne, qu'ils ont un caractère *atemporel*. En effet, l'axe des ordonnées, sur les figures qu'il inséra dans ses différents textes (*Recherches sur l'organisation des corps vivants*, 1802 ; *Philosophie zoologique*, 1809 ; *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, 1815), représente certes le temps, mais un temps quantitatif, au sens où les physiciens entendent ce terme. L'aspect inéluctable de la progression de l'organisation anatomique d'une part, la continuité de la génération spontanée d'autre part, font que l'on connaît à l'avance la manière dont cette évolution complexifiante va se réaliser. Lamarck parle à ce propos « d'*ordre* dans lequel chacun des corps a été formé »[563]. C'est le schéma général de cette complexification généalogique qu'illustrent les arbres lamarckiens : ils sont les patrons d'un processus automatique et prédictible[564].

---

[562] Lamarck, 1802, *op. cit.*, pp. 7-8.
[563] Lamarck, 1809, *op. cit.*, p. 22. Nous soulignons.
[564] Lamarck confirme avec précision ce point en 1815. En effet, on pourrait opposer à notre analyse que la diversité des circonstances rencontrées par la vie rend unique (c'est-à-dire historique) son développement à la surface du globe. Or, dans un de ses derniers textes, Lamarck insiste bien sur la répétabilité de ces productions naturelles :
« Puisque les animaux sont des productions de la nature, c'est d'elle, conséquemment, qu'ils tiennent leur existence et les facultés qu'ils possèdent ; elle a formé les plus parfaits comme les plus imparfaits ; elle a produit les différentes organisations qu'on remarque parmi eux ; enfin, à l'aide de chaque organisation et de chaque système d'organes particulier, elle a doué les différens animaux des facultés diverses qu'on leur connaît : elle possède donc les moyens de produire ces choses. *On est même fondé à penser qu'elle les produirait de la même manière et par les mêmes voies, si elles n'existaients point*. »
Lamarck, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, Déterville, Paris, 1815, I, pp. 167-168. Nous soulignons.

Figure n°14 : ***Arbre évolutif proposé par Lamarck en 1815***
(Lamarck, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres,* Déterville, Paris, 1815)

Cette compréhension de l'évolution comme transformation obligatoire de la matière à partir d'initiations multiples connut plusieurs avatars durant le XIXe siècle. La théorie que proposa le botaniste autrichien Karl Näegeli (1817-1891), sous cet aspect, est ainsi très proche de celle de Lamarck.

Figure n°15 : ***Arbre évolutif représentant la théorie de Näegeli d'après Y. Delage (1895), montrant une continuité dans le temps du processus de génération spontanée***
(Y. Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, C. Reinwald, 1895)

Même chez Haeckel, la question de l'origine du vivant, c'est-à-dire celle de l'enracinement de l'arbre phylogénétique, resta entachée d'une grande ambiguïté. En effet, armé de sa loi biogénétique fondamentale, l'illustre zoologiste de Iéna avait comme ambition de retracer le cours effectif de l'évolution organique, depuis l'origine des premiers êtres jusqu'à l'époque actuelle. Néanmoins, le fait qu'il pensait que dans certains environnements, notamment le fond des océans, il était probable que se produisent encore actuellement des processus de génération spontanée[565] laisse indécidable la question du statut réel des arbres évolutifs qu'il s'attachait à élaborer : s'agissait-il d'un patron évolutif automatique, comme chez Lamarck, ou d'une reconstruction historique véritable ?

[565] Par exemple : « En effet, puisque chez ces organismes [les monères] il n'y a ni organisation ni différenciation quelconque de parties hétérogènes, puisque chez eux tous les phénomènes de la vie sont accomplis par une seule et même matière homogène et amorphe, il ne répugne nullement à l'esprit d'attribuer leur origine à la génération spontanée. […] Nous sommes aujourd'hui en mesure de produire artificiellement dans nos laboratoires chimiques des composés carbonés complexes de ce genre ; rien n'empêche donc d'admettre que, dans la libre nature, des conditions favorables à la formation de ces composés puissent aussi se présenter. […] Peut-être même, parmi les monères actuellement connues, y a-t-il une espèce qui aujourd'hui continue à naître par génération spontanée. C'est l'étrange *Bathybius Haeckelii* découvert et décrit par Huxley. »
E. Haeckel, *Histoire de la création des êtres organisés*, 1874, *op. cit.*, pp. 303-304.

Pour les néolamarckiens français, la question ne peut se poser puisque la figure de Pasteur rend impossible le recours à l'hypothèse d'une génération spontanée continue[566]. Les arbres qu'ils proposèrent sont donc nécessairement des représentations d'une histoire, dont la base du tronc figure l'origine. Pasteur obligea donc le transformisme français, contre Lamarck, à comprendre l'évolution comme un processus historique, connaissant une origine bien caractérisée, au moins d'un point de vue théorique. Ainsi, malgré la forte ressemblance des figures, il existe une différence fondamentale entre les arbres évolutifs que proposa Giard, et ceux pourtant visuellement si proches de Lamarck. Pour Giard, l'axe des ordonnées figure un temps sagittal, celui de l'histoire du monde, absolument irréversible. Pour Lamarck, il s'agit simplement d'un intervalle quantitatif.

[566] Ce constat connaît une exception dans la figure d'un néolamarckien certes secondaire, mais néanmoins parmi les premiers à s'exprimer. Ainsi, dès 1883 J. de Lanessan récuse que Pasteur a définitivement tranché cette difficile question :
« M. Pasteur, et plus récemment M. Tyndall ont montré, il est vrai, qu'aucun être vivant ne se développe dans leurs flacons quand on met ces derniers à l'abri des germes de l'atmosphère, mais nous ne voyons pas qu'ils puissent tirer de ces résultats négatifs quelque motif de triompher aussi bruyamment qu'ils se le permettent. La grosse caisse de M. Tyndall vibrant d'accord avec le tambourin de M. Pasteur peut bien couvrir le bruit des instruments des adversaires, mais ceux qui, comme nous, assistent en auditeurs désintéressés au tournoi, ne se laissent pas assourdir par le bruit que font les deux partis et ne peuvent donner le prix ni à l'un ni à l'autre.

De ce que, dans certaines conditions déterminées et essentiellement *artificielles*, M. Pasteur et M. Tyndall ne voient pas se produire de matière vivante dans leurs cornues, ils ne sont nullement en droit de conclure que cette forme de la matière n'a pas pu et ne peut pas se constituer dans d'autres conditions plus favorables. Ces conditions nous sont, il est vrai, inconnues ; mais notre ignorance suffit-elle pour nous permettre de nier qu'elles existent ? »
J. de Lanessan, 1883, *op. cit.*, p. 151.

Figure n°16 : ***Arbre évolutif proposé par Giard en 1876***
(A. Giard, *Controverses transformistes*, C. Naud, Paris, 1904)

Evidemment, à l'époque, cette distinction pourtant si cruciale n'était pas clairement perçue par les différents protagonistes. Le fait d'insérer à la base des phylogénies des groupes actuels d'êtres vivants en est le signe le plus manifeste. Toutefois, si l'on compare l'arbre présenté par Giard en 1889 (cf. figure 11) à celui de 1876 (figure 15 ci-dessus), on constate que les groupes actuels sont dès 1889 figurés en bout de branche, ce qui est bien cohérent avec le refus de la génération spontanée dans la nature actuelle. On retrouve chez Perrier, lorsqu'il publia ses premier arbres, le même genre d'insuffisances, car bien qu'il affichât dès le début son opinion sur les processus de génération spontanée, il continua de placer à la base des arbres des groupes certes structurellement rudimentaires, mais néanmoins toujours existants. Une différence importante avec Giard réside dans la façon dont il comprenait le sens général de l'évolution du vivant. Giard, spécialiste reconnu des organismes marins

parasites, était davantage que son collègue du Muséum porté sur la question de l'adaptation des êtres vivants à leur milieu. Les reconstructions phylogéniques qu'il proposa prennent donc la forme d'arbre ramifié, chez qui chaque branche retrace l'histoire adaptative et diversifiante d'un groupe particulier.

Pour Perrier, au contraire, le trait le plus remarquable de l'évolution est son caractère complexifiant. Les arbres qui l'illustrent ont ainsi un aspect très particulier, puisqu'ils présentent très peu de ramification. Chez Perrier, la diversité actuelle du monde vivant n'est pas, comme chez Giard, la conséquence d'une évolution adaptative buissonnante, mais l'aboutissement provisoire de plusieurs lignes évolutives complexifiantes parallèles. Il supposait que, dans le passé, au moins cinq phases indépendantes de génération spontanée avaient initié cinq lignées évolutives. Ces temps révolus qui voyaient la matière inerte produire spontanément, dans certains environnements appropriés, des êtres vivants rudimentaires étaient caractérisés, selon Perrier, par des conditions d'ensoleillement différentes, les rayons lumineux étant supposés être bien plus énergétiques qu'actuellement[567]. Le piédestal de la statue de Lamarck, qui fut érigée lorsque Perrier était président du Muséum (1909), illustre ainsi les thèses de Perrier, et non celles de Lamarck, à propos de la question de l'origine du monde vivant[568].

[567] « Or il est certain que la région du spectre solaire qu'ils constituent aujourd'hui [les rayons Ultra Violet] a été autrefois beaucoup plus étendue. […] Au moment où le Soleil traversait ces divers stades, les actions chimiques se produisant sur la Terre, sous son influence, devaient être plus nombreuses et notablement plus puissantes qu'elles ne le sont aujourd'hui ; les radiations ultra-violettes étaient plus étendues que celles de nos lampes à vapeur de mercure ; les combinaisons chimiques qu'elles étaient aptes à déterminer devaient être plus variées que celles que nous savons actuellement réaliser, condition nécessaire pour que la vie apparaisse. Des radiations ultra-violettes venues du Soleil et capables de traverser notre atmosphère pouvaient alors faire ce que celles que nous en recevons aujourd'hui ne sont plus capables de produire à elles seules. Ainsi s'expliquerait la suppression actuelle des générations spontanées. »
E. Perrier, *La Terre avant l'histoire, les origines de la vie et de l'homme*, Paris, 1920, pp. 78-79.
[568] L. Loison, « La statue de Lamarck », *Cahiers du Centre François Viète*, 2008, à paraître.

Figure n°17 : ***Piédestal de la statue de Lamarck au Jardin des Plantes figurant un environnement primitif à fort ensoleillement*** (photographies personnelles)

Du fait du mécanisme d'association/individuation qu'il proposait, il soutint que chacune de ces lignées était passée par quatre stades successifs de complexité croissante : plastide, méride, zoïde et dème. Chaque étape structurale correspond à l'association coloniale d'individus plus simples : les zoïdes et les dèmes sont des associations de mérides, qui eux-mêmes sont des associations de plastides. Ceux-ci résultent, finalement, d'un processus de génération spontanée, mais qui a eu lieu dans une *nature révolue*. Partant, bien que l'arbre du vivant qu'il propose soit d'abord une illustration de la montée en complexité des êtres vivants, et bien que des groupes d'organismes actuels soient figurés à ses bases, il s'agit davantage, comme chez Giard, d'une tentative de reconstruction phylogénétique, et non pas, comme chez Lamarck, d'un patron de fonctionnement.

Figure n°18 : ***Arbre évolutif proposé par Perrier en 1881***
(E. Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, Masson, 1881)

Cette allure paradoxale montrée par les arbres évolutifs néolamarckiens, particulièrement saillante chez Perrier, est la traduction d'une tension interne plus fondamentale. En effet, le néolamarckisme a nourri, d'un bout à l'autre de son histoire, le rêve d'une science unifiée par une épistémologie unitaire. Celle-ci, au travers des enseignements bernardiens, fut voulue identique à celle des sciences regardées alors comme les plus pures, les sciences de la matière. Ainsi, selon Le Dantec, « la physique est la science par excellence », c'est même « la Science tout court »[569]. L'objectif ultime de la science, pour ce groupe de biologistes, est donc bien de produire une « explication mécanique de la formation des êtres vivants »[570].

Mais associée à cette posture physicaliste stricte, il y a cette contrainte pasteurienne d'une origine passée du monde vivant, qui oblige le temps géologique à devenir sagittal. Il y a donc, *a posteriori*, quelque chose d'incohérent, sinon de paradoxal, à reconnaître d'une part l'irréversibilité de l'histoire évolutive du vivant, tout en cherchant à l'expliquer en mimant une science, la mécanique classique, chez qui les énoncés sont indifférents à la flèche du temps.

2. Historicité des structures *versus* déterminisme du milieu : naissance et tentative de résolution d'une tension théorique

Farouches partisans d'un déterminisme absolu des phénomènes, il était permis de penser que les néolamarckiens français ne prêtent guère d'importance à la part proprement historique de l'évolution organique. Ainsi, un organisme placé dans un environnement donné, sous l'effet prolongé des caractéristiques particulières de celui-ci, doit-il finir par produire une structure, au fil des générations, parfaitement accordée à ces caractéristiques. Une telle conception de la transformation des êtres conduit à reconnaître que, au bout d'un temps plus ou moins long, le passé s'efface au profit du seul déterminisme *actuel* du milieu. Les individus sont alors littéralement moulés par leur environnement.

Cette compréhension du processus évolutif ne fut pourtant jamais celle des néolamarckiens. Dès le début, ils reconnurent, au delà de la contrainte nouvelle apportée par Pasteur, le caractère rigoureusement historique de l'évolution des êtres vivants.

---

[569] F. Le Dantec, *La « mécanique » de la Vie*, 1913, *op. cit.*, p. 24.
[570] A. Giard, 1904, *op. cit.*, p. 3.

2.1 La reconnaissance de l'historicité des vivants

Incontestablement, le transformisme expérimental fondé par les botanistes dès le tout début des années 1880 était l'incarnation d'une pensée la moins à même de faire une place à la part historique de l'évolution du vivant. En effet, les nombreuses expériences mises au point et réalisées par Costantin et Bonnier ont pour objectif de caractériser la part du milieu dans la constitution morpho-anatomique de l'individu ; les résultats obtenus permirent, sans doute possible, de considérer celle-ci comme importante, et parfois même exclusive. Et pourtant, sans qu'il soit permis de douter du sens de certains passages, on retrouve chez ces auteurs l'idée que la structure d'un être vivant résulte d'un double déterminisme, et qu'à côté de l'influence du milieu, il ne faut jamais négliger celle de l'histoire de la lignée à laquelle l'organisme appartient. Ainsi chez Costantin :

> « On pourrait être tenté de dire que, si l'action du milieu était si profonde, toutes les espèces qui vivent dans le même milieu devraient se ressembler et que le règne végétal devrait se réduire à une plante aérienne, une plante souterraine, une plante aquatique. C'est là, il faut avouer, une objection assez humoristique, qui a le tort de négliger la variété indéfinie des combinaisons des forces cosmiques, de supprimer l'histoire et d'oublier que l'hérédité acquise sous l'influence du milieu ne peut plus être modifiée par lui. »[571]

De manière encore plus explicite peut-être, Alfred Giard n'hésite pas à placer l'histoire au sein même de la substance vivante, en déclarant que « le protoplasma a une structure historique »[572]. Et lorsqu'il emploie le vocable « histoire », c'est bien au sens fort du terme qu'il fait référence :

> « Véritables *médailles de la création*, les fossiles nous permettent de reconstituer sur des bases solides l'histoire naturelle des êtres vivants *au sens exact du mot* par des procédés analogues à ceux que met en usage *l'histoire proprement dite telle que la comprennent les scociologistes et les philosophes*. »[573]

Que signifient ces déclarations sur le rôle de l'histoire dans l'évolution biologique ? Il y a là, très certainement, plusieurs idées différentes mêlées au sein d'une conception qui resta,

[571] J. Costantin, 1899, *op. cit.*, p. 109.
[572] A. Giard, « Les tendances actuelles de la morphologie », 1911, *op. cit.*, p. 484.
[573] *Ibid.*, p. 461. Nous soulignons.

quoi que l'on puisse en dire rétrospectivement, très peu explicitée et développée. Il semble que la citation de Costantin puisse nous permettre néanmoins de saisir en partie ces idées. Dans le passage cité plus haut, il semble dire deux choses.

D'une part, tout en réaffirmant l'implacable déterminisme local des phénomènes, y compris bien sûr des phénomènes vitaux, il admet que « les combinaisons des forces cosmiques » sont d'une telle variété, qu'elles peuvent produire des gammes quasiment infinies d'effets. Ainsi, bien que l'on réduise, pour des raisons évidentes de clarté, les milieux à quelques grands types (milieu aérien, aquatique, etc.), ils sont en réalité multiples, ce qui interdit toute tentative de simplification quant à leur impact sur la constitution des êtres. En bref, sans prendre parti ici sur l'*essence* du cours évolutif général (indéterminé ou déterminé), Costantin rappelle que, du point de vue de la *connaissance* que le scientifique peut espérer atteindre, l'explicitation exhaustive des déterminismes passés et présents est au mieux un horizon de la recherche, quand bien même ce déterminisme serait absolu dans le déroulement des faits de la nature. En bref, même si l'évolution biologique ne s'apparente pas à une histoire, au sens où ses étapes seraient enchaînées par des liens causaux d'une absolue nécessité, elle l'est en fait pour le savant, impuissant face à la complexité de ces enchaînements.

D'autre part, et c'est là un point sur lequel nous aurons à revenir plusieurs fois, Costantin indique que « l'hérédité acquise sous l'influence du milieu ne peut plus être modifiée par lui ». C'est là affirmer, sans possibilité d'équivoque, que la position dont nous parlions plus haut, celle qui consiste à voir l'organisme comme une cire molle, est définitivement rejetée par les néolamarckiens français, au moins si l'on accepte de placer Yves Delage à l'extérieur de cette communauté. Si l'organisme conserve dans sa structure les traces de son passé, alors, celui-ci oriente et par là même restreint son devenir. Très tôt, dans l'histoire du néolamarckisme français, la question de la transformabilité des organismes complexes, c'est-à-dire celle de leur niveau de plasticité fut posée. L'explication qui fut construite ne peut que conforter l'idée que ces biologistes tentèrent coûte que coûte de ramener l'évolution biologique dans le champ des phénomènes physiques, y compris lorsqu'ils eurent à rendre compte de son aspect historique, c'est-à-dire irréversible.

2.2 Thermodynamique du protoplasme et niveau de plasticité

Nous avons déjà cité ce passage de Giard, si important, dans lequel il critique l'approche mécaniste de J. Loeb (cf. citation p. 166), car il la juge bien trop étroite, d'abord parce qu'elle ne tient pas compte de l'hérédité propre au vivant. Aux alentours de 1900, il y a donc une prise de conscience manifeste que la mécanique classique, parce qu'elle est une science indifférente au sens d'écoulement du temps, ne peut contenir en elle-même la totalité de l'explication des faits d'évolution, et d'abord de l'allure irréversible de celle-ci.

Mais dans leur quête d'une épistémologie unitaire, les néolamarckiens français, sous la conduite de Félix Le Dantec, tentèrent néanmoins d'expliquer par la physique l'irréversibilité de l'évolution. Sans surprise, c'est à ce moment la thermodynamique qui leur permit de rénover leur physicalisme, et qui cautionna l'idée d'un ralentissement général de l'évolution biologique.

En 1910, Le Dantec publie un livre intitulé *La stabilité de la vie, étude énergétique de l'évolution des espèces*[574] ; il y formule sans ambiguïté le projet de déduire de la thermodynamique des principes nouveaux en ce qui concerne l'évolution biologique. Il déclare notamment :

> « Le *second principe* de Carnot a un intérêt immense en thermodynamique, mais c'est le *premier* qui domine toute l'histoire des *phénomènes qui continuent* ; c'est du premier principe de Carnot que j'ai tiré la formule dont l'application aux êtres vivants conduit à la loi de stabilité progressive des espèces. »[575]

Première source d'étonnement, c'est le premier principe, et non le second, qui va servir de fondement aux raisonnements biologiques de notre auteur (du moins, c'est ce qu'il déclare). On aurait en effet pu penser que l'augmentation de l'entropie, soit la dégradation qualitative de l'énergie, aurait été le point de départ d'une loi qui vise à expliciter le ralentissement de l'évolution des espèces. Or il n'en est rien, ce que répète à plusieurs reprises Le Dantec[576]. Selon lui, c'est donc le premier principe de la thermodynamique, qu'il appelle premier principe de Carnot, qui est mis à profit. Voilà la formulation qu'il en donne :

---

[574] F. Le Dantec, *La stabilité de la vie…*, 1910, *op. cit.*
[575] *Ibid.*, p. 10.
[576] Voir par exemple pages 74-75.

> « Le premier principe de Carnot expose la nécessité d'une différence de niveau énergétique ; une provision d'énergie ne peut produire une transformation dans le monde, que si elle est mise en jeu entre deux niveaux différents. Une chute de niveau est nécessaire ; ou encore, et c'est sous cette forme que le principe nous sera le plus utile pour l'étude des phénomènes qui continuent : l'énergie ne peut effectuer de transformations qu'en subissant une baisse de niveau.
>
> Ce premier principe de Carnot est commun à toutes les formes de l'énergie ; il est aussi vrai pour l'énergie mécanique que pour l'énergie thermique ; c'est de ce premier principe de Carnot que nous aurons à nous servir en biologie. »[577]

Cet énoncé étonne d'autant plus que le lecteur attentif y reconnaît, certes sous une forme un peu déguisée, le second principe, et non pas le premier comme annoncé par l'auteur ! Pour établir cette *nouvelle loi*, Le Dantec compare le patrimoine héréditaire d'un organisme à un système physique. Chaque patrimoine héréditaire possède, en tant que structure chimique, un certain niveau d'énergie, qu'il nomme « énergie vitale »[578]. Or, l'évolution des espèces, qui est réduite chez les néolamarckiens à la transformation des protoplasmes, résulte de la modification progressive de ces patrimoines héréditaires ; autrement dit, du passage d'un certain état chimique C_n renfermant une énergie vitale E_n à un état chimique C_{n+1} renfermant une énergie vitale E_{n+1}. Comme toute transformation, mécanique ou chimique, (ici celle du patrimoine héréditaire) nécessite une consommation d'énergie (ici l'énergie vitale associée au patrimoine héréditaire), le nouveau patrimoine héréditaire aura « donc » un niveau énergétique moindre que celui qu'il remplace, il sera ainsi plus stable. De transformations en transformations, la stabilité des patrimoines héréditaires augmente, la variabilité des morphologies diminue ; d'où une stabilisation progressive des espèces. Voilà comment Le Dantec résume cette nouvelle loi :

> « *Petit à petit*, sous l'influence de circonstances longtemps agissantes, un patrimoine héréditaire passe d'un maximum à un autre maximum, d'un état d'équilibre stable à un autre état d'équilibre stable. […] Il y a plus ; les changements de position d'équilibre qui constituent les variations spécifiques du patrimoine héréditaire ne se font pas dans n'importe quel sens. Un être vivant qui varie sans

[577] *Ibid*., p. 73.
[578] Nous mettons en garde contre une interprétation vitaliste des propos de Le Dantec, auteur radicalement matérialiste.

> mourir passe toujours *d'un état d'équilibre stable à un état d'équilibre plus stable que le premier*. »[579]

Son raisonnement semble bien être le suivant : un patrimoine héréditaire (état chimique C_n) ne peut se transformer (état chimique C_{n+1}) que si la transition énergétique $E_n \rightarrow E_{n+1}$ correspond à une diminution de son énergie vitale ; et effectivement, le second principe (et non le premier !) permet de déduire qu'un système isolé ne peut produire un travail mécanique qu'à condition que l'énergie libre de ce système diminue. La transposition de ce raisonnement abstrait aux entités vivantes concrètes nécessitait d'identifier le patrimoine héréditaire, c'est-à-dire les « substances plastiques du protoplasme » à un système isolé, évoluant sans échange d'énergie ni de matière avec son environnement. C'est à cette seule condition qu'une transformation mécanique au sein du système entraînera nécessairement une diminution de son énergie libre (et donc une augmentation de son entropie). Si le système est fermé (échange d'énergie) ou ouvert (échange de matière et d'énergie), alors des apports extérieurs peuvent maintenir l'entropie à un faible niveau.

On sait aujourd'hui, après biens des tentatives infructueuses, que l'application de la thermodynamique aux corps vivants n'est pas un exercice facile, car ceux-ci sont des systèmes ouverts, qui évoluent loin de l'équilibre. Ils sont perpétuellement traversées par des flux de matière et d'énergie, ce qui explique pourquoi ils parviennent à maintenir une structure à très forte organisation et donc à très faible entropie au cours du temps. Et bien que Le Dantec fût le théoricien de l'*assimilation fonctionnelle*, soit la digestion par le protoplasme de son milieu, il ne sut pas voir, comme bien d'autres, ce biais qui venait participer à l'échec de son raisonnement[580].

Mais que son raisonnement, au regard des connaissances actuelles, s'avère finalement fondé ou non, il venait en tout cas apporter la caution de la physique à la croyance (partagée par les autres néolamarckiens) en un ralentissement progressif du tempo de l'évolution.

---

[579] *Ibid*., p. 26.

[580] Il est intéressant pour l'historien des sciences de noter que le même raisonnement se retrouve, de manière semble-t-il indépendante, dans les spéculations d'André Lwoff sur l'irréversibilité de l'évolution organique (la bibliographie de son livre, très complète, ne mentionne pas Le Dantec) :
« Avons-nous le droit d'assimiler les êtres vivants aux « systèmes isolés » des physiciens chez lesquels l'entropie ne peut croître que s'il se passe à l'intérieur des systèmes des phénomènes irréversibles ? Il semblerait *a priori* que non. Cependant il est bien tentant d'établir un rapprochement entre les deux phénomènes. Peut-être ne sont-ce pas les êtres vivants dans leur totalité qui doivent être assimilés aux systèmes isolés mais les complexes moléculaires doués du pouvoir d'induction isogénique qui constituent la base même de la vie et le substrat de la personnalité des organismes. Encore ces complexes sont-ils soumis à de multiples influences puisqu'ils dépendent de la cellule et que celle-ci est soumise aux variations possibles du milieu extérieur. »
A. Lwoff, 1943, *op. cit.*, p. 273. Notons que le pas est franchi ici en toute connaissance de cause.

Ralentissement qui se traduit par une diminution de la plasticité des organismes, soit leur capacité à se transformer de manière plus ou moins héréditaire. Ralentissement qui explique pourquoi les structures vivantes actuelles conservent des traces du passé de la lignée dont elles sont issues, et donc oblige à l'irréversibilité. En bref, il s'agit là d'une tentative de théorisation par la physique d'un discours biologique général aux néolamarckiens français, et que Giard résume assez bien lorsqu'il déclare :

> « Après une série de transformations innombrables dont il nous est possible parfois de retrouver des traces sous formes d'empreintes fossiles dans les entrailles de la terre, la plupart des êtres vivants sont arrivés à un état d'équilibre relativement stable. Ils ont épuisé les disponibilités de ce que j'ai appelé leur *potentiel plastique*, ne peuvent plus effectuer que de faibles oscillations autour d'une position moyenne, et tout changement un peu considérable dans les conditions éthologiques n'est plus susceptible en général d'être compensé par un dispositif nouveau de réactions régulatrices.
>
> Et même pour ceux qui ont encore une réserve d'élasticité plasmatique suffisante pour permettre de nouvelles adaptations, il ne faut pas oublier qu'ils ne peuvent évoluer que dans un certain nombre de directions bien définies, et qu'il y a toujours lieu de tenir compte de deux faits essentiels qui règlent les transformations désormais possibles : 1° l'indestructibilité du passé ; 2° l'irréversibilité de l'évolution. »[581]

Cet épisode thermodynamicien illustre nettement la difficulté qu'il y eut pour ces scientifiques à estimer le niveau de plasticité des organismes adéquat avec leur vision de l'évolution. Des êtres trop plastiques ne peuvent connaître une réelle évolution cumulative, alors que des structures entièrement contraintes par l'hérédité ne sont plus susceptibles de transformation. Assurément, cette question fut récurrente tout au long de la durée de ce mouvement. Elle marque, plus que tout autre, les limites intrinsèques de la pensée néolamarckienne, constituée comme nous le disions au début de ce travail autour du couple problématique plasticité/hérédité. L'étude approfondie de l'articulation de ces deux notions montre aisément à quel point le travail théorique fut insuffisant ; ce qui constitue la raison principale à un jugement que nous formulons dès à présent : le néolamarckisme français n'a pas eu d'histoire.

[581] A. Giard, « Les tendances... », 1905, *op. cit*., p. 483.

TROISIEME PARTIE : LES LIMITES DE LA CONCEPTION NEOLAMARCKIENNE DE L'EVOLUTION

Il est historiquement certain que l'épisode néolamarckien fut d'un bout à l'autre un échec dans la tentative de comprendre les modalités du processus évolutif. Insistons à nouveau, cet échec est probablement sans rapport immédiat avec la possibilité d'existence d'un processus équivalent à ce que l'on appela à l'époque l'hérédité des caractères acquis. Selon nous ce n'est pas d'abord par son inadéquation avec les faits naturels qu'il faut expliquer la stérilité du néolamarckisme français, mais bien par son incapacité intrinsèque à provoquer une mise à l'épreuve féconde. Celle-ci se laisse repérer par l'imprécision des énoncés théoriques, et leur constance tout au long de la durée de ce courant.

Elle s'explique par une triple insuffisance, qu'il s'agira de détailler et d'expliquer dans les pages qui vont suivre. D'abord, pour différentes raisons, l'approche réductionniste qui caractérisa le néolamarckisme français s'est avérée particulièrement inadaptée aux problèmes que ces scientifiques tentèrent de résoudre. Ensuite l'ambiguïté puis la confusion attachées à la signification qu'il fallait prêter à leurs énoncés théoriques (descriptifs ou explicatifs ?) constituèrent d'indéniables obstacles à toute discussion claire des processus évolutifs. Enfin, et nous en avons déjà dit quelques mots, l'articulation entre les notions de plasticité et d'hérédité est extrêmement problématique, voire certainement impossible ; cette impossibilité conduisit l'énoncé lamarckien d'hérédité des caractères acquis vers une impasse explicative, comme d'ailleurs certains observateurs et adversaires contemporains ne manquèrent pas de le souligner, dès les années 1880 (Weismann, Lankester et Cuénot notamment).

Insuffisamment développée et spécifiée, la pensée néolamarckienne s'assoupit progressivement et inéluctablement dès qu'elle se constitua, ou plus justement dès qu'elle manqua à se constituer. Régulièrement remise en question, mais uniquement de l'extérieur, les différents moments que nous avons proposés en guise de périodisation ne peuvent tenir lieu d'histoire au néolamarckisme, dans le sens où cette pensée ne contribua jamais, de quelque façon que ce soit, à leur survenue. Au terme de ce travail, il nous faudra donc conclure à sa profonde inertie, signe qu'elle échoua à trouver sa rationalité. Si la science se

démarque de l'idéologie, fût-elle scientifique[582], par la constitution d'une historicité propre, alors, de ce point de vue, le néolamarckisme ne fut jamais une science de l'évolution.

[582] G. Canguilhem, « Qu'est-ce qu'une idéologie scientifique ? », in 2000, *op. cit.*, pp. 33-45.

CHAPITRE 7 : LES LIMITES DE L'APPROCHE REDUCTIONNISTE DANS LE CHAMP DES QUESTIONS EVOLUTIVES

Dans sa tentative incessante de ramener la complexité des phénomènes naturels au jeu de lois plus simples capables de les décrire, voire de les expliquer, le scientifique incline spontanément vers la pensée réductionniste. Entendons-nous bien, il ne s'agit pas là de s'interroger sur le *mécanisme intrinsèque* de la nature (réductionnisme ontologique), mais bien plutôt, dans la perspective d'une étude épistémologique, sur la *connaissance* que le scientifique peut espérer en avoir (réductionnisme explicatif). Il est évident que pour les néolamarckiens français, ce fut la motivation ontologique qui fonda leur posture réductionniste ; l'idée que la physique était la science par excellence indique nettement que celle-ci était pour eux « dépositaire de l'ontologie du réel »[583]. Leur monisme est la marque que leur conception réductionniste dépassait le simple cadre de la méthodologie expérimentale.

Néanmoins, nous n'abordons ici que la question de la possibilité de réduire une explication à une autre dans le domaine de la connaissance des phénomènes naturels. Dans les sciences biologiques, cette possibilité renvoie nécessairement aux liens qui unissent les différents niveaux d'organisation du vivant, et aux explications qui ont été construites pour décrire le fonctionnement de chacun d'eux. La réduction explicative est alors la possibilité de dériver les explications touchant aux niveaux supérieurs d'organisation à partir de celles liées aux niveaux inférieurs. Cette possibilité semble nécessiter au moins deux conditions, en tout cas pour le cas qui nous occupe :

1. Il faut d'abord, dans la perspective positiviste qui fut celle de ces biologistes, que la connaissance du niveau inférieur soit suffisamment développée pour permettre cette réduction. Il s'agit là d'une condition de possibilité étroitement liée au développement intrinsèque d'une discipline, et donc susceptible de varier au cours du temps.

[583] E. Pacherie, « Réductionnisme », in D. Lecourt, *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences*, PUF, 1999, p. 811.

2. Il faut ensuite que l'explication d'ordre supérieur soit en elle-même réductible à une explication d'ordre inférieur. Répétons qu'il ne s'agit pas de porter un jugement sur la *réalité* du phénomène considéré, mais seulement sur la *forme* de l'explication élaborée pour en rendre compte. Il s'agit là d'une condition de possibilité liée à la structure de l'explication.

Or, aucune de ces deux conditions ne fut remplie lorsque l'on examine l'histoire du néolamarckisme français. Quant à la première, il en fut ainsi pour des raisons propres au cas qui nous intéresse, et qui tiennent toutes à son extrême pauvreté théorique. La seconde renvoie à une raison qui dépasse de beaucoup le courant néolamarckien, même non restreint au seul cas français. L'explication de l'évolution, essentiellement construite sur la question de l'adaptation du vivant à son milieu, ne peut en effet être restreinte au seul niveau des organismes individuels ; et en portant un regard de physiologiste sur les vivants, il fut impossible à ces scientifiques de ne pas tenter de réduire l'évolution des espèces à la transformation des protoplasmes individuels, elle-même partie prenante de l'évolution physico-chimique de l'univers.

1. La substance du vivant : un inconnu comme fondement

La possibilité d'un réductionnisme explicatif repose d'abord sur le niveau de développement de l'explication censée réduire celles des niveaux supérieurs. Il est donc impératif que celle-ci ait atteint un stade avancé d'élaboration. L'ambition du néolamarckisme français, qui rejoint en cela celle de nombreux autres courants de la fin du XIXe siècle, fut de réduire l'explication de l'évolution entière à la seule connaissance de la physiologie du protoplasme[584]. Nous l'avons déjà vu, et Le Dantec en fut l'incarnation la plus aboutie, ce groupe de scientifiques fut animé du désir de *déduire* les modalités du processus évolutif de la connaissance générale du phénomène vital. L'équation de la vie devait être le fondement de la théorie néolamarckienne.

[584] Rappelons cette citation de Le Dantec :
« D'une façon générale, il semble établi que toutes les propriétés d'un être vivant sont inhérentes à la composition chimique du protoplasma de son œuf, que tous les phénomènes considérés comme mystérieux, par exemple, l'adaptation (habitude), l'évolution, etc., sont réductibles à des phénomènes chimiques. »
F. Le Dantec, 1895, *La matière…*, *op. cit.*, p. 182.

Mais en guise de théorie de la vie, l'historien doit se contenter de quelques déclarations générales, ou au mieux d'une équation – l'équation de l'assimilation fonctionnelle de Le Dantec (Chapitre 2, 2.) - qui, si elle représente bien un bilan aux yeux de son auteur, demeure malgré tout d'une simplicité stérilisante[585]. Ainsi, malgré l'aide un temps fournie par la théorie colloïdale, les modalités du fonctionnement protoplasmique restèrent durant cette longue période totalement inconnues pour ces savants. D'ailleurs, la plupart acceptait de rester dans des considérations très vagues, plutôt que de s'abandonner à des constructions, comme celle de Weismann, qu'ils jugeaient bien trop spéculatives. On lit chez Delage :

> « C'est peut-être la chimie du protoplasma, encore bien mal connue, qui nous donnera un jour la solution de ces questions. Pour le moment, nous ne pouvons que formuler des considérations très générales, peut-être un peu vagues ; »[586]

La complexité des phénomènes biologiques fait que le scientifique doit souvent renoncer à une connaissance complète de son objet pour espérer progresser. Il existe quantité d'exemples dans l'histoire où une telle limitation des ambitions fut féconde. La théorie de la sélection naturelle, en tant qu'explication de l'évolution, ne nécessite pas que le fonctionnement de l'hérédité soit connu, il lui suffit que ce phénomène existe. Darwin, bien qu'il s'intéressât beaucoup à la nature de l'hérédité biologique[587], put ainsi construire une théorie complète de l'évolution. Traiter l'hérédité comme une boîte noire fut la stratégie la plus appropriée, à cette époque, pour parvenir à éclaircir la question des mécanismes de l'évolution. Par là nous n'allons pas jusqu'à prétendre cependant que n'importe quelle théorie de l'hérédité était compatible avec le darwinisme. Bien au contraire, et c'est ce que J. Gayon a largement montré[588], une des explications de la crise que connut le darwinisme tient précisément à ce que l'on pensa un temps qu'il était invalidé par les résultats des premiers généticiens.

De la même façon, la génétique s'est constituée, à partir de 1900, en mettant volontairement de côté, surtout dans le monde anglo-saxon, la question du développement

---

[585] Pour mémoire : $a + Q \rightarrow \alpha a + R$, avec a : substances plastiques du protoplasme, Q : composés chimiques avec lesquels le protoplasme interagit, R : déchets métaboliques, α : coefficient réel strictement supérieur à 1.
[586] Y. Delage, M. Goldsmith, 1909, *op. cit.*, p. 229.
[587] Puisqu'il alla jusqu'à en proposer une théorie, celle de la *pangenèse intracellulaire*. Voir C. Darwin, 1868, *op. cit.*
[588] J. Gayon, 1992, *op. cit.*

embryonnaire pour se concentrer en priorité sur la répartition intergénérationnelle des caractères phénotypiques de l'adulte ; cette ambition réduite lui permit de trouver un terrain d'entente avec le réel.

Ces deux exemples sont très différents de ce qu'il advint au néolamarckisme français. Celui-ci, en s'affichant dès le début comme une tentative de *déduire* les modalités de l'évolution de la connaissance du phénomène vital ne pouvait traiter ce dernier comme une boîte noire. Il était tenu, sous peine d'insignifiance, de produire une théorie de la vie, c'est-à-dire une théorie du protoplasme, consistante et développée. Or il n'en fut rien. Il faut voir dans cette faiblesse originelle une première explication de l'échec du néolamarckisme français. L'absence de théorie de la vie, qui fut un projet sans cesse fuyant et finalement inatteignable[589], conduisit à la formulation de notions floues et molles, au premier rang desquelles celles de plasticité et d'hérédité. Elle permit de croire que de nombreux faits expérimentaux venaient soutenir cette vision de l'évolution, sans comprendre que la théorie était insuffisamment spécifiée pour permettre de définir les faits capables de faire arguments (Chapitre 8).

Sans connaissance sur la substance vivante et son fonctionnement, il était inenvisageable que le projet réductionniste néolamarckien aboutisse. De fait, il resta bien un projet, qui ne se concrétisa à aucun moment. L'approche réductionniste fut donc dans ce cas illégitime parce qu'elle ne fut finalement pas appliquée. Nous allons voir que très certainement, elle est illégitime parce que inapplicable.

[589] Rabaud insista particulièrement sur la nécessité de parvenir d'abord à la connissance du phénomène vital, ce qui conduisit le néolamarckisme dans une impasse :
« Ce principe évident une fois admis, toute théorie biologique générale reposera forcément sur la constitution et le fonctionnement de la substance vivante. […] Il importe, au plus haut point, d'examiner la matière vivante pour elle-même ; et lorsque nous y serons parvenus, *mais alors seulement*, nous confronterons avec elle les données relatives à l'ontogenèse, à l'hérédité, à la variation et tâcherons de saisir les liens qui les unissent. »
E. Rabaud, 1918, *op. cit.*, p. 112. Nous soulignons.

2. Une approche strictement physiologique de l'évolution

Nous avons eu l'occasion de montrer qu'à plusieurs niveaux (méthodologique, théorique, philosophique) le néolamarckisme français fut une émanation de la physiologie bernardienne. Une des principales ambitions de ces scientifiques fut clairement de construire une explication physiologique de l'évolution[590] où la notion de nutrition protoplasmique devait tenir le rôle central. Tous les processus qui semblaient prendre place aux échelles supérieures devaient pouvoir être ramenés à celle du protoplasme. Cette compréhension ultraréductionniste de la vie et de son évolution, en plus de l'influence complexe de Spencer, explique notamment pourquoi la sélection naturelle fut comprise comme une vérité évidente. En effet, si seuls comptent les phénomènes protoplasmiques, alors la sélection à l'échelle des organismes est jouée d'avance, et il devient légitime d'identifier l'énoncé de ce mécanisme à une tautologie[591]. On ne peut nier que sur ce point, le néolamarckisme français a été d'une grande cohérence.

La seconde raison qui selon nous vient rendre problématique cette perspective réductionniste est l'impossibilité de réduire l'explication de l'évolution en termes physiologiques, c'est-à-dire exclusivement centrés sur l'organisme, voire son protoplasme. Ce jugement ne peut avoir de prétention autre que temporaire, et est tributaire des connaissances disponibles en 2008. Mais il semble bien, au moins jusqu'à présent, que l'évolution doive

---

[590] Par exemple, E. Perrier insiste en conclusion de son article sur la tachygenèse :
« Il a suffi de faire appel à une propriété fondamentale de tous les organismes inférieurs, celle de se multiplier par bourgeons susceptibles de demeurer accolés, pour montrer comment se sont assemblés les matériaux constitutifs des organismes supérieurs ; la conception de l'hérédité complétée par celle de la tachygénèse explique, de son côté, comment les phénomènes embryogéniques ont été réalisés et comment ils ont servi à la production de types organiques nouveaux ; le fait de la fixation héréditaire des attitudes vient compléter cet ensemble de notions qui pourra être dès maintenant considéré comme constituant une théorie *physiologique*, à peu près complète, de la formation des organismes. »
E. Perrier, Ch. Gravier, « La tachygenèse… », 1902, *op. cit.*, p. 355. Nous soulignons.

[591] On lit chez Le Dantec :
« J'ai montré depuis longtemps déjà que le principe (?) de la sélection naturelle est l'expression d'une vérité évidente :

On a critiqué, ai-je dit, la *sélection naturelle* ; des hommes occupant une haute situation scientifique, tels que Flourens, ont essayé d'en ridiculiser l'auteur ; or, le principe de Darwin est une vérité évidente. Il n'en est pas de même de l'explication de la formation des espèces à l'aide de ce principe, ou du moins, de ce principe seul ; […] Outre cette première affirmation vraiment indiscutable, savoir qu'à un moment donné les choses sont comme elles sont et non autrement, Darwin fait appel à deux autres vérités qui sont : « 2° entre deux moments il y a des variations ; 3° toute variation est due à des causes naturelles. De ces trois points, les deux premiers, qui sont immédiatement évidents, constituent le principe de la sélection naturelle ; le troisième, le seul qui ait besoin de démonstartion, Darwin l'effleure à peine. Il serait surprenant qu'à l'aide de vérités évidentes comme les deux premières, *vérités indépendantes des propriétés des corps*, on pût expliquer quelque chose ; *aussi n'explique-t-on rien…* »
F. Le Dantec, « Lamarckiens et darwiniens, les deux tendances biologiques », *Revue scientifique,* 1909, 47, pp. 165-166.

principalement s'expliquer par la sélection naturelle s'exerçant entre individus à l'échelle de la population. L'étude de l'individu, aussi précise puisse-t-elle être, ne renseigne donc pas directement sur la façon dont opère l'évolution. Le concept moderne de *fitness*, fondement de la théorie actuelle, est d'abord un concept statistique qui ne trouve sons sens et sa légitimité qu'à l'échelle des populations. Ainsi, toute théorie exclusivement centrée sur l'organisme individuel voit-elle surgir des questions fondamentales auxquelles elle est intrinsèquement et nécessairement incapable de répondre, au premier rang desquelles celle si cruciale de l'adaptation des êtres vivants à leur milieu. Certes, l'idée qu'il existe des processus sélectifs à l'intérieur de l'organisme-individu, qui connaît un regain d'intérêt depuis quelques temps, permet certainement de rendre compte d'une partie de l'adaptation et de l'adaptabilité du vivant. De là à imaginer qu'elle puisse à elle seule suffire à une explication complète et consistante, il y a un pas important, qui ne semble pouvoir être actuellement franchi.

D'autant plus, pour le cas qui nous occupe, que l'idée d'une sélection cellulaire et infra-cellulaire ne fut réellement mobilisée que par Félix Le Dantec. Pour la plupart, les néolamarckiens français se contentaient d'affirmer que les progrès dans la connaissance de la physiologie du protoplasme suffiraient à eux seuls à l'explication complète du processus évolutif. Rappelons que c'est au moment où la tentation hégémonique de la biologie moléculaire fut à son apogée (1961) que Ernst Mayr publia son article si important dans lequel il montrait que toute explication physiologique, même si elle atteignait le raffinement d'une explication moléculaire, ne pouvait rendre compte des causes historiques à l'œuvre dans l'élaboration des phénotypes[592]. Le hasard a voulu que l'exemple célèbre détaillé par Ernst Mayr, celui du de la migration de certains oiseaux et des causes de ce phénomène[593], ait justement donné lieu à une tentative d'explication causale par un néolamarckien français, en l'occurrence Etienne Rabaud. Et c'est sans étonnement que l'on constate la non distinction

[592] « Il est évident qu'un biologiste fonctionnel sera intéressé par l'analyse des causes proximales, tandis qu'un biologiste évolutionniste sera intéressé par les causes ultimes. Tel est le cas pour quasiment n'importe quel phénomène biologique que l'on veut étudier. Il y a toujours un jeu de causes proximales et un jeu de causes ultimes ; les deux doivent être expliqués et interprétés pour parvenir à une compréhension complète du phénomène donné. »
E. Mayr, 1961, *op. cit.*, p. 1503.
Il est significatif que lorsqu'il voulut montrer la confusion qui a longtemps régné en biologie à propos de la notion de cause, Ernst Mayr choisit de faire référence à un texte de J. Loeb (*The Organism as a Whole*, Putnam, New York, 1916), dont la biologie mécaniste et réductionniste était très proche de celles des néolamarckiens français.

[593] Il en distinguait quatre, une cause écologique, une cause génétique, une cause physiologique intrinsèque et une cause physiologique extrinsèque. Les deux premières rentrent dans la catégorie des causes ultimes, les deux suivantes dans celle des causes proximales.

entre cause ultime et cause proximale, et son espoir de pouvoir réduire l'explication au simple jeu déterministe du milieu sur la substance vivante :

> « Evidemment le départ des Hirondelles et autres migrateurs coïncide avec la venue de la saison froide et une raréfaction de la nourriture ; on n'en voit pas d'autre cause véritablement efficiente. Mais le refroidissement suffit-il vraiment ? Je sais bien qu'on a découvert un « besoin » d'émigrer manifesté par des Oiseaux en cage ; peut-on admettre un facteur de cet ordre ? Outre que l'existence de ce « besoin » a été niée, que prouverait-elle, sinon une acquisition héréditaire confondue avec un « instinct » au sens finaliste du mot ? L'important serait de savoir si une baisse thermique saisonnière suffit, par sa longue persistance, pour déterminer cette acquisition, ou s'il n'intervient pas concurremment des actions du milieu que nous soupçonnons vaguement. »[594]

A l'époque déjà, c'est-à-dire dès le milieu des années 1880, Weismann avait pourtant particulièrement insisté sur la nécessité de faire appel à un processus sélectif s'opérant à l'échelle de la population pour rendre compte de l'adaptation, ce que ne pouvait faire une théorie intégralement fondée sur l'étude de la substance vivante :

> « Elle [la théorie de Näegeli en l'occurrence] laisse absolument inexpliquée une masse énorme des faits ; elle ne donne pas d'explication de la finalité des organismes ! C'est cependant le problème principal que le monde organique nous offre à résoudre ! Que les espèces de temps en temps se transforment en de nouvelles espèces, une force intérieure de transformation suffirait à la rigueur pour l'expliquer, mais qu'elles se transforment précisément de la manière appropriée aux nouvelles conditions dans lesquelles elles auront à vivre, voilà ce qui demeure complètement incompréhensible. »[595]

L'approche physiologique, quand bien même elle aurait été adossée à une conception consistante de la vie, ne pouvait donc conduire qu'à l'échec. L'évolutionnisme est un domaine des sciences du vivant particulièrement réfractaire à un certain type de réductionnisme. Les développements modernes de la théorie, notamment ceux élaborés par N. Eldredge et S.-J. Gould[596], semblent montrer qu'il est même certainement nécessaire de

[594] E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 161.
[595] A. Weismmann, 1892, *op. cit.*, p. 306.
[596] Voir notamment N. Eldredge et S. Gould, « Species selection : its range and power », *Nature*, 1988, 334, p. 19. Et bien sûr l'ouvrage somme de Gould, *La structure de la théorie de l'évolution*, 2007, *op. cit*.

considérer encore d'autres niveaux hiérarchiques pour produire une explication réellement complète de la transformation des vivants, notamment ceux existant au-dessus du niveau populationnel. Quoi qu'il en soit, l'idée que la seule étude du protoplasme puisse fournir la totalité des clefs des processus biologiques, y compris ceux liés à l'évolution, est intenable. Le réductionnisme néolamarckien était donc illégitime car inapplicable en fait.

Au fur et à mesure que ces impossibilités se révélèrent, le néolamarckisme français fut contraint de réduire ses prétentions explicatives, tant et si bien que, dès après la fin des années 1910, il n'estimait plus avoir à rendre compte ni de l'organisation des corps vivants, ni de leur distribution géographique, ni même de leur adaptation (Chapitre 9, 3.). C'est sous cette forme a-théorique qu'il trouva dans la science française de l'entre-deux guerres une niche qui lui permit d'exister jusque tard dans le XXe siècle.

CHAPITRE 8 : LES LIMITES EXPLICATIVES DE L'ENONCE NEOLAMARCKIEN

Expliquer l'évolution des espèces par la variation des organismes sous la contrainte des conditions du milieu et la persistance de cette variation par le jeu de l'hérédité s'apparente en bien des points à une compréhension première, au sens bachelardien[597] d'opinion, du processus évolutif. Première d'abord car de manière récurrente, c'est cette idée qui revient tout au long de l'histoire de la biologie, réinventée sous des apparences différentes par chaque génération de savants. Ajoutons que notre expérience dans l'enseignement nous a convaincu que les élèves, de même que beaucoup d'étudiants, sont spontanément lamarckiens et ont toutes les peines du monde à saisir que l'évolution des espèces se déroule à un autre niveau que celui qui apparaît naturellement comme l'objet de la biologie, l'organisme vivant. Première aussi, car non spécifiée et non développée. Cette pensée est restée tout au long de son histoire une vague inclination, sans cesse hésitante entre la simple description ou l'explication véritable des phénomènes ; elle ne fut jamais, pour reprendre les termes d'Yves Delage, « un système, mais bien plutôt un *point de vue*, une *tendance* qui se fait jour à propos de toutes les grandes questions biologiques »[598]. La science peine souvent à s'accommoder de tendances, c'est-à-dire de discours incapables de s'incarner empiriquement.

Cette explication contenait semble-t-il en elle-même, soit dans sa forme propre, les raisons de son échec. Sa faiblesse majeure, liée à nouveau à son orientation résolument réductionniste, et qui explique peut-être toutes les autres, tient à ce qu'elle est intrinsèquement auto-contradictoire, car hésitante entre deux déterminismes agissant simultanément à la même échelle, la plus petite possible, celle du protoplasme ; le déterminisme du passé (par le jeu de l'hérédité) et celui du présent (par le jeu de la plasticité). De là son impuissance expérimentale, constat en opposition directe avec les déclarations de principe et les ambitions épistémologiques des néolamarckiens français.

[597] G. Bachelard, *La formation de l'esprit scientifique*, 1938 (édition Vrin, 1993).
[598] Y. Delage, M. Goldsmith, 1909, *op. cit.*, p. 249.

1. L'ambiguïté état/processus, description/explication

S'il est difficile en science, et particulièrement en biologie, de définir avec précision et de manière absolue ce qu'est une « bonne explication »[599], il est néanmoins possible de s'entendre sur le fait qu'elle doit dépasser le stade de la simple description des phénomènes. Il est même permis de penser que repérer des énoncés trop ouvertement descriptifs est un signe manifeste d'incapacité explicative. L'utilisation de ce critère dans le champ du néolamarckisme montre sans difficulté les limites explicatives de cette pensée.

C'est d'ailleurs la réussite d'explications non néolamarckiennes qui viendra progressivement tarir les arguments empiriques censés soutenir l'hérédité de l'acquis, indice que cette explication n'était pas suffisamment contraignante, et s'accommodait d'une trop large gamme de faits. Cette pensée non spécifiée s'est ainsi contentée de prendre des énoncés simplement descriptifs pour de véritables explications. Il y eut d'un bout à l'autre de cette histoire ambiguïté voire confusion entre la caractérisation de l'*état* que la théorie devait expliquer, et l'explicitation du *processus* conduisant à l'état, qui aurait constitué pour la théorie cette explication. Nous avons déjà pu le constater en ce qui concerne la notion d'hérédité (Chapitre 5, 3.) ; les énoncés s'y rapportant étant de simples propositions narratives, sans qu'il ne soit jamais fait état de la nature du processus ou bien d'un quelconque mécanisme.

Cette limite se retrouve au moins à deux autres niveaux. Le principal est bien sûr celui représenté par le doublon adapté/adaptation : du constat que le vivant était adapté à son milieu ces biologistes ont cru pouvoir conclure que les organismes vivants s'adaptaient directement et individuellement à celui-ci. Mais avant de revenir plus en détail sur ce premier niveau d'ambiguïté, voyons un exemple certes moins représentatif dans son extension, mais parfaitement illustratif dans son fonctionnement.

Lorsqu'au début des années 1880 Edmond Perrier proposa sa théorie coloniale, son ambition première, nous l'avons déjà souligné, était d'expliquer la genèse des organismes complexes, au premier rang desquels les vertébrés[600]. Or, à la lecture de son ouvrage principal

---

[599] Sur ce sujet, dans le cadre de la biologie, on pourra consulter :
E. Fox Keller, *Expliquer la vie*, Gallimard, 2004 (2002).
M. Morange, *Les secrets du vivant, Contre la pensée unique en biologie*, La Découverte, 2005.

[600] « Chemin faisant, j'ai acquis la conviction qu'une loi simple permettait de relier entre eux tous les faits que j'avais à exposer ; j'ai été conduit à énoncer cette proposition : *Tous les organismes supérieurs ne sont autre chose que des associations, ou, pour me servir du terme scientifique, des COLONIES d'organismes plus simples diversement groupés*. »
E. Perrier, 1881, *op. cit.*, pp. VII-VIII.

(*Les colonies animales*, 1881), très développé (798 pages dans sa première édition), on constate sans peine qu'il s'apparente pour l'essentiel à une juxtaposition d'exemples zoologiques illustrant le fait qu'il existe une complexité croissante dans l'organisation animale, et que cette complexité peut être interprétée comme la conséquence d'une évolution. Autrement dit, dans ce livre, Perrier argumente l'*état* de complexité anatomique croissante dans le règne animal. C'est que pour ce biologiste, l'idée d'explication n'est pas équivalente à celle qui a finalement prévalu en biologie. Si sa thèse porte bien sur le *processus* susceptible de rendre compte de cet état, Perrier se place explicitement dans une visée phénoménale et légaliste. Il lui suffit de pouvoir relier l'ensemble des faits zoologiques qu'il présente, sous la forme d'une loi descriptive générale, pour faire œuvre de science :

> « Mais, l'évolution une fois admise, la succession généalogique des êtres une fois établie, il reste encore à rechercher les lois qui ont présidé à cette évolution, qui ont imprimé à cette succession la direction qu'elle a suivie. »[601]

La loi de complexité croissante par association/individuation connaît certes une *explication*, mais celle-ci ne semble guère l'intéresser et tient finalement dans un maigre paragraphe :

> « Nous nous efforçons, au contraire, d'établir qu'une propriété commune à tous les animaux inférieurs, le pouvoir de se reproduire par division ou, comme les végétaux, par bourgeonnement, a été la cause première de toute l'évolution organique. Les êtres nés les uns des autres par ce procédé sont d'abord demeurés associés et ce sont leurs associations qui portent le nom de *Colonies*. Ces colonies sont ensuite devenues des organismes. »[602]

Perrier n'ira jamais au-delà de l'idée simple que les cellules se divisent. L'essentiel de l'ouvrage se concentre sur le constat, par la description de quantités d'exemples, qu'il *existe* une gradation structurelle chez les animaux. L'explication, pour sa part, reste en suspens. Ce que Perrier argumente surtout dans son livre, c'est la réalité de l'état qu'il voulait expliquer, et qui peut se résumer sous la forme d'une loi descriptive générale, et non la manière dont le fonctionnement des organismes permet d'arriver à cet état. C'est indiscutablement ce genre de travail qui semble avoir eu valeur d'explication durant le moment néolamarckien. On retrouve

[601] *Ibid.*, p. 30
[602] *Ibid.*, pp. VIII-IX.

cette même ambiguïté lorsque Perrier tenta d'éclaircir le processus de tachygénèse, censé permettre la récapitulation de la phylogenèse par l'ontogenèse. S.-J. Gould avait sur ce cas déjà noté le flagrant déséquilibre entre description et explication[603], qui ne fut d'ailleurs pas propre à la biologie française de l'époque.

Cette carence explicative s'est surtout retrouvée lorsqu'il fallut rendre compte de l'adaptation des organismes au milieu. Et elle fut telle qu'au début de l'histoire de ce néolamarckisme, la totalité des faits montrant que les êtres vivants présentaient effectivement une structure adaptée faisait office de preuve en faveur de l'existence d'une hérédité des caractères acquis (cf. 2.1.). Plus surprenant, cette confusion se retrouve explicitement dans certains textes tardifs. Ainsi lit-on encore en 1920, toujours chez Perrier :

> « Nous ne nous arrêterons pas à discuter la négation de l'hérédité des caractères acquis, après ce que nous avons dit de la théorie de Weismann **[sens physiologique, sens 3 défini dans notre introduction]**. Cette négation n'a pas de sens. On ne peut contester que les formes vivantes se soient modifiées depuis l'origine du temps ; elles n'ont pu se modifier qu'en acquérant des caractères nouveaux, et, si ces caractères n'avaient pas été héréditaires, leurs modifications ne se seraient pas conservées **[sens descriptif, sens 1 défini dans notre introduction]**. »[604]

Ce court paragraphe illustre bien le glissement, si lourd de conséquences, entre l'affirmation d'un constat (les espèces au cours des temps ont acquis de nouveaux caractères) et la proposition d'un processus (l'hérédité des caractères acquis est le mécanisme expliquant cet état)[605]. On retrouve cette même ambiguïté chez un néolamarckien pourtant plus vigilant théoriquement, et meilleur connaisseur des doctrines concurrentes, Maurice Caullery.

Dans son livre majeur (*Le problème de l'évolution*, 1931), on rencontre à de multiples reprises des passages ambigus, où parfois dans la même phrase l'auteur passe du constat au mécanisme[606]. Ainsi, lorsqu'il traite des cas d'adaptations si spectaculaires présentées par les organismes cavernicoles, on lit :

---

[603] « Perrier et Gravier, tout comme Haeckel, expliquèrent la condensation en un paragraphe et l'utilisèrent pour tracer des lignées sur les deux cents pages suivantes. »
S. Gould, 1977, *op. cit.*, p. 84 (en note). Nous traduisons.

[604] E. Perrier, *La Terre avant l'histoire*, 1920, *op. cit.*, p. 99.

[605] Cette confusion se retrouve à l'identique chez les néolamarckiens américains, signe de son extension. On pourra consulter : E.D. Cope, 1896, *op. cit.*, p. 401.

[606] Sans souci d'exhaustivité, nous avons relevé cette confusion aux pages 178-179, 189, 268-269, 270 et 271.

> « Les modifications particulières qui nous frappent en eux, comme la dépigmentation ou la transformation des organes sensoriels, ne sont pas des changements isolés de parties de leur organisme, mais des manifestations partielles d'une transformation générale survenue après un temps plus ou moins long et ayant pour cause efficiente l'action du milieu. Il y a donc lieu de considérer que celui-ci a contribué au moins pour une part à la réalisation des ces modifications, ce qui est conforme aux tendances lamarckiennes. »[607]

L'adaptation n'était décidément pas envisageable hors d'une action causale et *directe* (*i.e.* sans le détour de la sélection naturelle) du milieu sur les organismes. Quelques pages plus loin, Caullery confirme :

> « Il est difficile d'admettre que la cécité, la dépigmentation du corps, la consistance particulière des téguments ne soient pas la conséquence de ce genre de vie, c'est-à-dire des acquisitions dépendant des conditions ambiantes, pour lesquelles il semble impossible d'écarter les idées lamarckiennes, soit une répercussion sur le germen et le génotype de modifications subies d'abord par le soma. […] Nous nous trouvons partout en face du fait formel de la correspondance étroite entre les conditions ambiantes et les particularités de l'organisation. Il paraît inadmissible qu'il n'y ait pas entre les unes et les autres une relation de cause à effet, mais que cette conformité réciproque résulte seulement d'une série de hasards successifs, réalisant des formes exactement spécialisées et compensées pour mener la vie souterraine, cavernicole, parasite, etc… »[608]

Cette incapacité à penser l'adaptation en dehors d'une transformation adaptative de l'organisme individuel montre aussi, de manière symétrique, que la sélection naturelle n'a jamais fait office de mécanisme créateur dans la pensée biologique française de l'époque.

Ainsi donc, il semble bien que le simple constat de l'adaptation ait longtemps eu valeur de preuve en faveur de l'hérédité des caractères acquis, et que ceci doive en partie s'expliquer par la confusion qu'il y eut entre les catégories d'état et de processus. A l'époque déjà, et même au sein de la communauté française, certains avaient pourtant nettement souligné cette confusion qui ne permettait pas d'envisager objectivement la question des mécanismes évolutifs. Ainsi Lucien Cuénot, un des rares biologistes français qui s'opposa explicitement aux hypothèses lamarckiennes notait en 1911 que constater l'existence

[607] M. Caullery, 1931, *op. cit.*, pp. 268-269.
[608] *Ibid.*, pp. 270-271.

d'organes atrophiés ou hypertrophiés n'était pas en soi un argument décisif car « l'observation pure n'est pas […] convaincante, puisque toutes sortes de processus, connus ou inconnus, peuvent avoir eu l'effet que l'on attribue aux facteurs de Lamarck »[609].

L'expression *hérédité des caractères acquis*, dans le contexte spécifique de la biologie française de l'époque, semble donc plus incarner la régularité d'un constat (la corrélation entre la structure des êtres vivants et les caractéristiques abiotiques de leur milieu) que l'idée d'un mécanisme physiologique précis. Si l'idée d'hérédité des caractères acquis avait été mobilisée uniquement dans son acception descriptive, ce transformisme aurait incontestablement gagné en cohérence interne. Mais à bien des occasions, on constate qu'il substituait le sens mécanistique au sens descriptif. L'origine d'une telle indécision n'est pas simple à identifier.

Elle tient pour partie sans doute à l'état de développement général de la biologie occidentale à la fin du XIXe siècle. A ce moment, c'est-à-dire avant que les grands champs disciplinaires qui allaient structurer cette science au XXe siècle n'apparaissent (génétique, biologie des populations, écologie, biologie moléculaire entre autres), on attribuait davantage à des principes généraux la tâche de faire théorie. L'exemple le plus remarquable demeure celui du fameux « principe de récapitulation », formulé entre autres (dans son acception évolutive) par Fritz Müller (1864), Haeckel (1866), Hyatt (1866) et Cope (1866)[610]. Ce principe a structuré la biologie occidentale durant près d'une trentaine d'années, la plupart des travaux de l'époque, et surtout les travaux embryologiques, venant s'inscrire dans ce cadre explicatif. Or, il est significatif que les *mécanismes* expliquant cette supposée récapitulation ne furent que très rarement l'objet de travaux spécifiques. Chez Haeckel notamment, et c'est ce que S.-J. Gould a parfaitement montré, quasiment rien ne vient expliquer, sur le plan physiologique, la possibilité d'une récapitulation. Pourtant cet auteur fut d'une rare prolixité, et jamais avare de propositions très spéculatives. A son propos, Gould fut bien obligé de conclure qu'il « était plus intéressé par le fait de reconstruire des lignées évolutives que d'établir le mécanisme de la récapitulation »[611]. On pourrait faire exactement le même constat à propos du « principe de Cope-Depéret », qui stipule qu'au cours des temps géologiques, chaque groupe animal a connu au début de son histoire une phase d'augmentation de la taille des individus. Ce principe n'était que la généralisation d'un constat empirique, qui a structuré

[609] L. Cuénot, *La genèse des espèces animales*, Alcan, Paris, 1911, p. 188.
[610] Pour l'histoire détaillée des liens entre ontogenèse et phylogenèse, nous renvoyons bien sûr au livre classique de S.-J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, *op. cit.*, 1977.
[611] S.-J. Gould, 1977, *op. cit.*, pp. 83-84. Nous traduisons.

les recherches en paléontologie animale mais qui n'a jamais donné lieu à un travail d'explication. Faire peu de cas des mécanismes, et notamment des mécanismes physiologiques, semble donc avoir été un trait général des sciences du vivant dans la biologie occidentale à cette époque. En cela, et au moins jusqu'aux alentours de 1900, le néolamarckisme français ne fut donc pas une pensée originale, mais plutôt un exemple caractéristique d'une façon de faire science en biologie.

Une seconde explication, qui pourrait rendre compte de la persistance de cette ambiguïté entre état et mécanisme, semble être davantage liée à l'histoire propre de la science française. J. Gayon et R. Burian ont déjà avancé l'idée qu'une certaine forme de positivisme ait pu entraver l'implantation et le développement de la génétique - notamment sous sa forme morganienne - en France[612]. Cette hypothèse nous paraît pouvoir également expliquer pourquoi le néolamarckisme français resta d'une flagrante pauvreté théorique, et pourquoi bien après 1900 il ne fut que si peu question des mécanismes biologiques. Pour apprécier l'incidence de la philosophie positive sur la biologie française de la seconde moitié du XIXe siècle, il est éclairant de mettre en dialogue deux textes publiés dans les *Comptes rendus de la Société de Biologie*. Celle-ci fut fondée en 1848, et dès l'année suivante, possédait sa propre publication. En 1849, le très positiviste Charles Robin rédigea une préface intitulée « Sur la direction que se sont proposée en se réunissant les membres fondateurs de la Société de Biologie pour répondre au titre qu'ils ont choisi ; ». Dans ce texte, le physiologiste, porte-parole des membres fondateurs (parmi lesquels on trouve notamment Paul Bert, Claude Bernard et Brown-Séquard), formule le projet d'une biologie positive, seule biologie susceptible d'être à l'abri de la métaphysique. Il appelle notamment à ce que les relations entre le milieu et les organismes soient reconsidérées, car elles sont les fondements de la physiologie générale. Surtout il précise que ces relations devront faire l'objet d'études méthodiques, c'est-à-dire qu'il faudrait parvenir à l'explicitation de régularités phénoménales[613].

---

[612] J. Gayon, R. Burian, 2000, *op. cit.*, p. 1102.

[613] « Toute idée d'être organisé vivant est impossible, si l'on ne prend en considération l'idée d'un *milieu*. Ainsi l'idée d'être vivant et celle de milieu (air, eau, lumière, chaleur, etc.) sont inséparables. On ne peut concevoir non plus une modification de l'un sans que survienne une modification de l'autre par une réaction inévitable. Aussi l'étude de l'influence du milieu sur l'être organisé vivant et de celle de l'être sur le milieu sont-elles liées l'une à l'autre. Cette branche de la biologie dont on peut prévoir l'importance, en se rappelant les travaux de William Edwards, n'a pourtant été étudiée comme partie distincte que par M. de Blainville, qui n'a pu que l'ébaucher. C'est sur elle qu'est en grande partie fondé l'art de conserver la santé, l'*hygiène*, et cependant elle n'a depuis lors jamais été envisagée méthodiquement ; aussi les matières qu'elle doit comprendre sont-elles éparses dans les livres où elles ne devraient figurer qu'à titre d'emprunt à la science mère ; le plus souvent même il n'en est pas question. Il est vrai que par la suite, lorsque l'action des agents extérieurs sur les êtres vivants sera

En 1899, à l'occasion du cinquantième anniversaire de la société, Eugène Gley[614], son secrétaire général, fut chargé de la rédaction d'un texte retraçant cette histoire[615]. Réaffirmant l'inclination positiviste de cette société[616], signe de l'influence persistante de cette philosophie des sciences, Gley remarque que les conseils formulés par Charles Robin ont été en partie entendus, et d'abord par l'école néolamarckienne française qui se constitua autour de la figure d'Alfred Giard. Notons également que Gley mentionne les résultats obtenus en bactériologie dont nous parlions au début de ce travail (Chapitre 1, 2.3.) :

> « Robin remarque [en 1849] à ce propos que l'idée d'être organisé vivant est impossible, si l'on ne prend en considération le *milieu* ; il rappelle, pour montrer l'importance de cette partie de la biologie, les travaux de William Edwards. Ici encore il est donc bien le disciple du philosophe qui, dans sa *Biologie*, avait si puissamment mis en relief la *doctrine des milieux*. Aujourd'hui, à côté de ces beaux travaux de W. Edwards qui n'ont point vieilli, combien en pourrait-on citer, exécutés sans doute dans des directions différentes et au moyen de méthodes tout autres, mais que la même tendance a fait naître ! Tels sont beaucoup des travaux de Giard et de quelques-uns de ses élèves. Dans cette science aussi rentre une partie déjà considérable de la bactériologie, destinée à prendre un plus grand développement encore. »[617]

Enfin, l'auteur admet que le transformisme, au moins dans le cadre de cette société (mais de manière plus générale en France) n'a connu qu'une implantation faible, car il

---

plus approfondie, cette science pourra être réunie à la physiologie, dont elle formerait la première partie. Mais jusqu'à cette époque peu prochaine, on ne saurait trop faire ressortir la nécessité d'étudier cette science méthodiquement, sous les divers points de vue qu'elle comporte chez les végétaux et les animaux isolés ou réunis en masses considérables, etc. »
Ch. Robin, « Sur la direction que se sont proposée en se réunissant les membres fondateurs de la Société de Biologie pour répondre au titre qu'ils ont choisi ; », *Comptes-Rendus de la Société de Biologie*, 1849, I, p. IV.

[614] Eugène Gley (1857-1930), médecin et homme de lettres, disciple de Marey, fut titulaire dès 1908 et jusqu'à sa retraite de la chaire de Biologie générale au Collège de France.
A. Tétry, « Gley Eugène », *Dictionnaire de biographie française,* tome seizième, pp. 362-363.

[615] Nous remercions M. Christian Bange qui a porté à notre connaissance l'existence de ce texte. Notons également que ce texte a été réimprimé dans un recueil très intéressant pour l'historien de la biologie :
E. Gley, *Essais de philosophie et d'histoire de la Biologie*, Masson, 1900.

[616] « N'est-ce pas une chose curieuse qu'aucun historien de la philosophie n'ait encore signalé ce fait si intéressant, que la Société de Biologie, dont l'histoire est étroitement liée à l'évolution des sciences de la nature à notre époque, est née en quelque sorte sous les auspices de la philosophie positive ? […] Sans doute, le positivisme, en tant que doctrine philosophique, n'a plus guère d'action sur la pensée contemporaine et la classification des sciences d'Auguste Comte, sur laquelle s'appuyait Robin avec tant de confiance pour expliquer les intentions des fondateurs de notre Société, a été justement critiquée. Mais de tous les grands systèmes philosophiques il subsiste quelque chose. […] à son tour, le positivisme a transmis à beaucoup d'esprits sa foi en l'expérience comme principe unique de la science. »
E. Gley, « La Société de Biologie de 1849 à 1900. Rapport présenté à la séance du cinquantenaire de la Société », *Comptes-Rendus de la Société de Biologie,* 1899, pp. 1022-1023.

[617] *Ibid*., p. 1021.

s'écartait trop des idéaux d'une science positive et pure car expérimentale[618] (jugement largement partagé par A. Giard[619]). Ces deux textes montrent nettement dans quelle atmosphère intellectuelle le transformisme s'implanta en France. S'il y parvint finalement, ce fut uniquement sous la forme d'un transformisme expérimental et positiviste, caractères propres du néolamarckisme français.

Or, si faire science relève de la mise à jour de régularités factuelles, on peut bien se contenter, dès lors, de présenter l'évolution comme un long et régulier processus d'addition de caractères nouveaux (énoncé descriptif) ; et finalement s'en tenir là, en affirmant que *nécessairement* cet état doit s'expliquer par un quelconque processus d'hérédité des caractères acquis (énoncé explicatif). Refusant tout écart avec le réel empirique, le néolamarckisme français s'est dès le départ interdit de construire des hypothèses mécanistiques, des êtres de

---

[618] « Reste le transformisme. Sans doute, dans un mémoire de Rouget, de 1852, sur les Polypes hydraires, on peut lire ces mots : « L'étude de l'évolution du type de la forme animale, dans la série des organismes, a pour complément nécessaire l'étude de cette même évolution dans la série des développements embryonnaires. » C'est là, sous une expression un peu différente, la loi de Serres, de Fritz Müller et de Haeckel, la fameuse loi du parallélisme de l'ontogénie et de la phylogénie. Mais, pour si pénétrante que fût cette proposition, n'était-elle pas simplement incidente ? Quant à l'étude comparative que fit, en 1857, Ch. Martins, des membres thoraciques avec les membres abdominaux, elle aurait pu être l'œuvre d'un pur anatomiste, très instruit à la vérité et doué d'un esprit critique et généralisateur. Le transformisme ne se montre à la Société qu'incidemment, quand Brown-Séquard vient communiquer, de temps en temps, à partir de 1859, durant plus de quinze ans, les résultats de ses fameuses expériences sur la transmission héréditaire de quelques mutilations ou d'un trouble morbide, tel que l'épilepsie (1869 et années suivantes) expérimentalement provoquée ; en 1870, il établissait, en dépit des critiques, la transmission héréditaire en ligne paternelle de malformations diverses des membres chez le Cobaye. Plus tard, en 1890, A. Nicolas présenta aussi un bel exemple de transmission d'une anomalie musculaire. Enfin, Charrin et Gley, de 1893 à 1895, signalèrent quelques cas d'immunité héréditaire. Certes, l'importance est grande des faits de ce genre et premièrement des expériences de Brown-Séquard pour la grave question de l'hérédité des caractères acquis. Toujours est-il que le transformisme n'a jamais été l'objet à la Société d'un examen direct pas plus que d'une discussion, au contraire de ce qui se passait partout ailleurs à son sujet. On peut se demander simplement si, à l'époque où il commença d'être étudié en France, quand il revint sous la forme du Darwinisme dans le pays de Lamarck, il y avait à la Société assez d'hommes capables de prendre une part effective à cet examen. On peut plutôt se demander si ceux qui auraient été à même de discuter la question n'étaient pas détournés de le faire à la Société par les tendances tout expérimentales et très positives qui y dominaient. Nous aurions ainsi en quelque sorte payé la rançon de l'esprit qui a présidé à notre fondation. C'est qu'en effet le positivisme, à commencer par son chef, a été très hostile au transformisme ; et Ch. Robin, en particulier, a plus d'une fois manifesté cette hostilité. »
Ibid., pp. 1078-1079.

[619] « On comprend dès lors qu'en possession de moyens dont la fécondité semblait loin d'être épuisée, et désireux d'ailleurs de réagir contre les tendances des philosophes de la nature qui détournaient sans profit pour la science les forces vives des naturalistes vers de vaines spéculations, les glorieux fondateurs de la Société de Biologie de Paris, la première au monde qui ait pris pour objet exclusif de ses travaux la science instaurée par Lamarck et Treviranus, les biologistes les plus complets du siècle dernier, Ch. Robin, Rayer, Claude Bernard, Brown-Séquard, se soient cantonnés étroitement sur le terrain stérile du positivisme, malgré leur souci de la recherche des relations de causalité, malgré leur désir de faire triompher la conception mécanique de l'univers et leur foi en l'expérience comme instrument par excellence de la découverte scientifique.
C'est ainsi que l'élite des naturalistes français laissa sans écho l'appel du génial auteur de la *Philosophie zoologique* et que plus tard, suivant l'exemple des successeurs de Cuvier, elle refusa longtemps d'entrer dans le magnifique mouvement des esprits que provoqua le transformisme renaissant sous une forme nouvelle avec Ch. Darwin et R. Wallace, lors de la publication, en 1859, du livre de l'*Origine des espèces*. »
A. Giard, « L'évolution dans les sciences biologiques », in *Œuvres diverses*, 1911 (1905), *op. cit.*, p. 106.

raison, susceptibles de constituer des voies d'accès à une approche féconde des questions évolutives. L'étude expérimentale prolongée devait seule et par elle-même être la clef de la compréhension de l'évolution. Sans projet, cet empirisme fut sans avenir. Les principes épistémologiques de ces scientifiques, rappelés dans le passage suivant (Rabaud, 1920), furent un obstacle majeur à l'établissement d'une science de l'évolution :

> « Ainsi, fait après fait, grâce à un assemblage patient allant des faits particuliers aux faits généraux, le biologiste découvre l'enchaînement des phénomènes vivants. Le travail est souvent pénible ; souvent les matériaux s'accumulent sans qu'apparaisse le fil conducteur qui permettra de les assembler. Il s'agit alors de continuer les recherches, afin de trouver le fait nouveau d'où jaillira toute la lumière. »[620]

L'attente du fait nouveau fut sans fin, car cette pensée mal formée car non articulée à des conceptions physiologiques spécifiées ne savait pas ni où ni quoi scruter dans les phénomènes naturels. S'attacher au recensement des faits qui furent perçus comme attestant d'une évolution par hérédité des caractères acquis montre au-delà de tout doute possible l'insuffisance intrinsèque de la réflexion proposée.

2. L'hérédité des caractères acquis face à l'expérimentation

Si l'expression *hérédité des caractères acquis* ne renvoie que secondairement à un mécanisme, mais prioritairement à l'expression d'un constat, comme nous le pensons, alors il doit être possible de saisir cette ambiguïté originelle en étudiant les arguments empiriques qui eurent à soutenir la pensée néolamarckienne. Et en effet, on observe sans surprise que ces arguments furent au début, c'est-à-dire avant que Weismann ne formule ses critiques nombreuses et précises, d'une grande hétérogénéité et surtout d'un faible pouvoir démonstratif. Les développements théoriques étaient si peu précisés qu'un nombre considérable de faits était vu comme soutien, alors que ceux-ci étaient susceptibles d'être intégrés à d'autres types d'explications (notamment celles des néodarwiniens). Sous les assauts répétés de Weismann, la base empirique du néolamarckisme se réduisit drastiquement, si bien qu'à partir des années 1910, très peu de résultats positifs pouvaient prétendre faire

[620] E. Rabaud, 1920, *op. cit.*, p. 21.

arguments ; et ce d'autant plus que l'affaire Kammerer allait entacher ces quelques cas d'une grande suspicion.

Ce rétrécissement de la base empirique devait accompagner l'appauvrissement doctrinal de la pensée néolamarckienne. En France, cette évolution allait suivre principalement deux voies. L'une fut conduite par Maurice Caullery, et consista à remettre en cause le principe pourtant si fondamental d'actualisme ; l'autre fut empruntée et surtout développée à l'extrême par Etienne Rabaud. Il s'agit dans ce cas de minimiser pour finalement annuler l'adaptation morphologique des organismes à leur milieu (Chapitre 9, 3.).

2.1 Réduction de la base empirique

Entre 1873 (réédition de la *Philosophie zoologique* avec la préface si importante de Charles Martins) et le milieu des années1880 (irruption de Weismann), la quasi-totalité des faits montrant une adaptation des êtres vivants à leur milieu était comprise comme autant d'arguments positifs en faveur de l'hérédité des caractères acquis. Les insuffisances de la théorie ne permettaient pas alors de discriminer les faits pertinents de ceux qui ne l'étaient pas. Aussi l'assise factuelle fut-elle au départ très large, signe peut-être caractéristique d'une pensée insuffisamment construite.

De manière exemplaire, dans sa préface à la *Philosophie zoologique*, Ch. Martins, en essayant de réactualiser Lamarck[621], propose surtout d'asseoir ses vues théoriques sur des faits solides que l'illustre naturaliste n'était pas en mesure de proposer. Après avoir énuméré quantité d'exemples incontestables d'adaptations, notamment celles montrées par les animaux originairement aériens retournés au milieu aquatique (comme les cétacés), il pense pouvoir

[621] Projet qu'il formule explicitement :
« Dans ses *Etudes sur Darwin et ses prédécesseurs français*, M. de Quatrefages a exposé brièvement les travaux de Lamarck et rendu pleine justice à la grandeur et à l'originalité de la plupart de ses idées ; il lui assigne la première place parmi les ancêtres scientifiques de Darwin, mais signale en même temps et combat les points faibles de ses conclusions. Notre but, dans les pages qui vont suivre, est au contraire de faire ressortir les points forts et de montrer, *en les corroborant par un grand nombre de faits*, quelles sont les vérités que Lamarck a le premier formulées au milieu de l'inattention, et malgré la critique peu compréhensive dont elles ont été l'objet pendant tout le cours de sa longue existence. »
Ch. Martins, *Introduction biographique, Philosophie* zoologique, 1873, 2e édition, p. XX. Nous soulignons. La réhabilitation du personnage de Lamarck fut évidemment poursuivie par la suite. Le texte de Martins joua alors le rôle de premier geste dans cette perspective. Ainsi lit-on chez Giard :
« L'histoire de cet homme de génie [Lamarck] est trop connue pour que je la retrace devant vous. Je me borne à vous conseiller de lire, si vous ne l'avez déjà lue, la belle notice, *véritable œuvre de justice et de réparation*, que Ch. Martins a consacrée à la vie et aux œuvres du plus glorieux précurseur de Darwin. »
A. Giard, «Histoire du transformisme », 1904, *op. cit.*, p. 12.

conclure que la pensée lamarckienne, réduite au doublet néolamarckien plasticité/hérédité[622], est dorénavant une véritable pensée scientifique car solidement ancrée dans le réel :

> « Nous avons cherché à réhabiliter un naturaliste français qui, célèbre par ses travaux descriptifs en botanique et en zoologie, n'était pas apprécié à sa juste valeur comme philosophe synthétique en histoire naturelle. Venu trop tôt, il n'a été qu'un précurseur ; mais depuis sa mort la science a grandi, elle s'est prodigieusement enrichie, et les *faits accumulés* ont confirmé les généralisations qui ne pouvaient être comprises par ses contemporains. L'heure de la justice a sonné, et la gloire posthume de Lamarck jette un éclat inattendu sur la France ; grâce à lui, elle peut revendiquer une part notable dans le mouvement déjà irrésistible qui transformera bientôt la science des êtres organisés. »[623]

C'est précisément cette tâche empirique qui fut reprise, comme nous l'avons vu (Partie 1), par le néolamarckisme naissant[624]. Dès la fin des années 1870, le transformisme expérimental d'abord fondé en botanique par Gaston Bonnier, rejoint ensuite par Julien Costantin, s'engagea dans cette voie, notamment en montrant les étonnantes capacités plastiques des végétaux. Parallèlement, dans le champ de la zoologie, le développement de la biologie marine permit de révéler l'importance de l'empreinte du milieu sur la forme et la structure des organismes animaux. Enfin, en microbiologie, dès le début des années 1880, les variations expérimentalement induites de la virulence microbienne constituèrent un troisième grand champ de faits, surtout issus de l'école pastorienne, cautionnant les principes néolamarckiens. Tous ces arguments ne prouvaient certes pas, surtout examinés rétrospectivement, que la marque du milieu pouvait être héréditaire. Mais le double constat que le milieu de vie sculptait au cours du développement individuel la morphologie et l'anatomie d'une part, et d'autre part que les organismes vivants, collectivement, étaient

---

[622] « Nous avons essayé, dans les pages qui précèdent, de réunir les preuves les plus frappantes accumulées par la science moderne à l'appui des deux grandes vérités que Lamarck a mises en lumière le premier, savoir : 1° l'influence du milieu comme cause principale des modifications de l'organisme, 2° la transmission des ces modifications par voie d'hérédité. »
Ch. Martins, 1873, *op. cit.*, p. LXVII.

[623] *Ibid.*, p. LXXXIV. Nous soulignons.

[624] Rendre « positif » certaines assertions d'orientation lamarckienne fut le projet majeur du néolamarckisme français. Le transformisme expérimental fut développé afin de répondre à cet objectif, comme le rappelle Costantin :
« L'action profonde du milieu ambiant sur les plantes avait été affirmée par Lamarck, mais les preuves réelles et décisives de cette action n'avaient jamais été fournies. En étudiant ce problème au point de vue anatomique, je donnais à mes études un caractère très spécial et j'abordais l'examen d'une branche de la science encore à peine connue. »
J. Costantin, *Notice…*, 1901, *op. cit.*, p. 8.

adaptés à leurs modes de vie, suffisait à corroborer les thèses néolamarckiennes[625]. Il faut donc considérer que la seule phase résolument expérimentale du néolamarckisme français produisit des recherches dont les résultats devaient finalement être regardés comme n'intéressant pas la question cruciale de l'hérédité des caractères acquis.

A partir du milieu des années 1880, et surtout de 1892 (date de la traduction en français par Henry de Varigny des principaux textes weismanniens), la critique faite par Weismann de l'hérédité des caractères acquis conduisit la communauté française, suivant en cela le mouvement occidental général, à préciser ses positions. Ce travail d'inventaire amena non pas à rejeter, mais plutôt à mettre de côté nombre de faits qui furent regardés comme non concluants car capables d'être intégrés à différents types d'explications. Ainsi en fut-il des expériences de Bonnier, qui ne furent d'abord plus citées à titre d'arguments avant d'être explicitement reconnues comme non pertinentes vis-à-vis de la question de l'hérédité de l'acquis. En 1931, Caullery admettait finalement que « ces variations sont somatiques, ou, comme on dit maintenant, *phénotypiques*. Mais on ne peut les fixer héréditairement »[626]. La principale réaction du néolamarckisme français face à la critique weismannienne fut donc la recherche puis la mise en avant de résultats montrant que la variation produite par l'action du milieu pouvait persister au-delà de celle-ci. Dans cette course à la preuve, les arguments ne furent pas nécessairement recherchés dans la seule biologie française, d'autant plus que, nous l'avons vu, les principales figures nationales du néolamarckisme ne travaillaient pas directement à ces questions[627]. Aussi les expériences de Max Standfuss sur l'action de la température sur les papillons[628] furent-elle souvent convoquées à l'appui des positions

---

[625] Costantin notamment fut très explicite à ce sujet :
« J'ai déjà rappelé plusieurs fois que le climat alpin agit profondément sur les plantes dès la première génération, et que les variations ainsi profuites sont justement celles qui sont devenues héréditaires chez presque tous les végétaux alpins et chez *toutes* les plantes polaires. Ici la variation éphémère a lieu dans un sens qui est le même que celui dans lequel s'est opérée la variation permanente et héréditaire : les deux modifications sont rigoureusement parallèles. »
J. Costantin, *L'hérédité…*, 1901, *op. cit.*, pp. 49-50.

[626] M. Caullery, 1931, *op. cit.*, pp. 263-264.

[627] Pour se faire une idée (certainement très fidèle) des travaux qui furent entrepris dès le début des années 1890 sur la question de l'hérédité des caractères acquis, il est éclairant de consulter les volumes successifs de la revue *L'Année Biologique* qu'Yves Delage fonda en 1895. Chaque volume contient la recension et l'analyse de la bibliographie produite en une année sur chacune des grandes questions de la biologie générale, et parmi elles plus particulièrement sur celle de l'hérédité.
On constate notamment que le nombre d'expériences portant précisément sur la question de l'hérédité des caractères acquis ne fut pas négligeable au cours des années 1890, et surtout qu'il demeura globalement identique au cours des deux premières décennies du XXe siècle. La plupart de ces travaux était effectuée à l'étranger, ce qui montre que la question n'avait pas été éliminée par l'essor de la génétique.
Enfin, notons que la rubrique réservée à l'étude des publications portant spécifiquement sur l'hérédité des caractères acquis semble disparaître de cette revue en 1922.

[628] Pour une lecture en français des résultats de Standfuss, voir en particulier :

françaises[629], tout comme celles, regardées comme classiques[630] (car déjà anciennes, 1872), de Vladimir Schmankiewitsch[631] sur le crustacé *Artemia salina*[632].

Le cas des travaux réalisés sur différentes espèces de papillons mérite d'être rapidement développé parce qu'ils furent largement mis à contribution pour illustrer bon nombre des conceptions théoriques sur l'évolution qui s'affrontèrent durant cette période. Pendant près d'un demi-siècle (1870-1920) en effet, l'étude naturaliste et expérimentale des lépidoptères mobilisa de nombreux zoologistes à travers toute l'Europe[633]. Les lépidoptères étaient un matériel de choix pour l'étude directe des processus évolutifs. Ces insectes forment en effet un groupe à très forte diversité spécifique (et à la systématique bien connue), dont on pouvait facilement distinguer les caractères, notamment ceux liés aux dessins alaires. En outre, la phase larvaire (la chenille et la chrysalide) est en général suffisamment longue pour que l'organisme soit soumis à toutes sortes de traitements, qu'il ne peut que subir étant donné sa conformation anatomique. Il s'agissait alors le plus souvent de suivre au cours des générations successives la pérennité des modifications éventuellement induites et surtout

---

M. Standfuss, « Etudes zoologiques expérimentales sur les Lépidoptères ; résultats principaux obtenus jusqu'à la fin de 1898 », *Annales de la Société Entomologique de France*, 1900, 69, pp. 82-101.

[629] Sans souci d'exhaustivité, on les retrouve chez :
H. de Varigny, « Le transformisme expérimental », 1891, *op. cit.*, p. 772.
G. Bonnier, 1907, *Le Monde végétal*, *op. cit.*, p. 291.
M. Caullery, 1910, « L'étude expérimentale de l'évolution… », *op. cit.*, p. 360. On lit :
« Vous concevez ainsi la formation des espèces suivant le principe de Lamarck, c'est-à-dire la variation continue sous l'influence des agents extérieurs et l'hérédité des caractères acquis. A vrai dire, ce mécanisme est nié par les néo-darwiniens et surtout par M. Weismann. Mais, précisément, les expériences sur les papillons ont fourni l'exemple peut-être le plus décisif d'hérédité de caractères acquis, et je veux vous indiquer encore ce fait. Cela résulte d'expériences faites d'abord par M. Standfuss, puis par M. Fischer sur *Artica caja*. En refroidissant les pupes de cette espèce à – 8°, il a obtenu des papillons dont les ailes sont beaucoup plus tachées que normalement. Or, dans la génération issue de ces individus aberrants, élevée dans les conditions normales de température, c'est-à-dire sans qu'intervienne à nouveau la cause perturbatrice, M. Fischer a obtenu 10 p. 100 d'individus présentant l'anomalie. Cette anomalie nettement acquise a donc été héritée. »
E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 170. On lit :
« Or, Standfuss d'un côté, Fischer de l'autre, nous donnent la preuve formelle que parmi ces variations, quelques-unes, sinon toutes, sont plus ou moins durables. »

[630] Ces expériences furent longtemps des arguments en faveur d'une action directe (car non liée au comportement de l'animal) du milieu sur la forme et la structure des organismes. Cope les cite comme preuves en faveur de son concept de *physiogenèse* : voir E.D. Cope, 1896, *op. cit.*, pp. 229-230.

[631] Vladimir Schmankiewitsch était un zoologiste russe, professeur à Odessa. Il montra, dès le début des années 1870 que le crustacé *Artemia salina* était capable de changer de morphologie, au fur et à mesure des générations, en fonction de la salinité du milieu. Une salinité faible permettait même la transformation de ces individus en organismes à la morphologie caractéristique d'une espèce d'un autre genre , *Branchipus stagnalis*.
Voir : « Ueber den Einfluss der physicalisch-chemischen Bedingungen auf die Organisation von Branchipus », *Zeitschr. wissensch. Zool.*, 1872, 22, pp. 293-295.

[632] Par exemple par Rabaud toujours (1911, *op. cit.*, pp. 100-102). Alfred Giard également s'y rapporte (1904, *op. cit.*, p. 3).

[633] Dans la bibliographie du mémoire qu'Arnold Pictet consacra à ces questions, on trouve 188 références renvoyant à 95 auteurs de toutes nationalités.
A. Pictet, *Recherches expérimentales sur les mécanismes du mélanisme et de l'albinisme chez les lépidoptères*, Genève, 1912.

repérables chez l'adulte. Enfin, ils se prêtaient particulièrement bien aux travaux en laboratoire, dans un espace confiné.

Notons qu'un des premiers à travailler sur la modification expérimentale de ces insectes fut Weismann lui-même (1875) ; bien que les résultats qu'il obtint semblaient indiquer une hérédité des caractères acquis, ce qu'il concédait timidement[634], il ne les discuta plus en détail lorsqu'il élabora ses nouvelles conceptions sur l'hérédité. Le fait que les résultats ne montrent qu'une modification quelconque de l'organisme, et non une variation adaptative devait peut-être les rendre peu intéressants à ses yeux. Surtout, nous y reviendrons, l'action modificatrice ayant été appliquée à la larve, celle-ci avait pu toucher simultanément le soma et le germen, lignées encore non différenciées, ce qui devait retirer tout intérêt à ces résultats.

Ce fut d'ailleurs principalement en Allemagne que les lépidoptères furent mis à contribution pour l'élucidation des questions touchant à l'évolution. Durant les années 1890, de très nombreux travaux furent conduits parallèlement par divers zoologistes. Les expériences de Standfuss (qui portaient sur le papillon *Vanessa urticae*) furent reprises et confirmées par E. Fischer (qui travailla sur des individus de l'espèce *Arctia caja*) ; elles consistaient à soumettre des chrysalides à des températures anormalement faibles (de l'ordre de – 10°C) ou élevées (+ 40°C), à observer les conséquences sur la morphologie de l'imago (coloration des ailes), et dans certains cas, peu nombreux, à constater l'hérédité partielle de ces modifications à travers les générations. Ces résultats, bien que montrant la rareté de l'hérédité des modifications induites, furent considérés par les néolamarckiens français comme attestant la possibilité d'une hérédité des caractères acquis. Les travaux de Fischer furent ainsi également convoqués, à côté de ceux de Standfuss, à titre d'arguments expérimentaux[635]. Il s'agissait là typiquement de résultats ambigus, que chaque école pouvait

---

[634] On retiendra simplement ce passage :
« Toutefois, il convient d'admettre qu'il est des cas tels que ceux des variétés climatériques de certains papillons, qui opposent des difficultés à cette explication [sélectionniste], et j'ai moi-même, il y a des années, étudié de près, et expérimentalement, un cas de ce genre [*Studien zur Descendenztheorie. Ueber den Saison-Dimorphismus der Scmetterlinge* ; Leipzig, 1875.], sans que je puisse aujourd'hui encore, expliquer les faits autrement qu'en admettant – comme je le fis alors – l'hypothèse de l'hérédité des modifications acquises passivement, c'est-à-dire sous l'influence directe du climat. Il convient de se rappeler, toutefois, que mes expériences, ultérieurement reprises par H. W. Edwards à l'égard d'autres espèces (américaines), et confirmées dans leurs traits essentiels par cet auteur, n'ont pas été entreprises dans le but d'étudier le point de vue dont il s'agit ici. Des expériences nouvelles et variées seront nécessaires pour conduire à des conclusions précises à l'égard de cette manière de voir, et j'en ai déjà entrepris. »
A. Weismann, 1892, *op. cit.*, pp. 150-151.

[635] On les trouve cités chez :
Rabaud, 1911, *op. cit.*, p. 170.
Rabaud, 1919, *op. cit.*, p. 254.

revendiquer comme confortant ses propres schémas explicatifs. Ainsi, Lucien Cuénot se référait-il aux mêmes travaux pour étayer ses positions, opposées sur bien des points à celles de ses collègues français[636].

Au même moment, l'étude des lépidoptères fut aussi l'occasion d'asseoir certaines conceptions orthogénétiques sur des faits jugés parfaitement positifs. C'est ainsi qu'un des principaux théoriciens continentaux de l'orthogenèse, Theodor Eimer, argumenta ses positions en relevant, par un raisonnement d'ailleurs circulaire, que la phylogénie des papillons montrait une succession toujours identique de marques colorées sur les ailes : on passait invariablement de bandes longitudinales à des taches, puis des taches à des bandes transversales, pour finalement parvenir à une coloration homogène et sombre[637].

Le début du XXe siècle et le développement de la génétique ne marqua pas pour autant la fin de l'intérêt des zoologistes pour ce type d'expérimentation sur les papillons. A l'action de la variation de température, on substitua dans les protocoles celle de la modification de l'alimentation, toujours sur la chenille. Les américains V. L. Kellog et R. G. Bell furent semble-t-il les premiers à suivre de telles procédures et publièrent dès 1903 des résultats positifs[638], montrant notamment que les conséquences morphologiques du changement de régime duraient au-delà de la cause qui les avait fait naître[639]. L'entomologiste suisse Arnold Pictet réalisa aussi durant plus de vingt ans quantité d'expériences sur les larves de ces insectes, en modifiant également leur régime de nutrition. Il constatait ensuite les conséquences de ces modifications sur la couleur et les dessins montrés par les ailes de l'adulte. Il interpréta ses résultats d'abord plutôt dans la perspective lamarckienne d'une hérédité des caractères acquis[640], et à ce titre ceux-ci furent également regardés comme autant d'arguments par les transformistes français (notamment ceux consignés dans son mémoire de

---

Caullery, 1931, *op. cit.*, pp. 258-259.

[636] L. Cuénot, 1911, *op. cit.*, pp. 180-182.
L'argument principal de Cuénot consistait à pointer l'extrême rareté des organismes variants au cours des générations qui suivaient le traitement à l'origine de la variation initiale. Il n'y voyait que des cas de mutation spontanée tout à fait classique, ou des cas de transmission mendélienne de mutations héréditaires.

[637] Sur les conceptions évolutionnistes de Eimer, voir en particulier Gould, 2007, *op. cit.*, pp. 494-508. On pourra également consulter L. Cuénot, 1911, *op. cit.*, pp. 435-436.

[638] R. G. Bell, V. L. Kellog, « Variations induced in larval, pupal and imaginal stages of *Bombyx mori* by controlled varying food supply », *Science*, 1903, 18, pp. 741-748.

[639] Ces résultats sont cités à titre d'arguments par Yves Delage (1909, *op. cit.*, pp. 213-214).

[640] Voir par exemple :
A. Pictet, « Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons », *Mémoires de la Société de Physique et d'Hitsoire naturelle de Genève*, 1905, 35, fasc. 1, pp. 45-128.
A. Pictet, « Un nouvel exemple de l'hérédité des caractères acquis », *Archives des sciences physiques et naturelles*, 1911, 31, pp. 561-563.

1905, cf. illustration)[641]. Néanmoins, constatant que les caractères induits ne perduraient guère au-delà de l'arrêt de leur stimulation par le milieu (c'est-à-dire lorsqu'on soumettait les chenilles à un régime nutritif classique), il revint finalement sur ses premières interprétations et nia qu'il s'agissait là de preuves en faveur de l'hérédité flexible[642].

[641] Par exemple :
Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 215.
E. Rabaud, 1919, *op. cit.*, p. 25.
E. Rabaud, 1920, *op. cit.*, p. 227.
[642] A. Pictet, « Expériences de génétique avec Porthesia similis et autres lépidoptères », *Bulletin de la Société des Lépidoptères de Genève*, 1921, 4, pp. 202-220.

Figure n°19 : ***Papillons adultes modifiés en soumettant la chenille à un régime alimentaire spécifique (Expériences de Pictet, 1905***).
Les individus n°5, 6, 7, 8, 9 sont des représentant transformés de l'espèce Vanessa urticae, l'indivu n°12 représente la forme type.
(A. Pictet, « Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons », *Mémoires de la Société de Physique et d'Hitsoire naturelle de Genève*, 1905, 35, fasc. 1, pp. 45-128)

Paradoxalement, ce fut peut-être en France que ce type d'expérimentation connut le moins de succès. Certes, Edmond Bordage conduisit bien quelques travaux en 1899, mais ce fut là à peu près tout[643]. Aucun néolamarckien français d'envergure ne crut bon de développer des recherches prolongées sur ce matériel, qui pourtant ne devaient pas nécessiter un équipement considérable.

Même en Angleterre, et aussi tardivement qu'en 1926, des travaux analogues furent conduits par J. W. H. Harrison et F. C. Garrett sur des papillons de la famille des Géométrides[644]. Les chenilles étaient nourries avec des feuilles souillées de sels de plomb, ce qui entraînait une coloration mélanique marquée chez l'adulte, et ce sur plusieurs générations. Les auteurs interprétaient explicitement leurs expériences comme attestant la possibilité d'une hérédité des caractères acquis[645].

On le constate, la communauté française ne fut pas la seule à conduire le projet d'asseoir le phénomène d'hérédité des caractères acquis sur des faits expérimentaux solides, ou au moins de tester empiriquement cet énoncé ; mais à la différence de ce qu'il advint en France, ceci ne resta pas un simple projet dans les autres communautés de recherche. Il s'agissait bien au contraire d'un champ de recherche largement développé, et qui ne fut pas abandonné, loin s'en faut, au moment où la génétique connaissait un essor spectaculaire. Ce qui fut propre à la France durant cette période (1890-1930), ce fut précisément le faible nombre de travaux, certes dans le domaine de la génétique, comme cela a déjà été reconnu, mais aussi quant à la question cruciale de la réalité du fait de l'hérédité de l'acquis, ce qui est peut-être encore plus étonnant. Ailleurs en Europe et aux Etats-Unis, ces deux voies de recherche furent développées parallèlement. Elles le furent même parfois conjointement, puisque par exemple les derniers travaux de Harrison et Garrett furent aussi l'occasion de montrer que le caractère nouvellement acquis (le mélanisme) se transmettait ensuite héréditairement selon les lois mendéliennes[646] !

Par où une lecture trop rétrospective nous fait parfois perdre de vue combien ces questions étaient complexes et intriquées dans la science de l'époque. Le fait que l'hérédité

---

[643] E. Bordage, « Expériences sur la relation qui existe entre la couleur du milieu et la couleur des chrysalides », *Proceedings of the 4th International Congress of Zoology*, Cambridge, 1899, pp. 235-244.

[644] J.W.Heslop Harrison et F.C. Garrett, « The Induction of Melanism in the Lepidoptera and its Subsequent Inheritance », *Proceedings of the Royal Society of London*, 1926, 99, sér. B., pp. 241-263.
Ces travaux sont cités avec méfiance par Caullery (1931, *op. cit.*, p. 261).

[645] J.W.H. Harrison, F.C. Garrett, 1926, *op. cit.*, p. 261.

[646] « Bien plus, par nos expériences d'élevage et de nutrition, effectuées dans toutes les directions possibles, nous avons démontré, dans tous les cas de figure et avec une certitude absolue, que ce mélanisme n'est pas seulement héréditaire, mais qu'il est héréditaire comme un simple caractère mendélien. »
Ibid., p. 261. Nous traduisons.

des caractères acquis appartienne à la science périmée peut parfois nous empêcher de saisir la façon dont ce mode d'hérédité était pensé *en relation* avec d'autres, qui pour certains continuent aujourd'hui d'appartenir au savoir sanctionné.

Notons aussi que certaines de ces expériences mettant en jeu l'accoutumance d'un organisme à un stimulus puis sa perpétuation par reproduction (le plus souvent asexuée) donnèrent semble-t-il à ce qu'on appela bien plus tard l'hérédité épigénétique ses premiers résultats positifs. Par exemple, dans un ouvrage récent, E. Jablonka et M.J. Lamb présentent rétrospectivement les travaux du zoologiste V. Jollos comme intéressant directement la question cruciale de la transmission de variations épigénétiques expérimentalement induites[647]. Ceux-ci, publiés en 1921, portaient sur l'habituation de la paramécie à certaines variations du milieu (augmentation de la température, de la concentration en éléments minéraux, etc.), et surtout sur le fait que celle-ci pouvait se transmettre un temps par reproduction asexuée, voire par reproduction sexuée dans certains cas rares. On retrouve bien là les protocoles typiques de cette période expérimentale de recherche portant sur le fonctionnement général de l'hérédité. Ce type de travaux ne fut donc pas nécessairement un cul-de-sac expérimental, à condition toutefois que les interprétations qu'ils semblaient supporter ne soient pas investies du rôle de facteurs exclusifs de l'évolution générale des espèces. S'ils semblent aujourd'hui trouver une place dans les conceptions théoriques modernes, c'est parce que cette place est précisément circonscrite. Pour les néolamarckiens français du début du XXe siècle, l'hérédité de l'acquis était une conception globale attachée au phénomène vital, pas uniquement un processus spécifié expliquant certains résultats discordants. Or nous verrons que posée de cette façon, la question de la nature des mécanismes évolutifs ne devait pas connaître de possibilités d'approfondissement ou de progrès (cf. 3.).

Ce qui fit échouer le néolamarckisme, nous insistons, ce n'est pas l'inexistence de l'hérédité de l'acquis, mais bien plutôt la manière dont l'explication générale était construite, et les relations qu'elle pouvait entretenir avec la recherche expérimentale.

Le défi lancé par Weismann, qui nécessitait de montrer que la variation pouvait survivre à sa cause environnementale, fut aussi l'occasion de remettre en valeur certains résultats obtenus par l'école physiologique française. C'est ainsi que les expériences de Charles-Edouard Brown-Séquard apparaissent presque systématiquement lorsqu'il s'agit, surtout à partir de 1890, de démontrer que le néolamarckisme n'est pas qu'une simple

[647] E. Jablonka, M.J. Lamb, 1999, *op. cit.*, pp. 137-138.

idéologie[648]. Dès 1850, soit bien avant que ce transformisme ne se constituât, Brown-Séquard avait porté son attention sur certains problèmes liés à la physiologie du système nerveux. Travaillant essentiellement sur des cobayes, il parvint à produire chez ces animaux, par des lésions mécaniques du système nerveux, des pathologies similaires à l'épilepsie humaine. Surtout, il s'intéressa à partir de 1859 à l'épineuse question de la transmission héréditaire des pathologies expérimentalement induites. Ses résultats furent repris par Darwin dans la sixième édition de *L'origine des espèces* (1872) comme montrant que la question de l'hérédité des mutilations restait toujours ouverte[649]. Bien évidemment, Weismann contesta l'interprétation des résultats de Brown-Séquard, arguant que cette hérédité était plus sûrement le fait de la transmission par le germe d'un microbe introduit dans l'organisme par les différents gestes chirurgicaux[650]. Une vive discussion opposa un temps les deux biologistes sur ce point, et celle-ci se développa même en débat scientifique à l'échelle de l'Europe[651]. Il semble que les résultats obtenus tardivement par A. Maciesza et A Wrzozek, publiés en 1914, aient finalement clos cette controverse en invalidant les interprétations du physiologiste français[652].

Brown-Séquard, qui mourut bien avant Weismann (1894), publia en 1892 un dernier article sur ce sujet où il espérait réfuter point par point les critiques du zoologiste allemand. De manière remarquable, il le conclut en affirmant sans détour que ses résultats expérimentaux valident bel et bien l'idée *darwinienne* d'une hérédité de l'acquis[653], signe de

---

[648] Par exemple, on lit chez Costantin :
« Pendant longtemps, les faits qui paraissaient plaider en faveur de l'hérédité acquise ont été empruntés au domaine médical et un grand nombre de médecins célèbres y ont cru fermement. N'ayant pas la place d'examiner les cas de mutilations, je me bornerais à discuter les expériences de Brown-Séquard qui ont longtemps constitué l'argument décisif en faveur de la transmissiondes maladies acquises, M. Weismann ayant cru devoir jeter des doutes, dans ces dernières années, sur la valeur de ces expériences. »
J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 61.

[649] « Les preuves en faveur de l'hérédité des mutilations accidentelles ne sont jusqu'à présent pas décisives ; mais les remarquables cas observés par Brown-Séquard sur les cochons d'Inde, d'une hérédité des effets de différentes opérations, doit nous rendre prudents lorsque nous refusons cette possibilité. »
C. Darwin, *The Origin of Species*, London, Murray, 1872, 6e édition, pp. 108-109. Nous traduisons.

[650] Comme Weismann n'eut pas recourt à l'expérimentation dans ce débat, ses positions furent dénigrées par les néolamarckiens français. Par exemple, Costantin qualifia ses arguments de « capiteux ».
J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 9.

[651] Romanes critiqua les interprétations de Weismann et contrôla les résultats expérimentaux de Brown-Séquard, alors que d'autres affirmaient avoir obtenu des résultats négatifs, comme par exemple L. Hill (« Some experiments on supposed cases of the inheritance of acquired characters », *Proceed. Zool. Soc. London*, IVe partie, 1897, pp. 785-786), ou encore M. Sommer (« Die Brown-Sequard'sche Meerschweinchenepilepsie und ihre erbliche Ubebertragung auf die Nachkommen », *Beiträge zur Pathologischen Anatomie und zur allgemeinen Pathologie*, Jena, 1900, 27, pp. 289-330).

[652] C'est ce qu'admet en tout cas M. Caullery (1931, *op. cit.*, p. 258).

[653] « En vérité, les partisans si nombreux de Weismann en Allemagne et en Angleterre, ont montré une légèreté vraiment extraordinaire en admettant son hypothèse à l'égard de la transmission par hérédité d'une affection nerveuse produite artificiellement chez des parents.

l'extrême confusion qui régnait alors quant aux différentes options explicatives du processus évolutif. Plus intéressant encore, dès sa première publication (1859), il montre clairement sa préférence pour l'idée d'hérédité d'une *constitution* acquise, voie qui fut plus tard celle du néolamarckisme français (Chapitre 5, 2.) :

> « Je ferai aussi remarquer que ces faits ont un autre genre d'intérêt. On sait que les lésions traumatiques ne se transmettent guère par hérédité, ou du moins que cette transmission est très rare. Or, on pourrait invoquer les cas dont il s'agit comme des exemples démontrant la possibilité de cette transmission ; mais ce serait à tort. En effet, chez les descendants des cochons d'Inde épileptiques, la moelle, examinée à l'œil nu ou au microscope, paraît parfaitement saine. *Ce n'est pas la lésion locale qui se transmet ; c'est l'altération ou disposition organique générale du système nerveux, déterminée par la lésion, et qui s'est imprimée profondément chez les parents ou chez l'un d'eux*. On doit donc plutôt rapprocher ces exemples des cas de transmission héréditaire d'une affection diasthésique produite chez un individu, homme ou femme, par quelque cause bien déterminée. »[654]

A côté de ces résultats classiques montrant une hérédité des lésions[655], d'autres travaux, moins connus, furent également considérés comme attestant d'une perpétuation par hérédité de variations induites. Nous avons déjà parlé des expériences réalisés en botanique, notamment celles liées aux hybrides de greffe, essentiellement sous la direction de L. Daniel, et largement mis à contribution par Julien Costantin[656] ; ou encore celles de culture en altitude de plantes agricoles, afin de leur faire acquérir le caractère de la « rusticité » (Costantin). Il s'agissait là d'une hérédité liée à une reproduction non sexuée des organismes, et que Weismann s'empressa donc de considérer comme sans intérêt. Ce type de protocole ne fut

---

L'idée darwinienne ressort donc triomphante de cet examen, contre la seule supposition qui ait été émise pour la remplacer à l'égard des faits expérimentaux que j'ai signalés. »
C-E. Brown-Séquard, « Hérédité d'une affection due à une cause accidentelle, faits et arguments contre les explications et les critiques de Weismann », *Archives de physiologie normale et pathologique*, 1892, 24, p. 688. Nous soulignons.

[654] C-E. Brown-Séquard, « Transmission de l'épilepsie accidentelle par hérédité », *Mémoires de la Société de Biologie de Paris*, 1859, 1, p. 195. Nous soulignons.

[655] Voir aussi : E. Dupuy, « De la transmission héréditaire des lésions acquises », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1890, 22, pp. 445-448. Eugène Dupuy présente entre autres les résultats positifs qu'il obtint en répétant avec soin les expériences de Brown-Séquard. Notons aussi cet argument pittoresque :
« Chez l'homme on peut observer des faits qui sont singulièrement remarquables. J'ai vu quatre fois dans une période de deux années de ma pratique médicale, des garçons sans prépuce nés de parents israélites. J'ai bien pris soin de voir que le prépuce non seulement manquait, mais qu'il y avait à sa place un tissu ayant l'apparence d'une cicatrice très ancienne et souple d'ailleurs. » p. 447.
Ces résultats furent convoqués notamment par Costantin à titre d'arguments : J. Costantin, 1901, *op. cit.*, p. 62.

[656] J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 20 et suivantes

cependant pas cantonné aux végétaux chlorophylliens, et, durant les années 1890, différents travaux furent entrepris, et pas uniquement en France[657], sur plusieurs espèces de champignons. On montrait alors soit que certains champignons présentaient des caractères spécifiques attestant une hérédité en dehors de toute reproduction sexuée[658], soit que les conséquences de divers traitements (chimiques notamment, mécaniques parfois), pouvaient se perpétuer au travers de spores (sans reproduction sexuée). Retenons par exemple les travaux de Julien Ray[659] (voir figure ci-après) qui fut un temps le collaborateur de Costantin (travaux sur les moisissures), ceux de Hunger résumés et théorisés par L. Errera[660], ou ceux plus tardifs de J. De Meyer.

Ces travaux, notamment parce qu'ils montraient une diversification évolutive au sein de groupes qui apparemment ne se reproduisaient que de façon asexuée, obligèrent Weismann à accepter de réduire son ambition initiale, lorsqu'il voyait la diversité héréditaire uniquement produite par la reproduction sexuée (cf. note 657). En posant que « les processus de sélection au sens propre du mot, c'est-à-dire ceux qui donnent de nouveaux caractères par la gradation progressive de ceux qui existaient déjà, ne sont pas possibles chez des espèces à reproduction asexuelle » et donc que si « l'on démontrait jamais qu'une espèce se reproduisant par simple

---

[657] Voir par exemple S.H. Vines, « An examination of some points in Prof. Weismanns Theory of Heredity », *Nature*, 1889, 40, pp. 621-626. Les résultats de Vines, montrant que différentes espèces de champignons avaient été produites au cours du temps sans phénomènes apparents de sexualité obligèrent Weismann à restreindre le rôle de la sexualité dans la production de la diversité héréditaire.

[658] L. Matruchot, *Recherches sur le développement de quelques Mucédinées*, Thèse, 1892. Les résultats de Louis Matruchot sont par exemple convoqués par Costantin (1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, pp. 17-18).

[659] J. Ray, « Variations des Champignons inférieurs sous l'influence du milieu », *Revue générale de Botanique*, 1897, 9, pp. 193-212, 245-259, et 282-304. En introduction, J. Ray n'oublie pas de remercier A. Giard, J. Costantin et F. Houssay, signe de la perspective général dans laquelle furent menés ces travaux. Il conclut ainsi : « Les Champignons que nous venons d'étudier ont manifesté une *grande variabilité* lorsque nous avons modifié leurs conditions d'existence : ainsi les spores d'un *Sterigmatocystis alba* ont produit sur chaque milieu où elles ont été semées (sucres, amidon, carotte, pomme de terre, jus de carotte, gélatine, sels minéraux, - liquide agité) une forme différente. Ces transformations *n'ont pas été immédiates* : le premier semis sur l'un quelconque de ces milieux a donné une plante intermédiaire entre le *Sterigmatocystis* origine et la forme définitive ; les spores de cette première culture, recueillies et portées dans un autre tube contenant le même substratum, se sont développées en une plante ressemblant davantage à cette forme définitive ; après un certain nombre de cultures pratiquées de la suite, on a obtenu la forme définitive, *qui s'est maintenue* identique dans toutes les cultures suivantes. Les mêmes phénomènes d'adaptation et de persistance de la forme prise à la suite de cette adaptation se sont manifestés pour les autres espèces étudiées, appartenant aux genres *Sterigmatocystis, Aspergillus* et *Penicillium*. […] Nous ne nous hasarderons pas à étendre à d'autres plantes que les Champignons étudiés les conclusions que nous avons formulées, nous nous contenterons d'avoir indiqué l'influence très grande du milieu sur la forme et la structure des organismes dans les cas que nous venons de signaler. » pp. 301-302.
Rabaud rapporte parfois, à titre d'arguments, certains résultats expérimentaux obtenus sur les champigons. Voir par exemple E. Rabaud, 1911, *op. cit.*, pp. 92-93. Costantin se réfère explicitement aux résultats de J. Ray : 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 18 et pp. 53-54.

[660] L. Errera, « Hérédité d'un caractère acquis chez un champignon pluricellulaire », *Bulletin de la classe des sciences de l'Académie Royale de Belgique*, 1899, 1, pp. 81-102. Ces travaux, effectués par Hunger à la demande de Errera, confirment ceux de Eschenhagen qui montraient que certains champignons pouvaient développer une accoutumance au sel, celle-ci se manifestant progressivement au cours de plusieurs cycles de reproduction asexuée. Ils on porté sur le champignon *Aspergillus niger* (*Sterigmatocystis nigra*).

parthénogenèse se transforme en une nouvelle espèce, on démontrerait du même coup qu'il y a encore d'autres agents de transformation que les processus de sélection, car la sélection ne pourrait donner naissance à cette nouvelle espèce »[661], il avait lui-même indiqué la voie de sa réfutation à ses adversaires, qui s'y engouffrèrent bien volontiers.

Figure n°20 : ***Résultats expérimentaux obtenus par J. Ray sur le champignon Sterigmatocystis alba.*** Les différentes figures montrent la transformation progressive du thalle en fonction de conditions de nutrition déterminées.
(J. Ray, « Variations des Champignons inférieurs sous l'influence du milieu », *Revue générale de Botanique*, 1897, 9, pp. 193-212, 245-259, et 282-304)

[661] A. Weismann, « La signification de la reproduction sexuelle pour la théorie de la sélection naturelle », in 1892, *op. cit.*, pp. 322-323.

Enfin, rappelons que les nombreux résultats produits par l'école pastorienne furent aussi des arguments en faveur de la persistance héréditaire des variations induites. Nous avons déjà constaté (Chapitre 1, 2.3.a.) quel parti fut tiré de l'interprétation des transformations de la virulence bactérienne. Réciproquement les faits attestant l'hérédité (même très partielle) d'une immunité acquise, comme ceux révélés par les travaux de Jean Massart, furent aussi convoqués à l'appui des conceptions néolamarckiennes durant les années 1890[662]. En cela, les principaux néolamarckiens n'eurent qu'à reprendre les interprétations générales formulées par Emile Duclaux et ses collaborateurs[663]. Par exemple, dans son livre *Le microbe et la maladie*, ce dernier affirmait sans détours l'importance de l'hérédité dans l'explication des phénomènes microbiens, et le conclut de manière explicite en étendant cette perspective à l'ensemble du monde vivant, après avoir insisté sur son rôle dans les processus immunitaires :

> « Si une cellule vaccinée diffère à un degré quelconque d'une autre cellule non vaccinée, il serait surprenant de trouver identiques les produits vivants de ces cellules, et de ne pas rencontrer là aussi, en action, cette grande force qui gouverne le monde, l'hérédité.
>
> Elle fonctionne tous les jours sous nos yeux et y produit bien d'autres merveilles. Non seulement la mère, mais le père peut transmettre à ses enfants ses facultés intellectuelles, ses qualités morales, sa ressemblance physique, même ses difformités acquises, comme dans ces curieux cobayes de M. Brown-Séquard, qui se lèguent, de génération en génération, la traduction des lésions anatomiques ou des opérations chirurgicales subies. La transmission de l'immunité n'a pas besoin d'un autre mécanisme, et à y regarder de près, du reste, la loi d'hérédité est tout simplement la loi d'évolution. »[664]

---

[662] On retiendra :
J. Massart, « Le chimiotaxisme des leucocytes et l'immunité », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1892, 6, pp. 321-327. L'auteur y traite de « l'éducation » des leucocytes.
J. Massart, J. Demoor, C. Everard, « Sur les modifications des leucocytes dans l'infection et dans l'immunisation », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1893, 7, pp. 165-212.
En conclusion, les auteurs insistent :
« Les leucocytes ont une vie des plus éphémères : ceux qui interviennent pour assurer l'immunité à l'animal réfractaire ne sont pas ceux-là qui ont été impressionnés lors de la vaccination, mais les descendants de ces derniers ; il faut en conclure que les leucocytes transmettent à leurs descendants les propriétés nouvelles qu'ils ont acquises. » p. 184
Néanmoins, ils ne pensent pas que cette transmission puisse passer la barrière de la reproduction sexuelle :
« Alors que par ses cellules sexuelles, l'animal immunisé ne transmet pas l'état réfractaire, certaines de ses cellules somatiques conservent, à travers toute une série de générations cellulaires, asexuelles, les caractères nouveaux que leur a fournis la vaccination. » p. 184
On trouve des idées équivalentes chez J. Demoor : « La question de l'hérédité des caractères acquis dans la pathologie générale », *Journal médical de Bruxelles*, 28 mai 1896, p. 14.
[663] Ce que fit Costantin : 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, pp. 67-78.
[664] E. Duclaux, *Le microbe et la maladie*, Masson, 1886, p. 196.

On constate donc que, bien qu'ayant réduit drastiquement la base empirique du néolamarckisme, les premières critiques weismanniennes ne l'annulèrent pas (en tout cas pas pour leurs partisans). Néanmoins, si tous ces résultats pouvaient à juste titre indiquer que la question n'était pas encore expérimentalement tranchée, aucun n'avait symétriquement la force de la preuve. Cette situation inconfortable fut d'ailleurs clairement reconnue par beaucoup de biologistes français, si l'on excepte le cas d'Etienne Rabaud. En 1909, Yves Delage admettait ainsi que l'examen attentif de tous ces résultats montrait objectivement que bien « peu sont probants »[665]. Deux décennies plus tard, alors que d'autres résultats avaient été produits, Maurice Caullery devait bien admettre que « malgré tous les efforts tentés depuis quarante ans, à la suite des objections de Weismann, on n'a pas réussi à mettre en évidence un fait indiscutable de cette nature »[666].

La stratégie de la preuve directe, bien qu'elle initia une quantité importante de recherches expérimentales à l'échelle de l'Europe, ne permit donc pas de résoudre rigoureusement la controverse qui opposait néolamarckiens et néodarwiniens à partir de la fin des années 1880.

Conjointement à la critique qu'il développa à l'encontre des prétendus arguments en faveur de l'hérédité de l'acquis, Weismann imposa de redéfinir ce qu'il fallait comprendre par l'expression « caractère acquis » ; il fut conduit à en proposer une définition extrêmement précise et restrictive. Au sein de sa conception globale de l'hérédité, soit sa théorie du plasma germinatif, un caractère acquis est un caractère produit par le milieu sur le soma. Dès lors, il y aura hérédité des caractères acquis si et seulement si l'action modificatrice du milieu n'opère directement que sur le soma. Dans le cas contraire, il y a simplement induction parallèle au niveau du soma et du germen, et l'hérédité de la modification est alors non décisive. Weismann put ainsi rejeter la quasi-totalité des faits que nous venons de mentionner, car dans ces expériences l'action du milieu se produit soit sur un organisme jeune (comme dans le cas des expériences sur les chenilles), soit via un agent chimique capable de modifier le germen en même temps que le soma (travaux sur les champignons par exemple). Dans les deux cas, on ne peut s'assurer qu'il n'y ait variations parallèles des plasmas somatique et germinatif. Il n'y avait donc rien d'étonnant pour Weismann à ce qu'elles soient au moins en partie héréditaires. Pire encore, tous ces résultats semblaient montrer l'hérédité de variations au mieux quelconques, voire nuisibles à l'organisme (dans le cas des mutilations). Or Weismann

[665] Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 208.
[666] M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 258.

plus que tout autre était d'abord intéressé par l'explication de l'adaptation du vivant au milieu. Il fallait donc aussi être capable de montrer expérimentalement qu'il était possible que des variations *adaptatives* se transmettent d'une génération à la suivante.

Aux alentours de 1900, ces deux conditions supplémentaires auraient donc dû réduire encore davantage l'assise empirique des biologistes partisans d'une hérédité de l'acquis. En France, il n'y avait plus guère que les expériences de Bordage sur les pêchers de la Réunion qui dès lors pouvaient espérer répondre au rigoureux cahier des charges weismannien. Mais si les premières critiques du zoologiste allemand furent acceptées par la communauté française, cette seconde salve donna lieu à une tout autre réponse. En effet, les conditions désormais demandées furent considérées comme trop restrictives[667], et, au lieu de s'y plier, les néolamarckiens français tentèrent de montrer qu'ils n'avaient pas besoin qu'un tel mécanisme existe pour que l'évolution soit explicable selon leurs propres conceptions. Cette attitude générale révèle à nouveau l'ambiguïté attachée à l'idée d'hérédité des caractères acquis. Si il ne s'agissait que d'un énoncé descriptif, assurément les réquisits weismanniens pouvaient être regardés comme inutilement restrictifs. Si par contre il s'agissait d'un mécanisme physiologique opérant à l'échelle de l'organisme individuel et permettant l'évolution adaptative, la discussion ne semblait pas devoir échapper au terrain sur lequel Weismann l'avait conduite. Indiscutablement, l'approche phénoménaliste française s'accordait mieux avec une compréhension descriptive de l'hérédité de l'acquis. Néanmoins, comme nous l'avons constaté, il y eut un glissement progressif du sens descriptif vers l'acception mécanistique, glissement qui d'un point de vue logique ne permettait plus aux biologistes français d'esquiver la problématique formulée par Weismann. Pourtant celle-ci fut bien refusée, sous couvert de sa non nécessité.

Deux textes sont exemplaires de cette prise de position face aux réquisits weismanniens. Le premier est un article publié en 1905 par J. De Meyer dans les *Archives de Biologie* et intitulé « L'hérédité des caractères acquis est-elle expérimentalement vérifiable ? »[668]. L'auteur y affirme d'abord, posture néolamarckienne classique, que le fonctionnement de l'hérédité doit permettre de comprendre les modalités de l'évolution[669] et

[667] En 1901 Costantin déclare que « nous ne suivrons pas M. Weismann sur ce terrain par trop métaphysique ». J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 25.

[668] J. De Meyer, « L'hérédité des caractères acquis est-elle expérimentalement vérifiable ? », *Archives de Biologie*, 1905, 21, pp. 605-643.

[669] « L'importance que présente l'étude approfondie de l'Hérédité pour l'explication de l'évolution et de l'état actuel du monde organisé, n'échappe plus à personne depuis les mémorables travaux de Lamarck et de Darwin. » *Ibid.*, p. 605.

qu'il n'est connaissable que par les méthodes physiologiques réductionnistes[670]. Le but de l'article est de comprendre comment « il faut instituer les expériences destinées à imposer aux organismes de vrais « caractères acquis », quelles sont les conditions indispensables auxquelles ces expériences doivent satisfaire, quelles sont les causes d'erreur à éviter »[671].

D'une grande honnêteté intellectuelle (qui fit parfois défaut à Rabaud), De Meyer, après avoir rappelé certains résultats expérimentaux classiques (ceux de Brown-Séquard, de M. Standfuss, de L. Daniel entre autres), dont les siens propres, concède qu'ils ne satisfont pas rigoureusement aux restrictions de Weismann. Rien ne permet de savoir, étant donné les protocoles expérimentaux suivis, si l'agent modificateur n'a pas eu une action parallèle sur le plasma germinatif et somatique ; soit parce que l'organisme était alors trop jeune, c'est-à-dire avant que soma et germen ne soient clairement différenciés ; soit parce que la modification a été induite par un agent capable de diffuser ou d'agir dans la totalité des protoplasmes. Partant des critiques weismanniennes, De Meyer en arrive à formuler deux précautions expérimentales nécessaires à la pertinence de tout protocole visant à interroger la réalité du processus d'hérédité de l'acquis :

> « 1° Il faudra prendre soin de ne pas expérimenter sur des individus trop jeunes et attendre que *le gonoplasme soit entièrement différentié du somatoplasme*. Il n'est en effet pas difficile de comprendre, que si on a modifié la constitution d'un organisme qui n'a pas encore séparé son protoplasme germinatif de son protoplasme somatique, les gonocytes participeront par le fait même directement aux modifications imposées, et subiront des variations que nous serons obligé – ainsi que cela ressort des définitions que nous avons données plus haut – de faire rentrer dans le cadre des caractères acquis généraux.
>
> 2° Il importera, dans le cas où l'on se servirait d'individus à plasmas bien différentiés, de n'employer comme agents de variations, que ceux-là seuls qui soient *sûrement sans effet direct sur les cellules reproductrices*. »[672]

[670] « Les désaccords qui persistent encore au sujet de certains points essentiels – par exemple au sujet de la transmissibilité des caractères acquis – résultent sans doute, de ce que ces questions ont été étudiées surtout par des systématiciens qui observent, et non par des physiologistes qui expérimentent. Ajoutons que la majorité des études a porté sur les phénomènes héréditaires des organismes supérieurs où toutes les manifestations vitales sont complexes, embrouillées et difficiles à délimiter ; puisqu'on ne s'est guère occupé des organismes inférieurs, à physiologie plus simple et plus susceptible d'être étudiée avec un minimum de causes d'erreur. » *Ibid.,* p. 605.

[671] *Ibid.*, p. 607.

[672] *Ibid.*, p. 625.

Seules les expériences testant la transmission de mutilations induites semblent, au moins à ses yeux, répondre à ces deux critères. Comme il rejette les résultats de Brown-Séquard, De Meyer convient que les résultats obtenus jusqu'ici sont favorables aux thèses de Weismann et semblent montrer la non hérédité des lésions[673]. Mais au lieu de conclure soit à l'inexistence du phénomène d'hérédité de l'acquis, soit à son inexpérimentabilité, l'auteur engage la discussion dans une troisième voie, caractéristique du néolamarckisme français, en affirmant que le processus tel que Weismann l'a défini n'est pas nécessaire pour que l'évolution organique se déroule effectivement selon les modalités néolamarckiennes. Il suffit à De Meyer que les caractères acquis généraux – par opposition aux caractères acquis somatiques, c'est-à-dire ceux définis par Weismann – soient héréditairement transmissibles pour que l'évolution devienne intelligible d'une manière néolamarckienne :

> « Mais considérée à un autre point de vue la question de savoir si une variation strictement somatique est transmissible ou non, *n'a pas, en fait, l'importance considérable qu'elle a en théorie*, puisqu'il importe d'en séparer la transmission des modifications exercées par la température, par la lumière, par la composition chimique et l'état physique du liquide où ont vécu les organismes. Or ne sont-ce pas ces modifications-là qui exercent une action prépondérante sur l'évolution des espèces, ne sont-ce pas elles qui ont en quelque sorte modelé les tout premier cytoplasmes ? Oui, sans aucun doute : si donc l'hérédité des caractères acquis a de l'importance dans l'évolution des êtres vivants, il ne nous paraît pas douteux qu'il ne s'agisse que d'hérédité des caractères acquis généraux.
>
> On peut d'ailleurs concevoir jusqu'à un certain point qu'il soit utile aux organismes que les caractères acquis somatiques ne soient pas trop facilement héréditaires. Car supposons un instant que le soma transmette aussitôt aux gonocytes toute variation que les facteurs externes lui font subir, l'organisme ne courait-il pas le risque de transmettre des variations nuisibles ? Nous pensons que oui ; si les animaux et les végétaux avaient conservé en eux des traces, même diffuses, de tous les accidents et de toutes les blessures subis par leurs ancêtres, il n'y a pas de doute que la Tératologie occuperait dans les sciences naturelles une place autrement importante que celle qui lui est actuellement dévolue. »[674]

[673] « Quoi qu'il en soit, toutes les expériences d'hérédité de mutilations satisfont aux deux conditions que doit réunir tout esssai de vérification de l'hérédité des variations somatiques, puisque dans aucune d'entre elles on n'a lésé le « germen » et que les variations ont été infligées alors que les cellules germinatives étaient bien différentiées des cellules somatiques. Elles démontrent donc la non-hérédité des traumatismes et constituent une des seules bases positives sur laquelle Weismann puisse s'appuyer. »
Ibid., p. 628.

[674] *Ibid.*, p. 641. Nous soulignons.

Ce faisant, les restrictions weismanniennes sont nettement refusées. De la même façon, dans son célèbre ouvrage sur les théories de l'évolution (1909), Yves Delage critiqua l'évolution du débat imposée par Weismann. Jugeant qu'il prenait un tour scolastique, notamment lorsque ce dernier connut une célèbre querelle avec Spencer[675] (voir ci-après), il soutenait que les restrictions imposées par Weismann avaient rendu la question expérimentalement indécidable :

> « Le débat se trouve ainsi de plus en plus circonscrit, mais circonscrit artificiellement et un peu arbitrairement ; ces restrictions [celles de Weismann] ne le rendent guère plus clair, mais entourent de difficultés presque insurmontables toute expérience qui voudrait être concluante. Comment, en effet, créer des conditions telles qu'on ne puisse classer le caractère envisagé dans aucune de ces catégories, et comment, surtout, interpréter les phénomènes qui ne sont pas provoqués par nous, mais que nous rencontrons tels quels dans la nature et au sujet desquels nous ne pouvons pas connaître toutes les conditions qui ont entouré leur origine ? »[676]

Comme De Meyer, il en conclut qu'il fallait refuser l'étroitesse des définitions weismanniennes, et que l'hérédité de l'acquis n'avait pas à être réduite à la transmission par reproduction sexuée d'un caractère adaptatif induit par le milieu exclusivement au niveau des structures somatiques[677]. Où l'on retrouve la transition entre l'idée d'hérédité des *caractères* acquis et l'idée, adoptée explicitement dès le début du XXe siècle, d'hérédité d'une *constitution* acquise (Chapitre 5, 2.).

Mais, indiscutablement, les néolamarckiens sous-estimèrent la nécessité des clarifications et restrictions weismanniennes. Celles-ci étaient rendues nécessaires par le flou originel entourant l'hérédité de l'acquis : s'agissait-il d'un énoncé à valeur descriptive ou

---

[675] « Bien d'autres exemples ont été cités encore par les deux champions de cette controverse que nous sommes loin d'avoir exposée ici complètement. Quelle est la conclusion qui peut s'en dégager ? Ni Spencer, ni Weismann n'ont remoprté une victoire réelle ; plus encore : en employant trop souvent comme argument ce mode de raisonnement : « pourquoi ne supposerait-on pas telle ou telle chose ? » Weismann a donné à la discussion le caractère d'un tournoi logique et verbal qui devait rester sans résultats. »
Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 207.

[676] *Ibid.*, p. 198.

[677] « La distinction est, dans la plupart des cas, très difficile à établir et la preuve exigée des lamarckiens difficile à faire, la dissociation des deux actions n'étant pas d'une réalisation aisée dans la pratique. Et d'ailleurs, le pourrait-on, que cela n'aurait qu'une importance toute théorique, pour les vues particulières de Weismann relatives au plasma germinatif, et ne changerait rien à la question de l'hérédité des caractères acquis considérée comme facteur de l'évolution des espèces. »
Ibid., p. 196.

d'un mécanisme physiologique ? Cette ambiguïté fut décidément centrale dans le sort du néolamarckisme français.

Une nouvelle illustration de cette indécision quant au statut de l'énoncé lamarckien s'observe dans la manière dont la théorie de la sélection germinale de Weismann fut perçue par les biologistes français. A la suite de son violent débat avec Spencer au sujet des mécanismes de la dégénérescence des organes devenus sans fonction (1893), Weismann fut en effet conduit à repenser l'*allmacht* de la sélection naturelle et en proposa une conception plus raffinée[678]. Pour résoudre les difficultés soulevées par les critiques spencériennes, il envisagea en effet que la sélection puisse agir à d'autres niveaux que le niveau darwinien classique, celui de l'organisme. Il développa notamment l'idée, entre 1895 et 1903, qu'il pouvait exister une sélection au sein du plasma germinatif, entre les déterminants[679]. Lorsqu'un organe, au cours de la phylogenèse, devenait inutile, alors ses déterminants génétiques, au cours de l'ontogenèse, étaient moins nourris (le flux nutritif étant physiologiquement détourné vers les structures actives). La lutte pour la reproduction favorisait ainsi les déterminants les mieux nourris, soit ceux des organes les plus actifs. Les organes inutiles s'atrophiaient donc de génération en génération, jusqu'à devenir des structures vestigiales. Ainsi, avec l'appoint auxiliaire de la panmixie, Weismann estimait être en mesure d'expliquer de manière rigoureusement sélective un des arguments favoris des lamarckiens, la dégénérescence des organes. Au-delà des insuffisances[680] propres et du caractère *ad-hoc* des explications de Weismann, ce qui nous intéresse en priorité est la façon dont cette transformation doctrinale fut reçue en France.

Pour beaucoup, il s'agissait déjà de noter qu'elle entérinait l'insuffisance des premières théories, ce qui apparaissait bien comme une victoire. Mais surtout, l'hypothèse de la sélection germinale fut nettement comprise comme se rattachant aux théories lamarckiennes. Le Dantec ne venait-il pas d'ailleurs de montrer comment les lois de Lamarck relevaient de processus darwiniens d'échelles cellulaire et infra-cellulaire (Chapitre 2, 2.2) ? Pour ce dernier, il était certain que les nouvelles conceptions de Weismann constituaient

---

[678] Gould propose un récit très complet de cette histoire : S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*, pp. 282-318.

[679] On trouvera une version achevée de sa conception dans A. Weismann, *The Evolution Theory*, Edward Arnold, London, 1903.

[680] Certaines furent nettement perçues par certains scientifiques français. On note chez Le Dantec :
« Je ne sais pas à quel point il est logique d'admettre que les conditions extérieures agissent de la même manière sur le déterminant qui se trouve *morphogénétiquement fonctionnel* dans le *soma* et sur le même déterminant se trouvant *en réserve* et *inactif* dans le plasma germinatif. »
F. Le Dantec, *Lamarckiens et Darwiniens*, 1899, *op. cit.*, p. 87.

« une concession très considérable aux néo-Lamarckiens »[681]. Costantin concluait lui aussi, dès 1901, que « si l'on admet que le déterminant d'un organe est plus gros parce que l'organe auquel il se rapporte est plus actif et par cela même plus nourri, on a une solution qui est du *lamarckisme pur* »[682]. Enfin, de manière quasiment identique, Delage notait en 1909 que « le mode d'alimentation aura donc une importance évidente pour le développement de l'organisme futur, et, ce qui est plus grave encore, les modifications introduites par l'alimentation seront nécessairement *héréditaires*, car, en vertu de la continuité du plasma germinatif, les déterminants faibles, vaincus et disparus chez le parent, ne pourront plus reparaître chez le descendant, le complexe entier de déterminants se transmettant tel quel. Et voilà s'introduisant dans la théorie, la notion lamarckienne de l'hérédité des caractères acquis ! »[683].

On le constate à nouveau, peu importait finalement à ces scientifiques la *façon* dont un caractère modifié pouvait se perpétuer au-delà de la cause qui l'avait fait naître. Tant que ce fait était avéré, il devait suffire à l'explication lamarckienne de l'évolution. L'acception descriptive prévalut souvent, en accord avec le positivisme propre de la biologie française. Néanmoins, comme la plupart des néolamarckiens ne s'étaient pas investis dans des recherches expérimentales sur ces questions, pas même sur la mise en évidence du fait de l'hérédité de l'acquis, rien ne permettait de penser que l'état du débat puisse évoluer de quelque manière que ce soit. Car en science, il n'existe guère que deux façons de produire des connaissances. Soit par un travail concret conduisant à l'établissement de faits nouveaux, soit par un travail abstrait aboutissant à un changement théorique fécond. C'est essentiellement cette dernière voie qui mena Weismann à énoncer sa théorie du plasma germinatif. C'est principalement par la mise en place de protocoles expérimentaux que la question de l'hérédité de l'acquis fut ensuite mise à l'épreuve à travers l'Europe. En France, il n'y eut semble-t-il ni l'un ni l'autre, ce qui ne devait pas favoriser la *progression* de ces questions.

Car la définition précise de l'hérédité des caractères acquis n'était pas simplement une question verbeuse, mais relevait légitimement d'une tentative de reconstruction et de clarification d'une notion certainement trop intuitive. En refusant de se laisser entraîner sur le terrain weismannien, c'est-à-dire celui de l'explication théorique, ils renoncèrent également à tout travail de spécification de leurs énoncés. Pire, il y eut même accentuation de l'inconsistance par cette transition de l'idée de *caractère* à celle de *constitution*, qui ne

[681] *Ibid.*, p. 87.
[682] J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 85. Nous soulignons.
[683] Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 150.

permettait plus, si tant est qu'elle l'était à un moment donné, l'explication de l'adaptation évolutive des organismes à leur milieu. Pour Delage, les conséquences furent minimes, car sa théorie des *causes actuelles* lui permettait d'expliquer l'adaptation uniquement en termes développementaux, sans avoir besoin de recourir à une adaptation cumulative réalisée au cours de la phylogenèse. Mais pour les autres néolamarckiens français, le problème s'apparentait désormais à un défi insurmontable. La part adaptative de l'évolution, pourtant principal objectif explicatif du néolamarckisme lors de sa constitution, n'était en effet plus soluble dans cette nouvelle acception de l'hérédité de l'acquis. Elle fut donc soit refusée totalement, comme le montre les écrits tardifs de Rabaud (Chapitre 9, 3.) soit expliquée grâce à un renoncement d'une importance au moins égale.

2.2 Un dernier recours, renoncer à la constance des lois de la nature[684]

A la différence de Rabaud, Maurice Caullery ne pouvait accepter que l'adaptation morphologique des organismes soit une illusion issue d'une vision anthropomorphique de la Nature. Ses travaux nombreux sur le parasitisme chez les animaux marins montraient en effet des cas incontestables d'adaptations morphologiques, assurant la réalité empirique de cette interprétation. Le cas qu'il jugeait le plus frappant fut celui de l'association entre un Copépode parasite, *Xenocoeloma brumpti*, et une Annélide, *Polycirrus arenivorus*. En septembre 1915, aidé de son ami Félix Mesnil, Caullery recueillit quelques spécimens de l'Annélide *P. arenivorus*, dans leur site privilégié de l'anse Saint-Martin. Ils remarquèrent alors que certaines annélides possédaient une longue tige cylindrique implantée vers l'arrière du corps. Ils recherchèrent systématiquement des spécimens parasités, et après une étude approfondie au microscope, notamment des étapes du développement embryonnaire, ils purent déterminer que cet étonnant parasite, inconnu jusqu'alors, était en fait un copépode, c'est-à-dire un crustacé ! Ce cas reste un des exemples les plus frappants de régression parasitaire, car le parasite emprunte une bonne partie de sa structure à l'hôte. En effet, son épithélium s'avère être un développement de celui de l'annélide, alors que son cœlome (cavité interne) n'est autre chose qu'une hernie du cœlome de cette dernière (d'où le nom donné au

[684] Une part importante des considérations exprimées ci-après a déjà fait l'objet d'une publication :
L. Loison, « La question de l'hérédité de l'acquis dans la conception transformiste de Maurice Caullery. Premières réflexions sur la spécificité de la pensée néolamarckienne française », in M. Morange et O. Perru, *Embryologie et Evolution (1880-1950), Histoire générale et figures lyonnaises*, Vrin, 2008, pp. 99-127.

copépode). Les auteurs conclurent dès 1915 qu'il s'agissait là d'un cas exceptionnel de parasitisme :

> « Le Crustacé proprement dit a perdu tout vestige de sa morphologie extérieure primitive. Il est réduit aux tissus compris entre l'ectoderme annélidien à l'extérieur et l'endothélium cœlomique également annélidien, à l'intérieur. Il est littéralement *embouti* entre ces deux parois de son hôte. Nous ne connaissons aucun cas comparable »[685].

Figure n°21 : ***Le parasite Xenocoeloma brumpti***
(M. Caullery, F. Mesnil, « *Xenocoeloma brumpti*, Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus* », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1919, 53, pp. 161-233)

Ce type d'adaptation morphologique réciproque, d'une étendue considérable, conforta Caullery dans l'idée que l'adaptation est un phénomène réel dans la nature, et qu'il ne peut s'agir là de simples coïncidences. Selon lui, « les parasites sont, plus qu'aucune catégorie d'organismes, une illustration collective et frappante de l'adaptation. Nulle part ailleurs, la structure n'apparaît avec autant de relief, comme modelée par le genre de vie et la préadaptation moins vraisemblable »[686]. Encore faut-il être capable de rendre compte des mécanismes qui entraînent ces adaptations morphologiques indéniables. Car si Caullery était

[685] M. Caullery, F. Mesnil, « Sur la structure d'un Copépode parasite (*Xenocoeloma brumpti*, n.g., n. sp.) et ses rapports avec son hôte (*Polycirrus, arenivorus* Caull.) : *C.R.Ac.Sci.*, 1915, 161, p. 710.
[686] M. Caullery, « Le parasitisme et la symbiose dans leurs rapports avec le problème de l'évolution », 1919, *op. cit.*, p. 743. Leçon d'ouverture du cours d'Evolution des êtres organisés à la Sorbonne, le 5 novembre 1919. La critique de la préadaptation renvoie aux conceptions formulées à ce moment par Lucien Cuénot, professeur de zoologie à l'université de Nancy.

persuadé, au début de sa carrière, que l'étude expérimentale de l'évolution allait conduire à la mise en évidence de la réalité du mécanisme d'hérédité des caractères acquis, l'accumulation de résultats négatifs et la critique rigoureuse et justifiée de résultats qui passaient pour soutenir cette interprétation le conduisirent à être de plus en plus sceptique.

En 1909, c'est enthousiaste qu'il clamait encore que « bien des signes aujourd'hui sont en faveur d'un retour aux idées lamarckiennes »[687]. L'année suivante, lorsque certains laboratoires commencèrent à sortir de terre, il était convaincu que le transformisme était sur le point de rentrer dans sa phase réellement expérimentale, et que le lamarckisme allait bientôt sortir renforcé de celle-ci[688]. Dès 1916, le ton apparaît plus nuancé, et Caullery parle alors du lamarckisme comme de la meilleure théorie à disposition, « sous réserve de sa vérification »[689]. Le scepticisme ira croissant, et en 1931, Caullery n'hésite pas à déclarer que la démonstration expérimentale de l'hérédité de l'acquis reste la « pierre d'achoppement »[690] du lamarckisme. D'autant plus que les seuls résultats qui apparaissaient alors comme positifs, ceux de Kammerer, étaient déjà suspects aux yeux de la communauté scientifique[691]. Caullery se retrouvait donc dans une impasse théorique. L'adaptation lui apparaissait indubitablement comme réelle, mais elle était inexplicable par le mutationnisme. Comme il ne saisissait pas le pouvoir optimisant et créateur de la sélection naturelle, elle l'était également par le néodarwinisme. Du point de vue théorique, seule l'hérédité de l'acquis lui paraissait être une explication adéquate, mais elle semblait non démontrée par l'expérimentation, et ce d'autant plus si l'on admettait les résultats de la génétique mendélienne (ce que faisait Caullery). En d'autres termes, seule la mise en évidence de mécanismes permettant un transfert du phénotype vers le génotype auraient constitué à ses yeux une explication valable de l'adaptation. Mais ceci était contredit par la totalité des résultats expérimentaux et était incompatible avec les présupposés de la génétique.

---

[687] M. Caullery, « Alfred Giard et la chaire d'Evolution des êtres organisés à la Sorbonne », *Revue Scientifique*, 1909, 12, p. 685. Leçon d'ouverture du Cours d'Evolution des êtres organisés, faite à la Faculté des Sciences le 3 novembre 1909.

[688] Par exemple : « Le lamarckisme, qui attribue les variations à l'action directe des différentes forces extérieures, est au contraire susceptible d'une étude expérimentale, parce que nous pouvons introduire ou supprimer chacune de ces forces : chaleur, froid, lumière, humidité, etc. Mais, en raison des difficultés à établir des expériences significatives, difficultés tenant au fond même de la question ou aux moyens pratiques d'exécution, cette étude expérimentale a été peu cultivée jusqu'ici ; ce n'est guère que dans ces dernières années qu'elle a été vraiment abordée, et, sans méconnaître les mérites des biologistes du dernier demi-siècle, nous pouvons, je crois, dire que nous sommes encore à l'aube du transformisme expérimental. »
M. Caullery, « L'étude … », 1910, *op. cit.*, p. 355.

[689] M. Caullery, « L'état…», 1916, *op. cit.*, p. 420.

[690] M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 249.

[691] Caullery déclare par exemple :

Cette forte tension théorique, ressentie de plus en plus intensément par Caullery, fut le moteur principal qui le poussa à écrire son ouvrage peut-être le plus important, *Le Problème de l'Evolution* (1931). Le problème dont il s'agit est évidemment celui des mécanismes par lesquels elle s'opère[692]. En fait, Caullery se retrouvait à ce moment dans le même inconfort intellectuel que Jean Rostand trente ans plus tard[693] : le néodarwinisme ne le satisfaisait pas sur le plan théorique, mais le néolamarckisme était écarté par la sanction de l'expérience.

Pour tenter de résoudre cette tension, Caullery se risqua à une hypothèse épistémologiquement coûteuse : l'évolution serait un processus fondamentalement discontinue, dont les principales étapes ont été réalisées dans un passé déjà lointain. Ce faisant, Caullery admettait renoncer à un des principaux principes scientifiques, celui de l'uniformitarisme. Les processus à l'œuvre dans la nature actuelle ne seraient plus en mesure de nous renseigner sur la manière dont l'évolution s'est réellement produite dans le passé :

> « Il n'est aucunement certain que la Nature actuelle nous permette d'assister à des changements tels que ceux qui ont assuré la diversification des groupes, ni que les facteurs entrant en jeu dans les modifications présentes, soient ceux qui l'ont permise. Certes, on peut éprouver de forts scrupules à invoquer, pour un phénomène qu'on veut ne voir relever que d'un déterminisme naturel, des conditions qui ne soient plus remplies aujourd'hui. Tout l'effort des naturalistes depuis un siècle a tendu à ramener les transformations géologiques et biologiques du passé à des phénomènes actuels. Mais, si l'analyse des conditions présentes conduit à des impossibilités, on doit bien en arriver à faire appel à des circonstances d'une nature autre que celle que nous constatons présentement. Des conclusions de ce genre comportent évidemment une part de conjecture et de spéculation. Inutile de dissimuler qu'il en est ainsi en l'état présent de la science et qu'il en sera d'ailleurs probablement toujours ainsi pour un problème tel que celui de l'Evolution. »[694]

---

[692] Le sous-titre du livre est : *Le fait de l'Evolution s'impose ; seul son mécanisme demeure incertain.*

[693] On lit par exemple :

« Pour ma part, je redirai, en terminant, qu'en dépit de mon admiration fervente pour le merveilleux observateur, pour le profond naturaliste, pour le grand homme de vérité que fut Darwin, il me semble qu'une « dédarwinisation » du transformisme serait éminemment souhaitable.

Le génie même de Darwin nous a entraînés dans une voie d'autant plus dangereuse qu'on ne voit aucun moyen de démontrer qu'elle n'est pas la bonne.

Aussi fermement, je me sens persuadé que les espèces vivantes se transformèrent au long des âges, aussi fermement je le suis que nous ignorons, en 1964, à peu près tout des causes réelles de cette évolution .

Contes de fées pour grandes personnes, lamarckisme et darwinisme ont eu leur rôle historique ; ils ont servi à imposer la vérité du transformisme, mais, comme dit fort bien Albert Vandel, nous n'avons plus besoin maintenant, pour croire à l'évolution, de l'attribuer à l'influence du milieu ou à la sélection naturelle. »

J. Rostand , « Le passé du transformisme », *Biologie et humanisme*, Gallimard, 1964, pp. 100-101.

[694] M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 240.

Constatant d'une part que les archives paléontologiques nous montrent que les principales étapes de l'évolution sont déjà très anciennes, et d'autre part que le transformisme expérimental n'a abouti à aucun résultat positif en ce qui concerne l'hérédité de l'acquis, Caullery conclut que les modalités du processus évolutif furent différentes dans le passé de celles qui sont à l'œuvre dans la nature actuelle. Il pense alors, en toute connaissance de cause, renoncer à l'uniformitarisme. Notons dès à présent qu'il maintiendra cette compréhension du processus évolutif jusqu'à la fin de sa vie. En 1946, lorsqu'il prononce un discours à l'occasion de la commémoration du bicentenaire de la naissance de Lamarck, il énonce des idées en tous points similaires à celles développées vingt ans plus tôt :

> « On peut inférer de là, je crois, que la Nature actuelle ne nous fournit pas tous les éléments nécessaires pour résoudre de façon positive et complète le problème de l'Evolution et qu'il faut supposer, pour chaque groupe, une période où sa variabilité n'était pas identique à ce que nous connaissons aujourd'hui. A des phases spéciales de cet ordre, les conceptions de Lamarck auraient peut-être trouvé leur justification ; ces phases, en quelque sorte plastiques, paraissent aboutir, plus ou moins vite, à un état stéréotypé, qui est, dans une large mesure, celui de la Nature présente. Celle-ci ne nous fournit pas, à elle seule, l'explication totale de l'Evolution. »[695]

Pour mieux saisir sa posture, il nous faut nous appuyer sur les réflexions d'un auteur qui débuta sa carrière en reconsidérant le contenu du principe d'uniformitarisme. Stephen-Jay Gould, en 1965, publia son premier article à la suite d'une sortie géologique sur le terrain durant laquelle son professeur, sous couvert du principe d'uniformitarisme, avait expliqué à ses étudiants que le dépôt qu'il leur présentait « devait être âgé d'environ onze mille ans, car il avait mesuré la vitesse actuelle de son accumulation et, par extrapolation, en avait déduit la date du début de sa formation »[696]. Convaincu qu'il commettait alors une faute de logique, S.-J.Gould s'engagea dans une réflexion sur la nature du principe d'uniformitarisme, qui se concrétisa sous la forme d'un court article, « Is uniformitarianism necesary ? »[697]. Se fondant, déjà, sur une analyse historique de la genèse de ce principe, Gould montre qu'il est nécessaire de distinguer deux significations fort différentes réunies malheureusement sous le même

[695] M. Caullery, « La place des conceptions de lamarck dans la biologie d'aujourd'hui », *Commémoration du deux-centième anniversaire de la naissance de Lamarck*, 1946, pp. 12-13. Cette commémoration aurait évidemment dû se tenir en 1944, mais fut empêchée du fait de la guerre.
[696] S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*, p. 66.
[697] S.-J. Gould., « Is uniformitarianism necessary ? », *American Journal of Science*, mars 1965, 263, pp. 223-228.

vocable. D'une part, ce principe renvoie, d'un point de vue méthodologique, à la nécessité pour la constitution de la science, de supposer la constance des lois de la nature[698]. D'autre part, il qualifie également une thèse qui comprend les changements du monde naturel comme se déroulant de manière globalement continue au cours des temps géologiques. Gould nomme ce second sens *uniformitarisme substantiel*. Il ne s'agit plus là d'un principe méthodologique mais bien plutôt d'une théorie, susceptible d'être soumise à l'épreuve des faits[699]. Evidemment, le reste de son œuvre éclairant l'importance de ce premier article, si Gould souscrit à l'uniformitarisme méthodologique, il le rejette dans son acception substantielle. En appliquant cette grille de lecture au propos de Maurice Caullery, il est possible de mieux cerner sa position, et de reconsidérer le jugement que lui-même porte sur celle-ci.

L'uniformitarisme substantiel est en effet incontestablement, aux yeux de Caullery, remis en question par les données mêmes de la paléontologie. Sur cette assise empirique, il extrapole alors du sens substantiel au sens méthodologique : comme la nature semble avoir connu une histoire discontinue, il en déduit que les lois qui en régissent le fonctionnement ont elles-mêmes varié. Dès 1916, il admettait que l'étude du présent n'est peut-être pas la clef de la compréhension du passé :

> « L'Evolution est essentiellement un processus qui appartient au passé et même à un passé extraordinairement lointain. Il est plausible qu'il se continue aujourd'hui, mais remarquons que rien n'autorise à considérer ce que nous pouvons constater à l'époque présente sur les organismes, comme suffisant à expliquer la succession de leurs états antérieurs. »[700]

A la fin de sa carrière, il concéda même que la méthodologie bernardienne, fondement du néolamarckisme français, n'était certainement pas adéquate pour l'étude des mécanismes de l'évolution. Ce revirement est rétrospectivement important, car pour la première fois depuis les années 1870, on commençait à douter, au sein du néolamarckisme français, que l'évolution soit réductible à l'étude physiologique des organismes. En 1931, il se rangea finalement à l'opinion émise par Claude Bernard, à savoir que la méthode expérimentale ne pouvait guère nous renseigner sur l'origine des formes des organismes, mais uniquement sur les modalités de leur fonctionnement :

---

[698] Henri Poincaré, dès 1913, formula une idée comparable dans un article dont nous reparlerons plus loin.
[699] « Thus, uniformitarism in the first sense – substantive uniformitarism – is a testable theory of geologic change ». S.-J. Gould, 1965, *op. cit.*, p. 224.
[700] M. Caullery, 1916, *op. cit.*, pp. 419-420.

> « Il ne faut pas, en effet, se faire trop d'illusion sur l'application de la méthode expérimentale quand il s'agit de rechercher l'origine des organismes ou leurs transformations. On pouvait, il y a un siècle, les supposer très plastiques, et ne pas mesurer toute la distance qui séparait les plus simples de la matière inorganisée. Il n'en est plus de même aujourd'hui. Si le fonctionnement vital élémentaire a été ramené d'une manière rigoureuse à un déterminisme physico-chimique dont la pleine valeur a été définitivement et radicalement établie depuis l'époque de Claude Bernard, il s'accomplit, comme le grand physiologiste l'a exprimé avec une belle lucidité, dans le cadre de formes et de structures qui échappent aux conditions présentes. »[701]

Caullery opta pour une solution radicale : la variabilité des lois de la nature. Convaincu de la réalité des adaptations morphologiques, convaincu que seul le mécanisme d'hérédité des caractères acquis puisse être à l'origine de ces adaptations, il conclut son maître-livre sur l'idée qu'il développa peu à peu entre 1916 et 1931, soit qu'il a dû exister des périodes de l'histoire de la vie où les variations phénotypiques pouvaient être incorporées au génome d'une espèce :

> « A un moment donné de l'histoire des organismes, quand se sont constitués les groupes que nous trouvons aujourd'hui à un état stéréotypé, il faut admettre que le milieu a dû avoir prise sur les structures qui se réalisaient. La condamnation absolue du lamarckisme, que l'on voit si communément formulée à l'heure présente, ne me semble donc pas justifiée. Il doit y avoir eu, dans l'histoire des divers types animaux ou végétaux, des phases où les facteurs extérieurs ont contribué à l'établissement de la constitution germinale, où des modifications phénotypiques ont été incorporées au génotype. »[702]

Mais en admettant cette discontinuité dans la marche des mécanismes évolutifs, Caullery s'écarte-il vraiment, comme lui-même le pense, de l'uniformitarisme méthodologique ? Pour mieux comprendre sa position, il nous faut lire dans le détail le vocabulaire qu'il emploie. En effet, lorsque Caullery traite cette idée d'une époque révolue durant laquelle les mécanismes néolamarckiens ont dû être opérationnels, que dit-il exactement ?

---

[701] M. Caullery, 1931, *op. cit.*, pp. 240-241.
[702] *Ibid.*, pp. 415-416.

A de nombreuses reprises, Caullery postule que ce sont les « conditions » ou bien encore les « circonstances » qui ont varié. Ces conditions ou circonstances peuvent logiquement renvoyer à deux types de système : le milieu et l'organisme. Or, quelque soit la nature du milieu dans lequel évolue un être vivant, on ne conçoit pas, *a priori*, que le fonctionnement du processus d'hérédité de l'acquis puisse être tributaire de celle-ci. En faisant référence à ces conditions, Caullery pense donc très certainement à la constitution même des êtres vivants, soit leur protoplasme.

Dès 1916, lorsqu'il commençait à douter de la réalité actuelle de l'hérédité de l'acquis, il se référa explicitement à certaines idées développées quelques années plus tôt par Félix Le Dantec[703]. Celles-ci, nous l'avons vu (Chapitre 6, 2.2.), consistaient à admettre que la capacité des organismes à varier en fonction des conditions du milieu, soit leur *plasticité*, était une fonction qui décroissait avec la complexité et la spécialisation morphologique des êtres vivants. Au fur et à mesure de l'évolution morphologique des structures, le protoplasme connaissait une évolution de sa plasticité potentielle, calquée sur l'évolution thermodynamique de l'univers, et tendant de manière asymptotique vers une stabilité aussi totale qu'inéluctable.

Il ne fait donc guère de doute que les conditions auxquelles Caullery se réfèrent sont celles liées à la composition moléculaire du protoplasme des êtres vivants. Et si l'hérédité de l'acquis n'est plus un mécanisme effectif dans la nature actuelle, c'est parce que la chimie des protoplasmes actuels ne le permet plus. Ce mécanisme apparaît dès lors non pas comme une loi *en-soi* de la nature, mais bien plutôt, pour reprendre la terminologie de Henri Poincaré[704], comme une simple « résultante » dépendant de « lois moléculaires » et de « l'agencement des molécules ». Ce qui change, c'est donc la loi « apparente » d'hérédité des caractères acquis, mais si elle évolue, c'est parce que la loi moléculaire applicable au protoplasme et qui entraîne une diminution de sa plasticité est elle-même pensée comme constante. Ainsi, ce n'est qu'en apparence que Caullery semble renoncer à l'uniformitarisme méthodologique. En

[703] « En ce qui concerne les organismes, les conditions de leur variabilité n'ont vraisemblablement pas été les mêmes à toutes les périodes. […] Le Dantec, dans la forme théorique qu'il affectionne et envisageant seulement les données fondamentales du problème, a essayé de concilier les faits avec la doctrine Lamarckienne dans son livre sur *La stabilité de la vie*. Pour les transformations des organismes, comme pour celles de la matière brute, tout changement serait le passage d'un état moins stable à un état plus stable. Les divers organismes, après avoir beaucoup et rapidement varié, seraient donc peut-être, dans le monde actuel, à un état de constance très stable, au moins la plupart d'entre eux. Je me borne pour le moment à cette suggestion. »
M. Caullery, 1916, *op. cit.*, p. 422.

[704] L'explicitation de la posture de M. Caullery a été facilitée par la lecture d'un article de Henri Poincaré dans lequel il discute en profondeur de la possibilité d'une évolution des lois de la nature :
H. Poincaré, « L'évolution des lois », in *Philosophie des sciences,* textes réunis par S. Laugier et P. Wagner, Vrin, 2004, pp. 106-125. Voir surtout les idées de la page 121. Article publié la première fois en 1911 (*Scientia*).

fait, comme il pense que ce qui varie, c'est la composition chimique du protoplasme (les « circonstances »), et que cette variation est-elle même régie par une loi constante (référence aux idées de Le Dantec), alors, ses spéculations ne sortent pas du cadre de l'uniformitarisme méthodologique, quoique il en dise par ailleurs.

Il peut à première vue sembler que ce dernier point, longuement discuté ici, est finalement accessoire : après tout, que la posture de Maurice Caullery corresponde ou non à un renoncement à l'uniformitarisme méthodologique, quelle importance pour l'historien des sciences? Selon nous, l'importance est de taille. Saisir que Caullery lui-même ne comprend pas totalement les implications de son positionnement théorique, c'est à nouveau expliciter l'incertitude épistémologique attachée au statut de l'hérédité des caractères acquis. Est-ce un mécanisme physiologique ou une loi macroévolutive descriptive ? L'ambiguïté demeura intacte dans la pensée biologique française.

3. Plasticité *versus* hérédité : une contradiction indépassable

Pour Lamarck, le principal moteur de l'évolution des corps organisés, chez les animaux au moins, est la propriété auto-complexifiante qui caractérise le vivant, dès les premiers stades de l'animalité. L'organisation de la matière entraîne le jeu actuel des lois physiques à améliorer cette organisation, qui canalisera d'autant mieux le mouvement des fluides physiques, et ainsi de suite. Le rapport du vivant à son milieu est donc d'abord un rapport d'excitation élaborative, le milieu stimulant la construction du vivant. C'est seulement dans un deuxième temps, chronologiquement et hiérarchiquement, que le milieu joue aussi le rôle d'entité modelante, induisant directement ou indirectement l'adaptation du vivant.

De ces deux moteurs, d'importance inégale, seul le second fut retenu par le néolamarckisme français. Cette déformation de la théorie de Lamarck ne tient pas prioritairement à une lecture biaisée de ses textes, dans le sens où les néolamarckiens français ne sont pas partis de Lamarck, mais l'ont plutôt retrouvé. Leur point de départ fut une tentative d'extension de la physiologie bernardienne, ce qui les conduisit à réduire l'évolution au constat expérimentalement attesté de l'action directe du milieu sur la structure des êtres vivants. Or, car Lamarck favorisa le malentendu, ne lit-on pas dans *La philosophie zoologique* sous la forme bien spécifiée de deux *lois* que :

> « Première Loi.
> Dans tout animal qui n'a point dépassé le terme de ses développements, l'emploi plus fréquent et soutenu d'un organe quelconque, fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit, et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi ; tandis que le défaut constant d'usage de cet organe, l'affoiblit insensiblement, le détériore, diminue progressivement ses facultés, et finit par le faire disparoître.
> Deuxième Loi.
> Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis longtemps exposée, et, par conséquence, par l'influence prédominant de tel organe, ou par celle d'un défaut constant d'usage de telle partie ; elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, pourvu que les changements acquis soient communs aux deux sexes, ou à ceux qui ont produit ces nouveaux individus. »[705]

Rien n'est dit dans ce passage de la propriété auto-élaboratrice du vivant. Il n'en fallut pas davantage pour que les néolamarckiens, lisant rapidement Lamarck[706], ne voient dans ces deux lois l'équivalent de leur conception structurée autour des notions de plasticité (Première loi) et d'hérédité (Deuxième loi). D'autant plus que leurs lectures se firent très certainement dans l'édition de 1873, où Ch. Martins, dans sa préface, avait déjà trahi la pensée de Lamarck. Il est d'ailleurs significatif que le meilleur connaisseur du corpus lamarckien, Edmond Perrier[707], fut aussi celui qui élabora le transformisme le plus proche de la théorie de Lamarck, puisqu'il ne renonça pas, ou du moins essaya de ne pas renoncer, à l'explication de l'évolution complexifiante.

Mais amputé de son mécanisme principal, le transformisme lamarckien peine à trouver une cohérence. D'une part, nous l'avons vu, parce que l'adaptativité de la réponse organique face aux contraintes du milieu devient difficilement explicable (Chapitre 2, 3.). D'autre part, et c'est ce qui nous intéresse ici, parce que l'absence d'un déterminisme prédominant (la propriété auto-complexifiante des corps organisés) laisse le vivant dans l'incertitude à mi-chemin entre deux déterminismes hiérarchiquement équivalents ; l'un d'origine externe, c'est

[705] Lamarck, 1809, *op. cit.*, p. 235.
[706] Par là nous souscrivons totalement à l'idée de P. Corsi selon laquelle Lamarck fut victime de lectures rarement fidèles. P. Corsi, 2001, *op. cit.*, p. 253 et p. 284.
[707] La plupart des néolamarckiens français n'ont certainement lu de Lamarck que la *Philosophie zoologique*. Perrier eut une lecture beaucoup plus complète de l'œuvre, comme le montre les textes qu'il consacra à l'illustre biologiste. Il suffit de lire la biographie scientifique qu'il consacra à Lamarck pour s'en convaincre :
E. Perrier, *Lamarck*, Payot, 1925 (ouvrage publié de manière posthume par son frère, Rémy Perrier, professeur à la Faculté des Sciences de Paris).

celui exercé par la structure abiotique du milieu ; l'autre d'origine interne, c'est la composition chimique du protoplasme, soit l'hérédité propre de l'organisme. Car dénaturé de la sorte, l'énoncé (néo)lamarckien revêt une forme proche de l'auto-contradiction. En effet, d'un côté l'action du milieu devrait être capable de modeler le vivant (le déterminisme externe l'emporte alors sur le déterminisme interne), et de l'autre celle-ci pourrait être perpétuée par hérédité (le déterminisme interne l'emporte alors sur le déterminisme externe).

3.1 Lankester, un critique avisé

Edwin Ray Lankester (1847-1929), zoologiste et embryologiste anglais de grand renom, fut un des principaux acteurs du débat sur l'évolution que Darwin rouvrit en Angleterre par la publication de *L'Origine des espèces* en 1859[708]. Opposant farouche aux thèses (néo)lamarckiennes, et notamment à l'idée non discriminante à ses yeux de *caractère acquis*, il publia en 1894 dans la revue *Nature* un bref texte dans lequel il souligne l'ambiguïté interne attachée au mécanisme d'hérédité des caractères acquis.

Considérant d'abord la plasticité des organismes, Lakester dresse un bilan du programme expérimental néolamarckien et admet sa réussite. Il semble en effet possible, dans bien des cas, de modifier profondément la structure et la morphologie d'un organisme en faisant varier les paramètres abiotiques du milieu. On lit :

> « Les conditions normales de l'environnement ont pendant plusieurs milliers de générations modelé les individus d'une espèce donnée, et déterminé comment chaque individu se développait et grandissait en fonctions de ces conditions (caractères) ; cependant, comme Lamarck nous l'a expliqué, et comme nous le savons, il y a dans chaque individu formé une potentialité qui n'a pas été éteinte. Changeons les conditions normales de l'espèce dans le cas d'un individu encore juvénile, en le retirant du lieu où depuis des milliers de générations ses ancêtres avaient répondu de manière parfaitement définie aux conditions normales et définies de l'environnement ;

[708] Il fut l'élève de Thomas Huxley et se lia d'amitié avec Haeckel. Il développa activement la biologie marine en Angleterre (via notamment le laboratoire de Plymouth) dont il avait compris le grand intérêt par sa fréquentation assidue, dès le début des années 1870, de la station zoologique de Naples. S'il fut très influencé par la morphologie allemande (par Haeckel et Gegenbaur notamment), il refusa cependant, à l'inverse de Haeckel, de souscrire à la possibilité d'une hérédité des caractères acquis.
Voir notamment :
Gavin de Beer , « Lankester Edwin Ray », *Dictionary of Scientific Biography,* 1973, VIII, pp. 26-27.
Mario di Gregorio, « Lankester Edwin Ray », *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 2573-2575.

> réduisons l'apport quotidien ou saisonnier de radiation lumineuse à laquelle l'individu est exposée **[comme dans les expériences de Bonnier]** ; ou enlevons la vapeur d'eau contenue dans l'atmosphère [comme dans les expériences de Costantin] ; ou altérons la composition chimique des nutriments disponibles **[comme dans les expériences sur les champignons]** […] ; et (comme Lamarck souhaitait nous le faire observer), en dépit de la longue habitude des conditions normales spécifiques, le potentiel congénital inné se dévoile. L'individu, soumis à de nouvelles conditions environnementales, montre de *nouveaux* caractères dans les parties de sa structure concernée, caractères nouveaux ou « acquis ». »[709]

Mais cette réussite est pour lui une victoire à la Pyrrhus, car elle nécessite de contredire la seconde loi de Lamarck, soit la capacité pour le vivant de rendre héréditaire les variations induites :

> « Ce que Lamarck nous demande ensuite d'accepter, sa « seconde loi », semble non seulement manquer de support expérimental, mais aussi être incohérente avec ce qui vient juste de la précéder. […] Etant donné que les anciens caractères […] n'ont pu être fixés et ne sont pas devenus congénitaux bien que plusieurs milliers de générations successives d'individus les ont développés en réponse à l'environnement, mais ont au contraire laissé leur place à de nouveaux caractères quand de nouvelles conditions ont été imposées aux individus (la première loi de Lamarck), pourquoi devrions-nous supposer que les nouveaux caractères sont susceptibles d'être fixés après un temps d'existence beaucoup plus bref, ce qui reviendrait à échapper à l'opération de la première loi ? »[710]

Nous ne tombons donc pas dans le pur examen rétrospectif lorsque nous voyons une contradiction interne propre au doublet plasticité/hérédité. A l'époque déjà, certains critiques rigoureux avaient saisi l'incohérence qu'il y avait à prétendre que le milieu pouvait modifier les organismes, et qu'en même temps il était incapable de modifier les modifications précédentes. A la suite de Lankester, Edward B. Poulton, convenait qu'il existait « un antagonisme mutuel entre les deux lois de Lamarck. La première assume qu'une histoire passée, d'une durée indéfinie, est incapable de créer un biais par lequel le présent pourrait être contrôlé ; tandis que la seconde assume qu'une brève histoire présente peut facilement

[709] E. Ray Lankester, « Acquired Characters », *Nature*, November 29, 1894, p. 102. Nous traduisons.
[710] *Idem.* Nous traduisons.

produire un biais pour contrôler le futur »[711]. Notons qu'en France également, certains avaient relevé cette contradiction interne propre à l'explication lamarckienne. Nous avons retrouvé ce type de critique chez un auteur au moins, Lucien Cuénot. Celui-ci, sans faire référence ni à Lankester ni à Poulton, déclarait en 1911 :

> « Enfin, une simple raison de logique empêche absolument d'admettre la possibilité même de la transmission : un caractère qu'on arrive à modifier par un changement des conditions de milieu (reproduction des Salamandres, couleurs des Papillons, etc.) était lui-même acquis ; or, on a pu le modifier, c'est-à-dire qu'il n'était pas fixé héréditairement. Et puisque ce caractère acquis des parents n'était pas héréditaire, il est invraisemblable que le nouveau caractère acquis des descendants le puisse être. »[712]

Cependant, d'aucuns pourraient arguer que la critique rapidement dressée par Lankester ou Cuénot n'est pas totalement juste avec les idées (néo)lamarckiennes. Car Lamarck, en cela plus vigilant que beaucoup de ses successeurs autoproclamés, avait particulièrement insisté sur le fait que la modification des organismes, pour qu'elle puisse prétendre à être perpétuée, devait être modelée pendant un temps d'autant plus long que leur hérédité était plus ancienne. Rappelons que pour que la variation devienne héréditaire, il faut que la race soit « depuis longtemps exposée » aux nouvelles conditions. Cette simplification fut à l'époque l'occasion d'une réponse critique de la part de J. T. Cunningham[713], biologiste anglais partisan de ce type d'hérédité flexible. Mais ne nous y trompons pas, quoique fondée, cette critique ne retire rien à la perspicacité de l'analyse de Lankester. Car si l'on prend en compte le paramètre de la durée de l'influence du milieu, en supposant que la postérité de son action est proportionnée à celle-ci, alors on en arrive à conclure que l'évolution est un processus désormais presque impossible, puisque les organismes actuels ont derrière eux une histoire évolutive longue de plusieurs centaines de millions d'années. Où l'on retrouve exactement le positionnement théorique de Caullery, signe que si cette contradiction n'était

---

[711] E. B. Poulton, « Acquired Characters », *Nature*, December 6, 1894, p. 127. Nous traduisons.
[712] L. Cuénot, 1911, *op. cit.*, pp. 188-189.
[713] « Néanmoins, il me semble que la seconde loi de Lamarck ne stipule pas qu'un caractère acquis par des individus *pour la première fois* devient héréditaire […]. La loi expose que la nature préserve par la génération ce qui a été acquis par les individus sous l'influence de circonstances auxquelles *leur race* a été longtemps exposée : *pas* sous l'influence de circonstances auxquelles ils ont été seuls exposés dans leur propre existence individuelle. »
J. T. Cunningham, « Acquired Characters », *Nature*, December 6, 1894, p. 126. Nous traduisons.

pas clairement ni perçue ni explicitée, ses conséquences faisaient néanmoins tension dans le néolamarckisme français.

3.2 Le poids du passé face au déterminsme du présent : expliquer l'identité ou expliquer la variation ?

Les notions d'hérédité et de plasticité furent donc l'une par rapport à l'autre dans un rapport complexe de complémentarité/contradiction. La plasticité des organismes était d'autant plus grande que leur hérédité était faible, et réciproquement. Toute la difficulté résidait dans l'appréciation relative des deux déterminismes, celui exercé par le milieu extérieur et celui exercé par la composition chimique des protoplasmes.

La plupart des biologistes français restèrent dans une position indécise et inconfortable, hésitant sans cesse entre les deux termes de l'alternative. L'absence de hiérarchie causale dans ce schéma explicatif rendait problématique le développement cohérent du doublet plasticité/hérédité. Ainsi, bien qu'il produisît de nombreux résultats montrant l'étonnante plasticité des végétaux, Costantin fut le premier à reconnaître que certains caractères résistent à tout type de stimulation environnementale. En ce qui les concerne, il fallait bien admettre que « l'hérédité ancestrale est plus forte que le milieu »[714], et que dans ces cas-là, le déterminisme interne prenait le dessus sur le déterminisme externe. C'est également pour tenter d'expliquer cette stabilité actuelle du vivant que Le Dantec, à la suite de Giard, proposa sa théorie thermodynamicienne de la plasticité protoplasmique. Idée qui fut développée de façon extrême, nous l'avons vu, par Maurice Caullery dès la fin des années 1910. Toute l'histoire du néolamarckisme français peut en fait être lue comme une longue suite d'illustrations de cette irrésolution fondatrice et limitante entre l'idée d'une évolution dominée par le déterminisme actuel du milieu (plasticité) ou par son action passée (hérédité). Ces deux notions étant inarticulables, ces biologistes eurent beau remettre mille fois sur le métier leurs tentatives explicatives, ils ne parvinrent jamais à produire une idée capable de les faire sortir de l'impasse théorique dans laquelle ils se débattaient. De manière illustrative, on lit parfois dans la même phrase cette contradiction indépassable. Par exemple, Rabaud explique en 1919 que la variation héréditaire ne peut se définir que par sa capacité à perdurer au-delà de la cause environnementale qui l'a engendrée, mais qu'en même temps, il est

[714] J. Costantin, « L'évolution. Problèmes aquatiques et montagnards », *Annales des Sciences naturelles*, *série botanique et zoologie*, 1931, 13, p. 4.

impensable que le milieu ne puisse pas retentir sur l'organisme et donc modifier également cette variation. Ce qui revient à dire qu'une variation héréditaire est en théorie *impensable*. On lit :

> « Ce qui caractérise la variation héréditaire, c'est de persister en dehors de l'interaction qui l'a fait naître ; mais elle ne persiste pas nécessairement et demeure constamment dominée par les interactions qui se succèdent ; elle est donc, à tout instant, fonction du milieu. »[715]

Et pourtant, Rabaud fut à d'autres moments particulièrement lucide sur la nécessité de ne pas dénier tout pouvoir à l'hérédité, sous peine de rendre impossible une évolution cumulative. Ainsi en 1934 publia-t-il un article, intitulé de manière provocatrice « Le monde vivant sans hérédité »[716], dans lequel il posait explicitement le problème du poids respectif de la variabilité et de la continuité dans l'évolution des espèces. Si l'hérédité n'existait pas, alors :

> « la nature des matériaux ingérés et l'influence des conditions ambiantes jouant le premier rôle, les formes se succéderaient, se dégageant matériellement les unes des autres ; mais elles ne se ressembleraient que dans la mesure où les facteurs externes demeureraient comparable à eux-mêmes. La plasticité foncière de la matière vivante rendant toute variation constitutionnelle essentiellement individuelle, le moindre changement extérieur d'amplitude un peu marqué entraînerait une modification de la constitution et de l'aspect des descendants, qui ne rappellerait que de loin, ou ne rappellerait même pas la constitution et l'aspect des ascendants : et cette succession d'organismes dissemblables donnerait l'impression d'un chaos véritable. »[717]

Cet état de schizophrénie théorique montre à quel point les termes du débat furent mal posés, et d'abord parce qu'ils le furent sur le terrain de la physiologie du protoplasme. Cette hésitation indépassable fut même théorisée dès la fin des années 1890 sous la forme d'une notion encore plus floue que celles de plasticité ou d'hérédité, celle d' « équilibre ». A nouveau, on chercherait en vain dans la littérature néolamarckienne la trace d'une définition

[715] E. Rabaud, 1919, *op. cit.*, p. 270.
[716] E. Rabaud, « Le monde vivant sans hérédité », *Revue Philosophique de la France et de l'Etranger*, 1934, 117, pp. 39-49.
[717] *Ibid.*, p. 45.

consistante de ce terme[718], que l'on trouve néanmoins de manière récurrente chez ces auteurs, surtout durant la seconde phase de notre histoire. Sa présence illustre bien que la tension entre les deux déterminismes hiérarchiquement équivalents était nettement ressentie à défaut d'être clairement explicitée. Indiquer que l'organisme vivant est en état d'équilibre[719], c'est en effet admettre que ces caractéristiques sont, à tous moments, susceptibles de se modifier si l'une des deux forces dont il est le point d'application (celle émanant du milieu) venait à surpasser l'autre (celle de l'hérédité).

Par ailleurs, l'équilibre qui peut s'installer entre un vivant et son milieu nécessite que les composantes physico-chimiques de celui-ci retentissent pendant un temps plus ou moins long sur la structure protoplasmique de celui-là. Cette idée d'une durée minimale nécessaire à l'atteinte d'un équilibre physiologique conduisit le néolamarckisme français à utiliser le principe de sélection dans un sens particulier, qui révèle nettement le fonds théorique de cette pensée. En effet, dès la constitution de ce mouvement, on lit chez ces biologistes des passages qui montrent clairement que la sélection naturelle, parce qu'elle est comprise comme l'élimination par mortalité des inaptes, conduit au bout d'un certain temps à la *fixation* des caractères acquis. Cette fixation est évidemment sans rapport avec le concept moderne lié au contexte de la génétique des populations, mais renvoie au contraire à l'idée d'une durée minimale d'action du milieu en deçà de laquelle la variation induite ne peut se perpétuer simplement par hérédité. De façon exemplaire, on lit dès 1881 chez Perrier :

> « Voilà donc bien des faits acquis : les espèces varient ; leurs variations se transmettent par voie d'hérédité ; la lutte pour l'existence fait disparaître les variations inutiles ou désavantageuses ; un petit nombre de variations sont donc choisies pour se perpétuer, fixées par l'accumulation des générations, et caractérisent d'abord des *variétés* et des *races*, puis des *espèces*. »[720]

On retrouve très souvent cette idée, dans les pages néolamarckiennes, que *la sélection naturelle fixe la variation*, car elle entraîne sa conservation durant un temps suffisant pour

---

[718] C'est peut-être Le Dantec qui fut le plus proche d'en formuler une, lorsqu'il observait dès 1895 que « le plastide à l'état de vie élémentaire manifestée est alors dans un état d'équilibre mobile provenant de ce que le résultat de l'*ensemble* des réactions dont il est le siège est de ne pas altérer, en définitive, sa composition générale, autrement dit, de le laisser semblable à lui-même. »
F. Le Dantec, 1895, *La matière…*, *op. cit.*, p. 39.

[719] On peut lire chez Le Dantec :
« Tous les phénomènes de la biologie se réduisent à des établissements d'équilibre, […] entre les mécanismes vivants et les phénomènes extérieurs. »
F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, p. 155.

[720] E. Perrier, 1881, *op. cit.*, p. 27.

qu'elle finisse par devenir héréditaire[721]. Si le temps est d'une durée « suffisante », sans qu'il soit jamais fait état d'un indicateur quantitatif, l'évolution semble sur le point de s'arrêter car l'hérédité devient « ancestrale », c'est-à-dire toute puissante. Où l'on retrouve les thèses de Le Dantec et Caullery, qui ne sont donc que deux illustrations différentes d'un positionnement théorique qui donne la primauté au déterminisme interne sur le déterminisme externe. D'une façon générale, depuis la fin des années 1870 jusqu'au début des années 1940 la tendance fut à une reconsidération de la puissance de l'hérédité au détriment de la plasticité des êtres vivants[722].

Dès lors, pour qu'une évolution soit possible il était nécessaire soit d'imaginer que l'action du milieu puisse faire sentir ses effets durant un temps très long, soit de penser qu'une action très intense de l'environnement sur l'organisme permettrait de vaincre cette hérédité ancestrale. Comme la première hypothèse ne pouvait conduire à aucun test empirique positif, seule la seconde connut des développements au sein du néolamarckisme français. Ceux-ci furent essentiellement l'œuvre d'un botaniste, élève de Costantin, Louis Blaringhem (1878-1958).

Ce dernier, professeur à la Sorbonne entre 1930 et 1949, bien qu'il fût un des acteurs principaux de l'introduction du mendélisme en France[723], fut à bien des égards le dépositaire de l'esprit du néolamarckisme français. Frayant les voies ouvertes par ses maîtres, Giard et Costantin, il marqua nettement, dès le début de sa carrière universitaire, les orientations matérialiste, physicaliste et déterministe de ses travaux de physiologie expérimentale[724]. Il

---

[721] Chez Giard :
« L'importance de la sélection pour la fixation des caractères acquis est tellement manifeste que les vues de Darwin furent accueillies aussitôt avec une extrême faveur par les naturalistes dégagés de toute prévention extra-scientifique. »
A. Giard, « Les facteurs… », 1904, *op. cit.*, p. 119.
Chez Le Dantec :
« Dans tous les cas, en résumé, la sélection naturelle intervient indubitablement pour fixer les caractères utiles, mais souvent il faut faire intervenir l'explication lamarckienne pour comprendre l'apparition même de ces caractères. »
F. Le Dantec, 1899, *op. cit.*, pp. 151-152.

[722] Cela semble aussi être le jugement que proposa Rabaud en 1934 :
« Donnant à l'idée lamarckienne une forme simpliste, les naturalistes de la fin du XIXe siècle [Bonnier ? Costantin ?] accordaient à la substance vivante une extrême plasticité, et telle que cette substance subirait, sans réagir, l'action modelante des influences externes. »
E. Rabaud, 1934, *op. cit.*, pp. 41-42.

[723] C'est essentiellement cet aspect que les travaux de Marion Thomas ont éclairé (2004, *op. cit.*)

[724] Par exemple, on lit dès 1911, lorsqu'il fit un premier bilan de ses recherches :
« Les travaux de M. Blaringhem, malgré leur diversité apparente, sont étroitement groupés autour d'une idée directrice : *l'étude expérimentale des problèmes de l'évolution et de la descendance.*

Elève de Giard, de M. Costantin et de M. H. de Vries, M. Blaringhem s'efforce de continuer l'œuvre de ses maîtres, à la fois, par ses recherches personnelles, par l'enseignement qu'il donne à la Sorbonne, par la vulgarisation des découvertes biologiques les plus récentes. […] Les progrès remarquables de la Physique et de

travailla, souvent avec succès, dans de nombreux domaines de la biologie végétale, mais seuls ses travaux sur le maïs « dégénéré » nous intéresseront ici.

Il s'agit là de ses premières recherches, dont l'audience dans la communauté scientifique française lui assura une carrière académique sans heurts[725]. Au moment où le jeune Blaringhem était étudiant à la rue d'Ulm, Hugo de Vries soumettait à la communauté scientifique occidentale sa théorie des mutations. Blaringhem, à l'inverse de beaucoup de néolamarckiens français (au premier rang desquels Le Dantec puis Rabaud) ne fut pas choqué par les propositions du botaniste hollandais et ne pensait pas que ses conceptions ouvraient une période de crise pour la doctrine du transformisme[726]. Néanmoins, il trouvait insatisfaisante la manière dont celui-ci mettait de côté le déterminisme du milieu, et entreprit donc ses premiers travaux dans l'optique explicite de montrer que les mutations trouvaient leur origine dans certains facteurs de l'environnement[727].

Très vite, il pensa pouvoir trouver dans l'étude du maïs un terrain expérimental lui permettant d'asseoir ses conceptions. Sa très bonne connaissance des procédés de

---

la Chimie générale dans le cours du XIXe siècle ont poussé l'esprit humain à chercher dans les êtres vivants les caractères communs à la matière brute et à la matière organisée. Ils nous ont conduit à envisager la Botanique, la Zoologie, la Géologie, l'Anthropologie, non plus comme des sciences particulières bien délimitées et indépendantes, avec leurs méthodes et leurs règles, mais comme des sciences dont le perfectionnement doit être calqué sur celui des Sciences physiques au sens large du mot.

La Physique proprement dite s'occupe des transformations continues de la matière et l'étude de la transformation continue de la matière vivante est le principal objet des sciences de l'Evolution. Dans cet ordre d'idées, l'état actuel de la matière (brute ou vivante) n'a qu'une importance secondaire ; la forme, l'état, les qualités physiques ou apparentes ne sont que l'image des agents cosmiques, lumière, chaleur, air, humidité qui modifient tous les corps. L'évolution de la matière vivante sous l'influence directe du milieu est un problème du même ordre que celui de la transformation des corps solides en liquides ou en gaz. Il est donc permis de classer, parmi les physiciens de la nature, les savants qui acceptent avec Lamarck l'hypothèse de la transformation lente, graduée et indéfinie des formes vivantes ; »

L. Blarighem, *Notice sur les travaux scientifiques de M. Louis Blaringhem*, Paris, 1911, pp. 13-15.

[725] Dans un supplément au rapport manuscrit que Costantin établit lors de la candidature de Blaringhem à l'Académie des Sciences, celui-ci note :

« En soumettant [le maïs] à des actions brutales (section, torsion, pression, etc.), il a vu le panicule mâle terminale se modifier et donner des fleurs femelles qui produisaient des graines. Cette transformation monstrueuse est d'autant plus intense que la mutilation est plus forte, et il y a un parallélisme entre la variation d'intensité des mutilations et les monstruosités apparues. Les expériences en grand ont montré qu'elles pouvaient se produire dans 75 pour cent des pieds ; elles sont d'ailleurs accompagnées de la fasciation de l'axe. La relation de cause à effet est éclatante. Tel est le travail qui a servi de thèse à M. Blaringhem. »

J. Costantin, *supplément au rapport manuscrit,* 11 juin 1928, Archives de l'Académie des sciences, pp. 5-6.

[726] Allusion à l'ouvrage de Le Dantec, *La crise du transformisme*. Blaringhem contribua à l'introduction de la pensée de de Vries en France en traduisant dès 1909 son ouvrage principal : H. de Vries, *Espèces et variétés : leur naissance par mutation*.

[727] « De Vries a insisté longuement sur la périodicité des mutations, sur l'indépendance des mutations et du milieu extérieur ; tout mon effort porte à faire prévaloir une opinion contraire. Les preuves réunies en faveur de la possibilité de modifier artificiellement l'hérédité des animaux et des plantes sont, pour la plupart, favorables à la théorie de la variation brusque des caractères de variétés, d'espèces ou de genres ; mais elles établissent aussi que les changements résultent de l'intervention active des agents externes, des *facteurs primaires de l'évolution*, selon l'expression de Giard. »

L. Blaringhem, *Les transformations brusques des êtres vivants*, Paris, Flammarion, 1911, pp. 2-3.

l'agriculture (son père et son grand-père étaient agriculteurs[728]) ainsi qu'un sens aiguisé de l'observation le conduisirent à constater que certains pieds de cette espèce cultivée présente des malformations marquées, et que en général ces pieds sont disposés à la périphérie des champs. Dès 1902, lorsqu'il publia son premier article, il émit l'hypothèse d'une action traumatique qui serait la cause de la survenue de ces monstruosités[729].

Il consacra les années qui suivirent à l'élucidation expérimentale du déterminisme de ces mutations. En appliquant à de jeunes plants différents traitements mécaniques (section transversale de la tige – section longitudinale de la tige – torsion de la tige), il parvint à produire de très nombreux variants. L'approche statistique qu'il développa ne laissait guère de doute : les mutilations infligées étaient bien la cause des modifications observées[730].

---

[728] Cf. Raoul Combes, *Notice nécrologique sur Louis Blaringhem*, Dossier personnel, Archives de l'Académie des sciences.

[729] « L'absence complète de traces de parasites végétaux ou animaux, aussi bien sur l'appareil aérien que sur les racines, la germination possible des graines obtenues m'empêchent d'y reconnaître une coecidie florale. La localisation des pieds dégénérés sur le bord des parcelles m'amena à cette conviction que la *cause de l'anomalie est un traumatisme* qui peut avoir deux conséquences. Si les pieds de maïs sont serrés, bien développés, la plante lésée est étouffée et meurt. Si le maïs est clairsemé, la plante résiste, donne quelques tiges grêles de taille médiocre, les épis femelles avortent ou sont peu nombreux, les grappes de fleurs mâles présentent les déformations indiquées. »
L. Blaringhem, « Remarques sur du Maïs tératologique, dit « Maïs dégénéré » », *C.R.Ac.Sci.*, 1902, 54, 2, p. 1488.

[730] « L'épreuve de la méthode faite sur des végétaux sauvages et cultivés, appartenant aux genres, aux familles, aux embranchements les plus distincts, me permet d'affirmer la généralité de l'action des traumatismes comme cause déterminante de l' « affolement ». Les caractères spécifiques les mieux définis sont modifiés par des mutilations appropriées, et cette qualité distingue les traumatismes des la plupart des autres facteurs connus de la variation. »
L. Blaringhem, *Mutations et traumatismes,* publication du *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1907, p. 224.

Figure n°22 : ***Exemples de modifications induites chez le maïs par mutilation***
(L. Blaringhem, *Mutations et traumatismes*, publication du *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1907)

L'interprétation que Blaringhem proposa nécessite plusieurs remarques et approfondissements. Tout d'abord, il montra, point sur lequel il revint plusieurs fois avec insistance, que l'*ampleur* de la mutation était proportionnée à l'*intensité* du traumatisme ; signe qu'il était effectivement possible de vaincre l'ancestralité de l'hérédité par l'application d'un traitement suffisamment intense. Ainsi, il pensait compléter les thèses de de Vries en montrant que l'entrée d'un organisme dans une période de mutabilité pouvait être directement causée par le milieu extérieur[731], conclusion qui fut d'ailleurs très vite reprise par ses

[731] « *Les mutilations violentes constituent un moyen général et commode de provoquer la Mutabilité* de lignées de plantes parfaitement stables jusque là. »
Ibid., p. 227.

maîtres[732]. Du fait des mutilations violentes, l'équilibre de l'organisme était rompu, ce qui entraînait « l'affolement de la plante ». Cette expression tient son origine du monde horticole[733], mais dans le contexte particulier du néolamarckisme français, elle renvoie également à la rupture instantanée et puissante de ce qui constitue l'état normal de l'être vivant, soit l'équilibre physiologique avec le milieu[734]. Le schéma explicatif que proposa Blaringhem fut donc typique de la pensée néolamarckienne : l'action mécanique entraîne chez la plante, à condition que son développement ne soit pas déjà arrêté, une perturbation physiologique, et plus précisément un changement dans le régime de nutrition[735]. Celui-ci peut connaître de multiples conséquences anatomo-morphologiques, qui parfois peuvent même s'avérer pérennes et se transmettre de manière stable au fil des générations. Il s'agit dans ce cas de véritables mutations expérimentalement induites.

Les botanistes furent moins regardants que leurs collègues zoologistes quant à la nécessité d'une évolution graduelle, et dès lors que le milieu n'était pas étranger à la variation, ils acceptèrent sans peine que celle-ci puisse survenir de manière brusque, éventuellement en

---

[732] On lit chez Costantin :
« Il semble donc bien, malgré cette objection assez grave de M. Le Dantec, que la science ait fait une acquisition sérieuse avec la découverte de la mutation ; mais ce phénomène n'est pas inaccessible aux actions extérieures ; comme l'affirme M. de Vries, il n'a pas sa cause exclusivement dans l'œuf, car, par des traumatismes variés, M. Blaringhem a fait naître pour le Maïs une mutation très étendue et très remarquable dont on connaît la cause. »
J. Costantin, « Le centenaire… », 1909, *op. cit.*, p. 646.
Et chez Bonnier :
« En somme, dans ces belles expériences de Blaringhem, on assiste à un déterminisme rigoureux ; c'est la blessure faite à la plante initiale qui provoque la mutation. »
G. Bonnier, 1907, *op. cit.*, p. 286.

[733] « *Les traumatismes violents, qui parfois détruisent l'individu, provoquent souvent le développement surabondant de rejets dont tous les organes, tiges, feuilles, fleurs et fruits, montrent des déviations considérables du type spécifique et constituent de véritables monstruosités. Grâce aux mutilations, on peut mettre la plupart des végétaux dans l'état d' « affolement » qui est, pour les horticulteurs, la période de la vie de l'espèce qui fournit les nouvelles variétés ».* »
L. Blaringhem, « Action des traumatismes sur la Variation et l'Hérédité », *Comptes-Rendus des séances de la Société de Biologie*, Paris, 1905, 59, pp. 456-457.

[734] « De l'ensemble de ces faits et d'autres particularités observées sur plusieurs milliers d'individus soumis à un examen minutieux résulte la conclusion suivante :
Parmi les plantes que des mutilations ont mises dans l'état d' « affolement », état qui correspond à un déséquilibre du type moyen, un certain nombre présentent des anomalies partiellement héréditaires. Dans leur descendance, celles-ci fournissent, en outre, des anomalies graves, des plantes normales ayant repris l'équilibre ancestral et de très rares individus présentant des anomalies légères. Ces dernières sont totalement héréditaires et constituent des variétés complètement nouvelles et stables. »
Ibid., p. 457.

[735] « Les déviations morphologiques sont la conséquence de conditions physiologiques anormales déterminées par la rupture d'équilibre des fonctions. L'époque la plus favorable à la production d'anomalies végétales par des mutilations est celle du maximum de croissance de l'individu soumis au traumatisme. Il existe alors une opposition violente entre l'absorption de l'eau par les racines, et la diminution brusque de la transpiration ; l'excès d'eau modifie les jeunes tissus des bourgeons adventifs et détermine les troubles graves dans la formation des organes dont le retentissement se produit jusqu'aux éléments sexuels et, par là, à la postérité. »
L. Blaringhem, 1907, *op. cit.*, p. 225.

une seule génération. Ce qui nous conduit directement au second point important que révèle le cas des travaux de Blaringhem.

Dans notre tentative de caractérisation de l'essence de la pensée néolamarckienne, nous avons mis au premier plan la forte influence qu'exerça la physiologie bernardienne. Les travaux de Blaringhem viennent offrir une confirmation toute particulière à notre propos. En effet, bien que couramment admis par les néolamarckiens français, ni l'aspect graduel ni l'aspect adaptatif n'étaient en fait consubstantiels de leurs conceptions. Le fait que la variation ne soit pas nécessairement adaptative fut une idée qui prit de l'ampleur au fur et à mesure que Weismann critiqua les résultats expérimentaux censés soutenir l'idée d'hérédité des caractères acquis. Quant au gradualisme, les premiers travaux de Bonnier puis de Costantin ne montraient-ils pas déjà que l'action du milieu pouvait être immédiate et profonde ? Le principal dénominateur commun semble bien plutôt être cette volonté toujours affichée d'établir un lien causal entre la variation individuelle et les conditions physico-chimiques du milieu, soit le cœur théorique de la pensée bernardienne transposée dans le champ de l'évolutionnisme.

Si le lien causal milieu/organisme est bien fondateur de ce transformisme, alors il pouvait exister un néolamarckisme structuraliste et saltationniste dans la pensée biologique française, et Louis Blaringhem en fut le plus illustre représentant. En cela, il développa probablement certaines inclinations de son maître Giard, qui, en morphologiste, regarda toujours avec intérêt les possibilités offertes par le mutationnisme[736].

Sa conception structuraliste de la transformation évolutive, qui doit mettre au premier rang l'importance des contraintes internes au détriment de l'adaptation au milieu, se révèle à deux occasions. D'une part lorsqu'on s'attache à bien comprendre ce qu'il entendait par le

[736] « C'est en effet une grande erreur de penser (comme cela paraît être l'idée de nombreux naturalistes contemporains) que les mutations peuvent être quelconques et en nombre indéfini à une époque arbitrairement choisie. De Vries lui-même a fait voir dans le cas classique de l'*Oenothera lamarckiana* que les mutantes existent en petit nombre (une dizaine au plus), inégalement armées pour la lutte pour la vie, et que par conséquent elles correspondent à quelques formes d'équilibre possible avec une plus ou moins grande stabilité. […] Les faits de poecilogonie, ou mutations évolutives dont je me suis efforcé de révéler l'importance, montrent aussi que la plupart des états d'équilibre morphologique n'est pas réalisée seulement chez les formes parfaites, mais qu'elle peut exister aussi aux divers stades de l'embryogénie sans empêcher l'identité finale du résultat d'évolution. Les belles recherches de Przibram et de Kammerer, justifiant les prévisions que m'avaient inspirées l'observation de faits très nombreux, ont prouvé qu'ici encore le morphologiste peut intervenir expérimentalement pour modifier à volonté la série des formes évolutives en changeant les conditions qui règlent les équilibres ontogéniques successifs. »
A. Giard, « L'éducation … », 1911, *op. cit.*, p. 52.
Rappelons également que c'est Giard qui encouragea le jeune Blaringhem dans cette voie de recherche (cf. Partie 1, Chapitre 3, C., 1.).

terme si flou d' « équilibre », et d'autre part lorsqu'il explicita le sens qu'il conférait à l'expression « cause de la variation ».

Pour ce biologiste, l'équilibre n'est pas uniquement l'atteinte d'un état physiologique stable en accord avec les sollicitations du milieu, il est aussi et d'abord l'expression d'une potentialité latente propre à l'espèce à laquelle l'organisme appartient. Lorsque Blaringhem publia en 1911 un livre dans lequel il fit le bilan de ses premières années de recherche expérimentale, il interpréta le phénomène de la mutation induite comme une transition forcée d'un état d'équilibre à un autre, ceux-ci étant clairement conçus comme les résultantes de déterminismes internes. La comparaison qu'il sollicite est ici tout à fait éclairante :

> « Dans cette comparaison des phénomènes biologiques et chimiques, la mutation, qui fait passer un organisme vivant d'un état d'équilibre héréditaire A à un état d'équilibre héréditaire nouveau B, peut être homologuée au phénomène de la dissociation découvert en chimie par Henri Sainte-Claire Deville. Les composés qui se détruisent et se reconstruisent sont indépendants des circonstances extérieures, de l'énergie calorifique ou électrique qui déterminent les changements d'équilibre ; les mutantes sont, à mon avis, des produits de la dissociation de l'espèce, indépendants des accidents, des mutilations, du gel, de la chaleur excessive, de l'hybridation, du parasitisme qui sont les causes immédiates de la dissociation. Les nouvelles formes d'équilibre, définies par le développement de certains organes mâles ou de certains organes femelles, sont propres aux espèces Maïs, Joubarbe, Lychnide, Crabe qui les offrent ; les parasites, les mutilations, les solutions salines, qui provoquent la métamorphose d'un type en un autre, sont les circonstances qui déterminent l'instabilité caractéristique de toute dissociation. »[737]

Ce qui l'autorisait à conclure que « tout se passe comme si les possibilités d'organisation étaient limitées à quelques types »[738], soit l'idée qui caractérise en propre toute conception structuraliste de la variation évolutive. Mais dès lors que la variation s'apparente d'abord à la conséquence d'une transition structurale, il devient problématique, sinon impossible, d'expliquer son éventuelle adaptation aux conditions du milieu. Ce point fut largement assumé par de Vries, qui ne prêtait guère de fonction adaptative à la plupart des caractères phénotypiques des plantes, et qui le premier peut-être mobilisa l'idée d'une sélection entre espèces pour rendre compte des grandes lignes de l'évolution chez les

[737] L. Blaringhem, 1911, *Les transformations brusques…, op. cit.*, p. 334.
[738] *Ibid.*, p. 329

végétaux[739]. L'impossibilité de rendre compte directement de l'adaptation des formes au milieu fut également clairement perçue par Blaringhem, qui, cas rare voire unique dans le néolamarckisme français, sut restreindre la cause environnementale à une cause efficiente, sans lui faire porter indûment le fardeau de la finalité. La dernière citation montre nettement qu'il voit dans les caractéristiques du milieu d'éventuelles causes prochaines à même de produire l'entrée en mutation du végétal, mais qui sont bien incapables d'induire une variation appropriée aux nécessités environnementales (il y a, selon ses termes propres « indépendance » entre la cause modificatrice et le résultat obtenu).

Sur ce point ses conceptions personnelles sont donc parfaitement en accord avec l'évolution tardive de la pensée néolamarckienne qui se détourna progressivement de l'explication de l'adaptation pour finalement s'appauvrir en une simple doctrine de la transformation organique induite. D'une certaine manière, Blaringhem, en montrant l'existence d'une action causale et pérenne du milieu sur l'organisme, réussit en botanique là où Rabaud échoua en zoologie[740]. Sa carrière peut aussi être comprise comme l'antithèse de celle d'Emile Guyénot, qui dans le champ de la zoologie s'était investi dans le même projet : montrer que les mutations de la drosophile trouvent leur origine dans certains paramètres du milieu. L'échec de ses recherches le conduisit à revoir son hypothèse initiale, alors que le succès des premiers travaux de Blaringhem le conforta dans cette conception causaliste de la transformation évolutive.

[739] C'est en tout cas l'avis de Gould : S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*, p. 619.
[740] Ce dernier ne manquait d'ailleurs pas de citer les résultats obtenus par son confrère. Par exemple :
E. Rabaud, « La théorie de la mutation … », 1908, *op. cit.*, p. 541.
E. Rabaud, « L'évolution tératologique », *Rivista di Scienza,* 1908, 3, p. 54.
E. Rabaud, 1911, *Le transformisme et l'expérience*, *op. cit.*, p. 130.

CHAPITRE 9 : LE NEOLAMARCKISME FRANÇAIS N'A PAS D'HISTOIRE

Si l'existence d'une historicité propre est bien un critère qui permet la démarcation entre une science et une idéologie, il est alors nécessaire de reconsidérer l'histoire même de l'objet de notre étude. Il n'est finalement guère difficile de s'apercevoir que la scansion des évènements que nous avons proposée (cf. Introduction), qui est fort utile lorsqu'il s'agit de mettre en relation des épisodes, ne peut tenir lieu d'histoire au sens le plus fort du terme. D'abord parce que cette succession temporelle fut pour l'essentiel déterminée par des contraintes contextuelles, c'est-à-dire des événements extérieurs au néolamarckisme lui-même. Les révisions doctrinales (légères) dont ce courant fut l'objet furent toutes le fruit d'une opposition, depuis sa phase de constitution (opposition au weismannisme) jusqu'à sa phase d'appauvrissement (opposition à la génétique). Par elle-même, la pensée néolamarckienne ne put produire aucun réarrangement significatif de son corpus, car elle manqua, d'un bout à l'autre, à se constituer en théorie opératoire, c'est-à-dire susceptible d'engager un rapport dialectique fécond avec les données empiriques.

Cette anhistoricité se constate aussi précisément par cet affaiblissement qui gagna le néolamarckisme à partir de 1900. Non pas que les résultats expérimentaux nécessitaient une révision conduisant inéluctablement à une déflation explicative. Mais le succès rencontré par d'autres types d'explication réduisit alors considérablement la niche théorique que cette pensée pouvait encore légitimement occuper. La constitution de la théorie synthétique de l'évolution vint finalement rendre celle-ci inexistante.

1. Une scansion par opposition

Alors qu'une pensée transformiste commençait à émerger en France à la fin des années 1870, essentiellement sous la conduite de Gaston Bonnier, Alfred Giard et Edmond Perrier, les thèses sur la nature de l'hérédité que Weismann proposa durant la seconde moitié des années 1880 eurent des conséquences considérables dans la biologie occidentale en général. D'une part, bien sûr, parce qu'elles constituèrent le fondement de l'explication néodarwinienne de l'évolution, qui voyait dans la sélection naturelle le facteur désormais exclusif de l'adaptation, et donc *in fine* de l'évolution elle-même. Mais surtout, parce qu'en réaction aux présupposés weismanniens, beaucoup de biologistes réévaluèrent leurs propres conceptions et affirmèrent alors leurs croyances en la possibilité d'un développement rigoureusement épigénétique (par opposition aux thèses jugées préformationnistes de Weismann) et en l'hérédité des caractères acquis.

En France, nous l'avons vu, ce schéma s'applique particulièrement bien au cas d'Alfred Giard, qui fut d'abord, dans le sillage de Haeckel, intéressé par la mise à jour des liens phylogénétiques entre les groupes d'êtres vivants, avant de devenir le champion français du néolamarckisme, et d'expliciter les différents facteurs qui, selon lui, dirigeaient l'évolution des espèces. C'est également ce qui advint, mais peut-être dans une moindre mesure, aux autres biologistes français de cette époque (Bonnier, Perrier et Costantin notamment). C'est donc l'opposition au weismannisme qui finit de structurer le transformisme français (1885-1889). C'est également cette opposition qui conduisit les biologistes français, nous l'avons vu, à réévaluer la portée des résultats expérimentaux qui soutenaient leurs propres conceptions quant au fonctionnement de l'hérédité. C'est enfin toujours celle-ci qui contribua à la transition qu'opéra le néolamarckisme français entre l'idée d'une hérédité des caractères acquis (jusque vers 1900) et celle d'une hérédité d'une constitution acquise (à partir de 1900). Transition qui fut à bien des égards décisive dans la déproblématisation de l'évolution dont se rendit coupable l'explication néolamarckienne (cf. 3.). Bref, d'un bout à l'autre du moment néolamarckien français, les principales évolutions doctrinales furent d'abord le fait d'une réponse aux avancées jugées provocatrices et illégitimes des thèses concurrentes de Weismann.

Mais si Weismann fut le principal repoussoir, il ne fut pas le seul. L'irruption des conceptions mendélo-mutationnistes, et dans une moindre mesure celle des thèses orthogénistes, à partir de 1900 environ, furent également l'occasion d'une réévaluation des

bases néolamarckiennes. Les réactions furent néanmoins moins homogènes à ce moment qu'elles ne le furent auparavant face à Weismann. Dans le cas du mutationnisme de de Vries, la critique, nous l'avons vu (Chapitre 3, 3.1.) fut surtout portée d'abord par Le Dantec, suivi rapidement par Rabaud, alors que les botanistes, Blaringhem et Costantin notamment, semblaient parfaitement s'accommoder d'une évolution saltatoire. Ceci révèle nettement, nous insistons, que le gradualisme n'était pas un attribut fondamental de la pensée néolamarckienne, alors que l'approche causaliste l'était.

Les réactions françaises aux avancées de la génétique furent également complexes. Elles ont été déjà soigneusement étudiées par R. Burian et J. Gayon[741]. Parmi les néolamarckiens (c'est-à-dire si l'on exclut Lucien Cuénot), et même si Giard fut semble-t-il intéressé par ses premiers développements[742] (il mourut au cours de l'année 1908), aucun, évidemment, ne s'engagea dans des recherches expérimentales sur ce nouveau terrain. Au mieux, certains acceptaient les résultats de cette nouvelle science, tout en limitant leur portée (Bonnier) et/ou en insistant sur l'instrumentalisme des modèles développés (Caullery). Au pire ils n'y voyaient qu'un verbalisme stérile, une conception antiscientifique du monde vivant (Le Dantec, Rabaud). Mais bien qu'ils prissent d'abord la posture de critiques, ils ne purent néanmoins écarter facilement cette nouvelle science de l'hérédité, car elle s'était constituée sur le terrain solide des faits et de l'expérimentation. Or, la génétique mendélienne, nous l'avons vu, s'oppose en bien des points aux présupposés néolamarckiens. Il fallut donc bien que ces biologistes réassurent les fondements de leur conception à l'aune de cette compréhension inédite de l'hérédité. C'est précisément ce besoin qui conduisit Costantin, dès l'année 1901, à publier son livre sur *L'Hérédité acquise*. Dans la préface, il déclare :

---

[741] Voir notamment R. Burian, J. Gayon, 2000, *op. cit.*

[742] Ce que Le Dantec regretta :
« Mais, dans une de ses dernières productions, dans la conférence qu'il a prononcée à Saint-Louis d'Amérique, il a fait preuve du sens philosophique le plus profond et le plus délicat, à propos de la question de l'hérédité mendélienne et des mutations. Ces deux questions avaient naturellement excité au plus haut point son humeur de morphologiste ; il leur a même attribué depuis une importance que je me permets de trouver exagérée dans les lignes suivantes de son article sur la méthode : « Quel étonnant complexe de connaissance très précises et d'habileté expérimentale de premier ordre chez ces naturalistes qui, à la suite de G. Mendel, de H. de Vries, de Correns, de Tchermak, de Bateson, ont établi une théorie de l'hybridité aussi féconde en biologie que l'a été la théorie atomique en chimie ! Grâce au mendélisme, en effet, la biologie peut combiner à son gré les particularités élémentaires d'un grand nombre de types morphologiques et façonner en quelque sorte sur commande des formes nouvelles, comme le chimiste produit des corps nouveaux à l'aide des corps simples qu'il a su distinguer. Le morphologiste est donc bien lui aussi un créateur. » »
F. Le Dantec, « Alfred Giard », 1909, *op. cit.*, p. 11.

> « Une Ecole entière de naturalistes, non seulement nie l'existence, mais n'admet même pas la *possibilité* d'une transmission des caractères nés sous l'influence du milieu. […] L'incertitude dans laquelle je me suis trouvé m'a fait prendre la résolution d'en sortir à n'importe quel prix et, pour cela, j'ai cru indispensable d'examiner toutes les raisons invoquées, tous les exemples cités pour ou contre la thèse en discussion ; […] j'étais moralement obligé de me livrer à ce contrôle. »[743]

L'irruption de la génétique n'eut cependant pas le même effet que celle du weismannisme sur la pensée biologique française. Si celui-ci contraignit le néolamarckisme à réduire considérablement ses prétentions explicatives, jusqu'à devenir une forme quasiment a-théorique d'explication (cf. 3.), celle-là coupa assez rapidement une partie de la communauté française du reste de la biologie occidentale. En effet, la génétique pouvant difficilement s'accommoder des présupposés du néolamarckisme français, il fallait soit renoncer à ceux-ci, soit ne pas prendre en marche les développements de ce nouveau champ de recherche. C'est évidemment cette deuxième option qui fut majoritairement retenue, ce qui contribua peu à peu à exclure les représentants tardifs du néolamarckisme (au premier rang desquels Etienne Rabaud[744]) des débats internationaux sur les grandes questions de l'hérédité. L'opposition à la génétique se traduisit donc d'abord par un discrédit grandissant d'une partie de la communauté française, surtout lorsque la théorie chromosomique morganienne manqua elle aussi son introduction en France[745]. Ainsi, Richard Goldschmidt, qui ne fut pourtant pas un

---

[743] J. Costantin, 1901, *L'hérédité…*, *op. cit.*, p. 5.

[744] Même en France, les positions ouvertement critiques et polémiques de Rabaud finirent par être considérées comme outrancières et lui bloquèrent certainement l'accés à l'Académie des Sciences. Ainsi, en 1942, dans son rapport sur les travaux de Rabaud (Dossier personnel, Archives de l'Académie des sciences), Emile Roubaud note :

« Les thèses hardies adoptées par M. Rabaud l'entraînent à bouleverser souvent sans réserves les notions les mieux établies. C'est ainsi que l'espèce n'est, selon lui, qu'un pur concept et qu'aucun des critères invoqués pour définir l'entité ne résiste à l'examen ; que l'hérédité ne représente qu'une stabilité relative et doit être conçue comme la condition même des transformations évolutives. Les négations brutales auxquelles conduit malheureusement un tel système apparaissent à bon droit excessives et se heurtent fréquemment aux données d'observations ou d'expériences rigoureuses. » p. 3

« Les positions critiques prises par Et. Rabaud dans ses différentes publications, son esprit de discussion animé par le souci constant de réagir contre des postulats trop librement acceptés ont malheureusement imprimé à l'ensemble de son œuvre un caractère de négativisme excessif. » p. 5

[745] Ce fut même l'occasion d'un affrontement entre français, et notamment entre Rabaud d'une part et Caullery et Guyénot de l'autre. Ainsi, Caullery, dans un texte de 1937 fait porter à Rabaud le poids de l'échec de l'introduction de la génétique, et notamment de la théorie chromosomique de l'hérédité en France :

« La notion de gène a donné à la Génétique l'extension, la cohésion et la fécondité que personne ne saurait nier. J'ai exprimé le regret et je l'exprime derechef qu'en France, d'une façon générale, on se soit refusé à accepter cette représentation et à la mettre en œuvre. M. Rabaud, - *que je n'ai pas nommément mis en cause*, - a, dans cette conjoncture, une responsabilité particulière, de par les ouvrages qu'il a publiés sur l'Hérédité, et où il a, comme encore dans ses *Commentaires*, clamé son scepticisme radical à cet égard. »

farouche partisan de l'orthodoxie mendélienne, eut-il ce commentaire très clair à l'égard de Rabaud, lorsqu'il déclara en 1930 que « non seulement il n'a apporté aucune contribution au progrès de l'Hérédité, mais qui même, par ses considérations vraiment grotesques, a enrayé directement ses progrès en France… Mais en somme ce livre (de M. Aron) est un indice très réjouissant de ce que la jeune génération de biologistes français tend à se libérer du flot phraséologique sans valeur d'un Rabaud et à se placer sur le terrain du progrès »[746].

Quant à l'opposition aux thèses orthogénistes, elle fut incontestablement d'une plus faible importance dans l'histoire qui nous occupe. Cette opposition fut pour partie le résultat du peu de place que tinrent les recherches paléontologiques dans la constitution du néolamarckisme (cf. conclusion du Chapitre 1). Elle fut également la conséquence des conceptions physiologiques et causalistes de ces savants, qui leur interdisaient de penser qu'il pouvait exister un facteur évolutif qui ne soit pas soumis aux aléas déterminants des milieux rencontrés[747].

Il apparaît donc comme certain que l'histoire du néolamarckisme français fut d'abord rythmée par une série d'oppositions à des formes théoriques exogènes. Une telle évolution doctrinale, quand bien même elle eût été de grande ampleur – ce qui ne fut pas le cas – ne peut prétendre constituer une véritable progression historique ; car l'historicité d'un mouvement scientifique a ceci de particulier, selon nous, qu'elle provient d'un développement déterminé pour une part au moins par une dialectique interne à cette pensée ; si tel n'est pas le cas, l'histoire est largement réductible au contexte, donc la pensée à une idéologie.

M. Caullery, « A propos des *Commentaires sur l'hérédité* de M. Etienne Rabaud », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1937, 71, p. 5.
Sous la plume de Guyénot, les critiques sont encore plus cinglantes :
« Sous le titre « Commentaires sur l'Hérédité », M. Rabaud tente, une fois de plus, de jeter le discrédit sur cette œuvre admirable, analytique et constructive, qui constitue la Génétique. Personnellement, je n'attache plus, aux opinions de l'auteur dans ce domaine, aucune importance. Son opposition systématique a depuis longtemps lassé tous ceux qui sont au courant des problèmes de l'Hérédité. »
E. Guyénot, « La génétique et les illusions de M. Rabaud », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique,* 1937, 71, p. 10.

[746] Citation extraite de M. Caullery, 1937, *op. cit.*, pp. 8-9.

[747] Voir par exemple E. Rabaud, 1914, *op. cit.*, p. 31 et suivantes.

2. Une dialectique avortée

Le trait peut-être le plus saillant lorsqu'un lecteur moderne parcourt la littérature néolamarckienne est la forte ressemblance, sinon la parfaite identité, de la plupart des énoncés théoriques depuis la fin des années 1870 jusqu'à la fin des années 1930 ; les citations que nous avons présentées permettent de s'en convaincre facilement. Cette véritable cristallisation des énoncés révèle l'inertie théorique de ce transformisme, signe de son anhistoricité. Il est ainsi presque impossible de dater par leur seul contenu la plupart des textes néolamarckiens. Leur chronologie ne renvoie pas à une évolution significative de leur contenu, ni même de leur forme. La viscosité forte du temps néolamarckien indique clairement l'échec de sa constitution.

On pourrait objecter que la ressemblance des textes s'explique davantage par leur imprécision que par la continuité d'une certaine forme explicative propre. Ce serait ne pas saisir que cette imprécision est elle-même constitutive de la pensée néolamarckienne, qu'elle en caractérise l'aspect premier et qu'elle fut la cause principale de sa faillite[748].

A titre d'exemple, la formule de Le Dantec qui résume l'activité d'un être vivant au rapport entre sa structure (A) et son milieu (B) fut largement mise à profit et répétée à l'envi dès le tout début du XXe siècle. En 1907, on lit :

> « Une fonction, c'est-à-dire, dans le langage que nous avons adopté, l'activité d'un organisme à un moment donné, peut se représenter par la formule symbolique :
>
> A x B.
>
> La *vie* d'un individu étant la succession de fonctions ainsi définies, on doit dire que, à chaque instant, cette vie dépend de deux facteurs dont l'un est l'ensemble des circonstances ambiantes, l'autre l'état structural actuel de l'individu. »[749]

[748] Quel avenir en effet pour des énoncés aussi vides que celui-ci, dont un popperien dirait à juste titre qu'ils ne prennent pas le risque de la réfutation :
« La vie et la mort des espèces dépendent donc, en dernière analyse, non de capacités particulières à un organisme, mais d'un ensemble de conditions communes à tous, qui interviennent isolément ou réunies, limitant ou accentuant la destruction ou la multiplication. »
E. Rabaud, *Le hasard et la vie des espèces*, Flammarion, 1953, p. 240.

[749] F. Le Dantec, 1907, *Eléments…*, *op. cit.*, p. 81.

En 1953, soit près d'un demi-siècle plus tard, et alors que la biologie a tout de même connu quelques bouleversements, c'est pourtant toujours par cette formule simpliste que Rabaud espère expliquer les faits propres au vivant. On lit :

> « Au demeurant, l'ensemble forme un complexe, le *complexe organisme* x *milieu*. Dans cette formule, particulièrement expressive, « organisme » désigne, bien entendu, l'individu même, plante ou animal, que l'on considère, tandis que « milieu » désigne l'ensemble de tout ce qui l'entoure, y compris les autres organismes. Entre les éléments de ce complexe s'exerce une interaction permanente, si bien que, à tout instant, les conditions du milieu changent et, avec elles, les conditions même d'existence de l'organisme considéré. Ce dernier, en conséquence, rencontre les conjonctures les plus diverses ; pour lui, le moindre changement peut entraîner les répercussions les plus inattendues. »[750]

Cette inertie textuelle est en plus renforcée par le contraste qu'elle offre avec les progrès fulgurants qu'allaient connaître les nouveaux champs de la biologie, notamment la génétique. Au moment où se constitue la pensée néolamarckienne, durant les années 1870, le contexte est encore celui de l'histoire naturelle classique, c'est-à-dire cuvierienne[751] (en France tout du moins). Celle-ci était déjà certes en crise, mais les études descriptives et monographiques en zoologie et en botanique continuaient d'être la règle académique. A ce moment, les conceptions néolamarckiennes pouvaient effectivement apparaître comme des idées novatrices. Et cet aspect théoriquement osé choqua d'ailleurs bon nombre de figures éminentes, au premier rang desquelles Henri de Lacaze-Duthiers, pourtant maître d'Alfred Giard, Yves Delage, Lucien Cuénot et Edmond Perrier[752].

---

[750] E. Rabaud, 1953, *op. cit.*, p. 234.

[751] Comme Alfred Giard se plaisait à le dénoncer, dès le début de sa carrière :
« En France seulement, il existe encore des partisans absolus des anciennes idées, mais le nombre de ces retardataires et la haute position scientifique de quelques-uns d'entre eux exigent que nous nous arrêtions, plus longtemps qu'il ne semble nécessaire, sur certains points particuliers d'une théorie [celle de Cuvier] dont l'ensemble est démontré insoutenable. »
A. Giard, « Les faux… », 1904, *op. cit.*, pp. 64-65.
Par ailleurs, il semblerait que cette situation ait eu une durée anormalement longue, puisque près de vingt ans après Giard, Yves Delage fit le même constat, ce qui d'ailleur irita beaucoup Giard (L. Loison, 2006, *op. cit.*) :
« Pendant un demi-siècle, la forte impulsion donnée par Cuvier se continua sans changer d'allures. Johannes Müller en Allemagne, Richard Owen en Angleterre, Henri Milne Edwards en France, suivis d'une pléiade de travailleurs, continuèrent et poussèrent toujours plus avant dans la voie ouverte par le grand naturaliste français. D'ailleurs le perfectionnement du microscope et son application de plus en plus fréquente aux études zoologiques permettaient l'examen d'organismes plus petits et la découverte de détails plus minutieux dans ceux accessibles à la dissection. »
Y. Delage, 1895, *op. cit.*, p. 3.

[752] Voir F. Bouissy, 1996, *op. cit.*, notamment les pages 93-110.

Soixante ans plus tard, les avancées de la cytologie, de la biochimie et de la génétique, qui allaient bientôt confluer pour constituer la biologie moléculaire, donnèrent par comparaison un âge préhistorique aux énoncés néolamarckiens. Rappelons que c'est lorsque Francis Crick et James Watson proposèrent le modèle en double hélice de la structure de l'ADN (1953) que Rabaud était toujours en train de ressasser ses vieilles formules, notamment celle sur le « complexe organisme-milieu ». La pensée néolamarckienne française se figea au moment même où de toutes parts de nouvelles disciplines transformaient l'histoire naturelle en biologie.

Cette inertie finit d'ailleurs par énerver même au sein de la communauté des biologistes français. A la fin des années 1930, lorsque Rabaud poussa jusqu'à la caricature certaines tendances propres au néolamarckisme français, Guyénot ne retint pas sa plume, et déclara à propos de cette fameuse formule :

> « Au temps où la Biologie générale se contentait de formules *a priori*, le regretté Le Dantec avait exprimé ce truisme que la vie dépend des échanges entre l'organisme et ce qui l'entoure. Si l'on appelle A l'organisme et B le milieu, le fonctionnement de l'être vivant peut, disait-il, être représenté par le symbole A x B. C'est cette formule élégante et simple que M. Rabaud a placé à la base de ses conceptions non sans l'avoir transcrite dans un langage lourd et prétentieux. La vie, répète-t-il à satiété, résulte de l' « interaction du complexe organisme x milieu ». L'hérédité, la variation, la sexualité, la régénération, autant de conséquences de la fameuse interaction. Formule magique qui explique tout et recèle dans ses 19 consonnes le secret même de la vie. M. Rabaud se serait-il laissé contaminer par le stérile verbalisme des généticiens. »[753]

Cette inertie, ne nous y trompons pas, fut plutôt la conséquence que la cause de la faiblesse théorique de ce transformisme. C'est d'abord par l'insuffisance de son élaboration doctrinale que cette pensée manqua à initier son développement interne. Les idées de plasticité et d'hérédité, pourtant si centrales, ne parvinrent pas à un niveau de formalisation et d'abstraction suffisant pour initier une dialectique féconde avec les données empiriques recueillies. Aussi peu spécifiées, elles restèrent des notions floues et ne devinrent pas des concepts permettant de guider les actes expérimentaux du savant dans la complexité des phénomènes biologiques, en offrant un appui permettant leur interprétation dans une forme théorique générale.

[753] E. Guyénot, 1937, *op. cit.*, p. 16.

Etant donné leurs faibles capacités contraignantes, ces notions pouvaient s'accorder, moyennant quelques aménagements de façade, avec une gamme bien trop vaste et hétérogène de faits ; et c'est précisément ce qu'il advint. Cette vision matérialiste de la transformation des espèces fut un matérialisme « immédiat » au sens où Bachelard entendait ce mot, c'est-à-dire un matérialisme tout de suite satisfait de ses premières expériences[754] ; ce furent en l'occurrence les réussites premières du transformisme expérimental de Costantin et Bonnier. Ce furent aussi les quelques résultats positifs qui semblaient montrer l'hérédité de l'acquis. Mais dans un cas comme dans l'autre, les conclusions expérimentales marquaient définitivement le terme de la recherche au lieu de faire débat. Ces réussites premières achevaient la cristallisation de cette pensée dans une forme primitive.

La pensée néolamarckienne reposa ainsi dès l'origine sur des énoncés qui tendaient à l'irréfutabilité, et c'est donc sans surprise qu'il nous faut constater leur quasi-identité d'un bout à l'autre d'une période qui dura pourtant plus de soixante-dix ans. Les perspectives qu'elle ouvrait dans le champ de l'évolutionnisme furent presque nulles. Elle n'engagea jamais, car elle en était intrinsèquement bien incapable, la dialectique du rationnel et de l'expérimental ; elle ne fut donc pas conduite à préciser ses questions, ni à spécialiser ses voies de questionnement ; elle resta un discours général, insensible à toute possibilité de rectification, et donc immobile.

Ernst Mach, cité par Bachelard, avait également déjà insisté sur la nécessaire « consolidation rétroactive des concepts »[755]. Au fur et à mesure qu'une pensée scientifique se développe, elle réassure ses fondations en fonction de ses nouvelles avancées. Il ne s'agit pas là d'une tâche subalterne, mais précisément de la condition de possibilité de son développement ; voilà les moments d'objectivation qui semblent avoir fait défaut à la pensée néolamarckienne.

[754] G. Bachelard, *Le matérialisme rationnel,* 1953 (édition PUF, 2000), p. 3.
[755] G. Bachelard, *L'activité rationaliste de la physique contemporaine*, Paris, 1951, p. 34.

3. L'évolution déproblématisée

Une théorie, dans le champ des sciences de la nature, est avant tout une construction hypothétique visant à répondre à certaines questions spécifiques propres à la discipline considérée. Dans le domaine des sciences du vivant, il est donc indispensable à notre analyse de bien considérer ce qu'une théorie de l'évolution doit expliquer. Selon Douglas J. Futuyama, auteur d'un manuel de référence en biologie évolutive, il existe deux caractéristiques importantes chez les organismes vivants qui constituent depuis Darwin les deux grands thèmes des sciences de l'évolution : leurs similarités et leur adaptation[756]. A ces deux thèmes, nous pensons nécessaire d'ajouter les faits biogéographiques, les enregistrements fossiles, et surtout, bien que cette question se soit aujourd'hui transformée, l'organisation des corps vivants. Ainsi, toute théorie consistante de l'évolution doit être capable d'apporter une explication à au moins cinq grands groupes de faits propres à l'étude des êtres vivants[757] :

1. Les homologies (à tous les niveaux d'échelle).
2. La biogéographie.
3. Les enregistrements fossiles.
4. L'adaptation.
5. L'organisation interne.

Il est ainsi possible d'examiner comment la pensée néolamarckienne intégra (ou non) ces questions et comment elle tenta d'y apporter une réponse. Cet examen n'est pas conduit dans l'idée de plaquer une grille de lecture anachronique sur des théories passées, car les cinq questions que nous soulevons étaient identifiées depuis Darwin au moins. Il s'agit bien d'estimer les ambitions explicatives du transformisme néolamarckien, en prêtant une attention toute particulière à la manière dont il proposa une explication de l'adaptation et de l'organisation du vivant, points sur lesquels il affichait son désaccord avec les autres théories explicatives, notamment les conceptions néodarwiniennes de Weismann.

[756] D. J. Futuyama, *Evolutionnary Biology*, Sinauer Associates, 1998, 3e édition, p. 337.

[757] Dans la plupart des manuels traitant de l'évolution, seuls les quatre premiers sont pris en considération (voir en plus de l'ouvrage précédemment cité, le manuel écrit par Mark Ridley, le seul à ce jour traduit en français : M. Ridley, *Evolution biologique*, De Boeck, 1996, traduction de la 2e édition anglaise par Raymond Rasmont). La question de l'organisation est en effet souvent intégrée à celle de l'adaptation. Néanmoins, comme chez Lamarck elle constitue un problème différent de celui de l'adaptation, nous préférons, pour des raisons de compréhension historique, la distinguer nettement.

1. Les homologies. Quant aux faits d'homologie, ils s'expliquent sans difficulté depuis *L'Origine des espèces* par l'idée de parenté et d'ascendance commune. Les similarités structurales, à toutes les échelles du vivant sont autant d'indices de l'existence d'une souche commune aux lignées considérées. L'établissement de phylogénies arborescentes, qui fut le principal travail des partisans de l'hypothèse transformiste durant la période qui suivit directement la publication du maître-livre de Darwin (1860-1880), montre parfaitement que cette nécessité théorique était pleinement intégrée. Sur ce point, il y eut équivalence entre le néolamarckisme et la plupart des autres théories explicatives de l'évolution, même si certains de ces biologistes minimisèrent le caractère arborescent des phylogénies (E. Perrier, E. Rabaud). Cet accord, en revanche, nécessitait une rupture nette avec les conceptions propres de Lamarck, chez qui l'identité structurale s'explique non pas par l'idée d'ancêtre commun mais par celle de stade de développement équivalent. Les homologies, chez Lamarck, ne doivent rien à l'histoire, mais tout à l'identité des causes évolutives, au premier rang desquelles la capacité des corps vivants à faire progresser leur organisation au cours du temps.

En enracinant l'arbre du vivant dans un passé lointain et révolu, nous l'avons vu, le néolamarckisme français acceptait que l'histoire devienne un facteur d'explication de l'état actuel du monde vivant, et notamment des homologies que les biologistes révélaient si nombreuses depuis deux siècles. Néanmoins, son orientation physicaliste fut un frein puissant au développement de l'approche historique des questions touchant à l'évolution (Chapitre 6, 2.). Ce désintérêt se remarque particulièrement lorsqu'on s'attache à comprendre comment ces scientifiques traitaient les questions touchant à ce que l'on appelle aujourd'hui la biogéographie.

2. La biogéographie. Ces questions furent fondamentales dans la genèse de la pensée darwinienne, car elles amenèrent le naturaliste anglais à constater les profondes différences qui distinguaient les faunes d'Amérique du Sud et d'Afrique, alors que les paramètres abiotiques de ces deux régions étaient très proches, sinon identiques. Seule une explication historique de la diversification évolutive, c'est-à-dire non entièrement déterminée par les paramètres de l'environnement, permettait de rendre compte de ces différences.

Les néolamarckiens français, quelques puissantes que furent leurs aspirations épistémologiques, ne nièrent jamais totalement que le peuplement passé des zones géographiques était responsable, pour une part au moins, de la forme du peuplement actuel[758].

[758] Ainsi lit-on chez Maurice Caullery :

Néanmoins, à côté de ces déterminismes passés, ils mirent toujours en lumière la puissance des déterminismes actuels, c'est-à-dire ceux exercés par les paramètres physico-chimiques des milieux. Ainsi, le programme du transformisme expérimental en botanique doit-il son origine à la volonté de Bonnier d'éclaircir ces causes actuelles de la forme des peuplements végétaux, les seules en fait qui soient susceptibles d'être étudiées par la méthode expérimentale :

> « La répartition des plantes et leurs variations peuvent tenir à deux sortes de circonstances d'ordre tout différent.
>
> Il y a d'abord les influences qu'on a appelées *historiques*, qui tiennent à des phénomènes géologiques, tels que l'époque glaciaire par exemple. L'introduction des plantes par les cultures, par les animaux qui ont transporté leurs graines ou par des circonstances qu'on peut regarder comme purement accidentelles, comme l'arrivée de l'*Erigeron canadensis* L. en Europe, rentrent encore dans cet ordre de causes qui ne sont pas en rapport direct avec les conditions locales.
>
> D'autre part, la distribution des plantes et les plantes elles-mêmes varient avec les *influences physiques actuelles* du milieu dans lequel elles vivent.
>
> Les premières de ces causes dépendent de lois dont nous n'avons aucune idée ; leur étude exige un nombre considérable d'hypothèses difficiles à justifier. Dans l'état actuel de nos connaissances, on pourrait presque dire qu'elles s'exercent comme au hasard.
>
> Les influences physiques actuelles, au contraire, sont susceptibles d'une mesure précise, d'une observation suivie et régulière. Leurs variations entraînent chez les végétaux des variations correspondantes dont on connaît même quelquefois les lois et qu'on peut, pour ainsi dire, prévoir à l'avance. Elles sont en outre susceptibles d'être reproduites par l'expérience, isolées les unes des autres ou variées à volonté. Leur étude prend par là un caractère scientifique que ne sauraient avoir actuellement les premières. »[759]

Une évolution arborescente explique tout à la fois les homologies de structures et la répartition géographique des populations, soient les conséquences d'un développement historique de la diversité. Ce second point fut souvent minimisé par les néolamarckiens, qui

---

« Sur ce terrain, il y a à distinguer deux grandes catégories de facteurs, les *facteurs actuels* et les *facteurs passés*. La distribution actuelle des animaux est la résultante du passé. […] La distribution géographique des espèces prises isolément, analysée au moyen des *facteurs actuels*, est donc un problème extrêmement complexe, mais auquel il faut ajouter toutes les difficultés résultant de la considération des *facteurs passés*. Le passé a une importance capitale pour la biogéographie. »
M. Caullery, « La distribution géographique des organismes dans ses rapports avec l'évolution », *Revue scientifique*, 1913, 51e année, p. 774-775.

[759] G. Bonnier, Ch. Flahaut, 1878, *op. cit.*, p. 95.

répugnaient à laisser trop de place aux facteurs historiques dans leur explication du vivant, qu'ils désiraient la plus *mécanique* possible. Les précautions que Bonnier prit dans ce premier article furent très vite passées sous silence, si bien que les facteurs historiques furent souvent oubliés dans les textes ultérieurs du néolamarckisme qui abordèrent les questions de biogéographie. Une nouvelle fois, c'est chez Rabaud que l'on trouvera les énoncés les plus tranchés :

> « En tout état de cause, l'interaction de l'organisme et des milieux cosmiques domine et a toujours dominé la répartition générale des êtres. La présence préalable d'un autre organisme ou d'un groupe d'organisme n'exerce, par elle-même, aucune influence spéciale, ne détermine ni n'empêche la venue d'autres organisme dans une zone. […] Ce sont bien, vraiment, les affinités physico-chimiques et l'entraînement mécanique qui déterminent seuls la répartition des organismes. Chacun d'eux se déplace individuellement, en fonction des influences auxquelles il est soumis. Tous ceux qui, dans une région donnée, subissent une même action résultant d'un complexe des facteurs convergent vers la même zone ; ils se rencontrent alors et leur interaction propre commence au moment même ou la rencontre a lieu. »[760]

Ainsi, les faits si saillants que Darwin mit en lumière ne furent plus, très rapidement, des questions auxquelles la pensée néolamarckienne pouvait apporter des réponses satisfaisantes[761]. En effaçant les causes historiques au profit des seuls déterminismes actuels, elle se priva, au moins chez certains de ces biologistes, des éléments seuls à même de permettre une explication complète et raisonnable des faits biogéographiques.

3. Les enregistrements fossiles. Nous l'avons déjà constaté (conclusion du chapitre 1), le néolamarckisme français s'élabora en dehors de toute considération paléontologique, comme on pouvait d'ailleurs l'attendre d'une pensée physiologiste. Comme en ce qui concerne les similarités structurales, l'hypothèse (non spécifiquement néolamarckienne) d'une évolution ayant procédé par branchements successifs suffisait à l'explication d'une diversité ayant connu une radiation progressive au cours des temps géologiques. Mais il s'agit

[760] E. Rabaud, 1920, *op. cit.*, pp. 339-342.

[761] Ce qui ne signifie pas que tous les néolamarckiens écartaient l'explication historique de la répartition géographique des faunes et des flores. Mais ce faisant, ils déviaient de l'orthodoxie néolamarckienne. Par exemple, M. Caullery, qui fut loin d'être aussi dogmatique que Rabaud, continua de plaider pour une explication qui laissait une large place aux facteurs passés :
« La distribution des animaux et des plantes résulte non seulement des conditions présentes, mais plus encore de celles des époques passées. »
M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 213.

bien là d'une explication *a minima* et il reste primordial de comprendre que les faits paléontologiques ne rencontrèrent quasiment jamais la pensée néolamarckienne. Selon nous, ce ne fut qu'à deux reprises qu'il y eut intersection de cette pensée et de cette discipline ; les deux furent minimes. La première fut une simple reprise, notamment par Félix Le Dantec, des interprétations que le paléontologue américain Alpheus Hyatt avait proposées de l'évolution du sillon dorsal au niveau des coquilles des céphalopodes ammonoïdes[762]. Il s'agissait alors de confirmer l'hérédité de l'acquis par des arguments paléontologiques[763]. Mais ces faits paléontologiques, exogènes au néolamarckisme français, n'apportaient aucune contrainte nouvelle à l'explication théorique, et celle-ci, symétriquement, n'éclairait pas en retour les autres données issues de la paléontologie. Ce fut donc uniquement une rencontre de circonstance, qui n'eut aucune conséquence sur le déroulement de notre histoire.

Le second moment de rencontre, nous l'avons déjà exposé lorsque nous avons constaté comment Maurice Caullery fut conduit à reconnaître que l'évolution semblait s'être déroulée d'abord de manière rapide et profonde, pour finalement se ralentir considérablement depuis déjà plusieurs millions d'années. Son livre publié en 1931 fit une large place aux enregistrements fossiles qui semblaient confirmer cette thèse[764]. Cette fois-ci, il y eut donc bien interférence spécifique entre une classe de faits paléontologiques et la forme propre de l'explication néolamarckienne. Mais cette interaction aboutit justement à la déconstruction de l'explication graduelle et uniformitarienne par l'hérédité des caractères acquis, c'est-à-dire au renoncement d'une compréhension physiologique réductionniste des processus évolutifs. Signe évident que la pensée néolamarckienne ne fut jamais une explication spécifiée des faits paléontologiques.

4. L'adaptation. La question de l'adaptation est certainement la question majeure à laquelle toute théorie de l'évolution se doit d'apporter une réponse. Elle permet d'éclairer d'une manière décisive l'essence du néolamarckisme français. Si, comme nous le pensons, la pensée néolamarckienne s'est construite sur le schéma plasticité/hérédité, alors, l'adaptation des vivants doit résulter d'une part de la capacité pour le vivant de répondre de manière adaptative aux sollicitations du milieu ; et d'autre part de la possibilité d'une hérédité, au moins partielle, de ces variations. En effet, si la sélection naturelle n'est qu'un adjuvant, il est

---

[762] A. Hyatt, « Phylogeny of an Acquired Caracteristic », *Proceed. Amer. Philos. Soc.*, 1893, 32, pp. 349-616.
[763] F. Le Dantec, 1903, *op. cit.*, pp. 296-297.
[764] La paléontologie est particulièrement mise à contribution dans les quatre premiers chapitres du livre (*Le problème de l'origine de la vie* ; *L'apparition et l'Evolution des groupes dans le règne animal* ; *L'Evolution des Mammifères* ; *L'Evolution générale du règne végétal*)
M. Caullery, 1931, *op. cit.*

nécessaire qu'en elle-même, et dès l'origine, la variation présente une composante adaptative. Or, nous l'avons constaté (Chapitre 2, 3.), l'adaptativité de la variation fut un problème particulièrement coriace pour la pensée néolamarckienne. Soit que ces biologistes le laissèrent plus ou moins sans solution, se contentant de faire appel à d'hypothétiques modes nutritifs pour tenter de le résoudre, ou même s'autorisant à ne pas l'expliquer sous couvert de positivisme. Soit, et ce fut l'idée principalement de F. Le Dantec, cette propriété du vivant était expliquée par l'existence de processus sélectifs ontogénétiques internes aux organismes. Dans tous les cas, il s'agit de positions qui appartiennent à la phase de structuration du courant néolamarckien, et qui furent de moins en moins revendiquées dès le tournant des années 1900.

C'est que dès le début du XXe siècle, les quelques résultats positifs semblant attester la réalité de l'hérédité de l'acquis montraient certes une persistance de *caractères* expérimentalement induits, mais sans que la structure de ceux-ci puisse montrer de manière franche un gain d'adaptation pour l'organisme. La variation induite paraissait en général quelconque, non adaptative. Conjointement, il y eut explicitation de la transition entre l'idée d'une hérédité des caractères acquis et celle moins coûteuse théoriquement d'une hérédité d'une constitution acquise. Ce nouvel énoncé était tout à la fois plus en accord avec les faits empiriques et davantage en adéquation avec les présupposés holistes néolamarckiens. Mais il ne permettait plus de concevoir l'explication graduelle de l'adaptation des organismes à leur milieu de vie. Cette conséquence fut plus ou moins assumée selon les auteurs que l'on considère (certains, comme Blaringhem, l'adoptèrent dès l'origine de leur réflexion.) ; elle l'était d'autant plus facilement que l'adaptation au milieu de vie était de plus en plus comprise comme une idée métaphysique découlant d'une compréhension anthropomorphique de la nature[765]. Enfin, il ne faut jamais oublier que ce transformisme regarda toujours avec suspicion les faits morphologiques, ceux qui sont en premier chef concernés par la question de l'adaptation[766]. Une nouvelle fois, c'est peut-être le cas d'Etienne Rabaud qui apporte la meilleure illustration de ce renoncement explicatif.

---

[765] A côté de Rabaud, les derniers textes de Frédéric Houssay sont à cet égard très explicites. On consultera par exemple le 9e chapitre (« La Finalité en Biologie ») de la première partie de son dernier livre : F. Houssay, 1920, *op. cit.*

[766] Conjointement à l'influence de la physiologie bernardienne, il faut certainement voir dans cette posture la conséquence de certaines critiques de l'hypothèse transformiste, qui lui avaient justement reproché de ne prendre en considération que les seuls caractères morphologiques des organismes. On retrouve cette position nettement exprimée par A. De Quatrefages, ce qui doit contribuer à l'explication de l'approche physiologiste des néolamarckiens français :

Dans ses premiers articles, celui-ci semble bien considérer que l'adaptation est un phénomène réel, et que le transformisme doit donc essayer de l'expliquer de la façon la plus complète possible. Par exemple, en 1903, c'est bien à l'idée d'adaptation qu'il eut recourt pour rendre compte des faits que, selon lui, on considérait à tort comme « ataviques »[767]. De la même façon, l'année suivante, il expliquait l'hypertrophie du bréchet des oiseaux par l'intensité mécanique du vol s'exerçant au cours d'une longue durée[768]. Et comme le laisse encore entendre un texte de 1908 où il critique le principe haeckelien de récapitulation, lorsqu'il se réfère au concept d'adaptation, c'est bien dans son sens classique de conformation *morphologique* adéquate aux caractéristiques du milieu[769]. Pourtant, dans le même texte, il indique déjà, quoique d'une façon très confuse, que c'est en termes métaboliques et physiologiques que doit d'abord se comprendre le processus d'adaptation[770]. Ce faisant, il s'inscrit parfaitement dans la tradition bernardienne du transformisme français.

Rabaud, comme Caullery, mais à la différence de Le Dantec, comprit que la transition entre l'idée d'hérédité des caractères acquis et celle d'hérédité d'une constitution acquise ne permettait plus l'explication simple et directe de la part adaptative de l'évolution. Si Caullery choisit alors de renoncer au principe d'actualisme, Rabaud, au cours des années 1910, opta pour une autre solution, tout aussi radicale : nier l'existence de l'adaptation morphologique des êtres à leurs milieux !

« Je terminerai cette introduction par une remarque générale, dont on sentira de plus en plus la vérité et l'importance.

Les transformistes sont essentiellement *morphologistes*. Pour eux la *forme* est *tout*. Il en est qui n'hésitent pas à affirmer nettement leur croyance sur ce point. Mais pour être plus francs et plus logiques que d'autres, ils ne font, en réalité, que préciser le point de vue auquel tous se placent.

En agissant ainsi, en prenant la *morphologie* seule pour base de leurs considérations, ils oublient ce que nous ont appris un siècle de recherches et des milliers d'observations et d'expériences, savoir : que dans toutes les questions qu'embrasse le problème des espèces, il faut, avant tout, consulter la *physiologie*. »
A. De Quatrefages, *Les émules de Darwin*, Alcan, 1894, Tome I, pp. 38-39.

[767] E. Rabaud, « L'atavisme et les phénomènes tératologiques », *Revue scientifique*, 1903, 2, pp. 129-138.

[768] E. Rabaud, « Les corrélations embryonnaires au point de vue de l'embryologie générale », *Revue des Idées*, 1904, 1, pp. 753-771.

[769] « Pendant longtemps, on a considéré les anomalies à titre purement rétrospectif ; chacune d'elle représentait censément un arrêt de l'ontogénèse, la fixation d'un état ordinairement transitoire. Mettant ainsi en évidence une phase de la phylogénèse, les anomalies n'avaient, au point de vue évolutif, qu'une valeur en quelque sorte historique. Sans doute, il est des anomalies auxquelles on peut attribuer, dans une certaine mesure, une telle signification ; mais elles constituent, en réalité, l'exception. La plupart d'entre elles n'ont aucun rapport avec l'une quelconque des phases ancestrales : elles sont de véritables adaptations aux influences actuelles, se manifestant par des *formes* nouvelles, différentes à plus d'un titre des formes antécédentes. Toute discussion à cet égard semble désormais sans objet. »
E. Rabaud, « L'évolution tératologique », 1908, *op. cit.*, pp. 46-47. Nous soulignons.

[770] *Ibid.*, pp. 54-55.

Dès, 1913, dans un article posant les fondements définitifs de la réorientation de sa pensée[771], il explicite les nouveaux points forts de sa position. Accentuant les tendances qui étaient déjà lisibles cinq ans plus tôt, il insiste d'abord sur l'idée que l'adaptation est indéfinissable du point de vue morphologique et qu'elle ne peut donc être un guide pour le biologiste[772]. Le seul critère pertinent semble être la survie d'un organisme dans un milieu considéré ; si tel est le cas, cela signifie uniquement que les liens nutritifs de cet organisme avec le milieu sont suffisants. L'adaptation, pour Rabaud, ne peut donc se définir que du point de vue de la physiologie : « nous appellerons *adaptation* le fait, pour des organismes, de vivre et de se reproduire indéfiniment dans certaines conditions correspondant à un certain système d'échanges, d'où résulte la production incessante de nouvelles quantités de matière vivante »[773].

Le point certainement le plus intéressant de cet article se lit à l'avant-dernière page. Rabaud y indique nettement les motivations qui l'ont conduit à renoncer à l'idée d'une adaptation morphologique des êtres. En empiriste positiviste, il eut toujours le souci de présenter ses conclusions théoriques comme les conséquences naturelles d'une longue cohorte de faits interprétés objectivement. Par exemple, le livre qu'il consacra en 1922 à la question de l'adaptation est avant tout un catalogue, assez fastidieux à lire, de faits zoologiques censés supporter sa conception physiologiste. Pourtant, il nous paraît certain que cette volonté de renoncer à l'idée d'une adaptation morphologique doit se comprendre d'abord et surtout comme la conséquence, non pas d'une multitude de faits, mais de la nouvelle manière de poser la question de l'hérédité dans le champ du néolamarckisme français :

> « Cependant, il faut le reconnaître, diverses dispositions anatomiques semblent réaliser une correspondance vraiment étroite entre certains modes de vie et certains organes, comme si la forme résultait effectivement d'un véritable modelage. […] Ce ne peut être qu'une illusion. Quel que soit l'agent qui le provoque, tout s'oppose à ce que nous considérions un changement local, si étendu soit-il, comme capable de se perpétuer dans une lignée ; les dispositions dont il s'agit ne constituent donc pas des changements locaux ; elles sont, elles aussi, l'effet localisé d'une transformation d'ensemble. »[774]

[771] E. Rabaud, « Les nouvelles théories…», 1913, *op. cit*.
[772] « En réalité, le point de vue morphologique auquel les auteurs se placent à l'ordinaire n'est qu'un côté de la question et n'en est, en quelque sorte, que le côté secondaire. »
Ibid., p. 167.
[773] *Ibid.*, p. 168.
[774] *Ibid.*, p. 178.

Si l'évolution procède par hérédité de constitutions acquises, alors, et Rabaud a parfaitement raison, « tout s'oppose » à ce que la modification d'un *caractère* puisse se répercuter *spécifiquement* dans la descendance de l'individu. Si l'évolution procède par hérédité de constitutions acquises, l'adaptation morphologique est théoriquement inconcevable ; les seules échappatoires sont bien ou d'en nier l'existence (Rabaud, Blaringhem dans une moindre mesure), ou d'imaginer une nature révolue où le mécanisme d'hérédité des caractères acquis était efficient (Caullery). En somme, Rabaud ne fait que pleinement assumer les développements de la pensée néolamarckienne engendrés pour partie par les attaques de Weismann.

Cet affaiblissement doctrinal, néanmoins, ne doit pas être vu comme une véritable évolution. Il s'agit plutôt d'une longue et difficile explicitation d'une position qui, à bien des égards, était en puissance dans les premiers temps du néolamarckisme. Rappelons que c'est déjà en ces termes que Brown-Séquard avait interprété ses propres résultats expérimentaux. Rappelons également que la théorie de Le Dantec, quelque fût le jugement que son auteur porta sur elle, est bien d'un bout à l'autre sous-tendue par l'idée d'hérédité d'une constitution acquise. Rappelons aussi que, dès 1909, lorsque Delage fit le bilan des diverses théories en présence, il notait déjà clairement que le néolamarckisme n'était pas aussi nettement que le néodarwinisme une théorie susceptible d'expliquer l'adaptation du vivant :

> « La théorie lamarckienne est présentée, en général, comme une théorie d'adaptation, mais, à notre avis, elle doit, sous ce rapport, être divisée en deux parties : elle est strictement une théorie d'adaptation lorsqu'il s'agit de réactions *actives* de l'organisme [ce que fut le néolamarckisme américain conduit par Cope et Hyatt], de l'usage ou du non-usage des organes ; mais lorsqu'il est question de l'influence exercée directement par les conditions de climat, de température, d'alimentation, etc. [ce que fut spécifiquement le néolamarckisme français], elle devient une explication des variations *quelconques* ou, du moins, l'adaptation, si on veut l'invoquer, est-elle ici beaucoup plus obscure et problématique. »[775]

Dans son ouvrage de 1922, Rabaud écrivit certains passages renforçant notre interprétation. Par exemple :
« On aperçoit bien la possibilité de modifications anatomiques locales dues à des pressions ou à des tractions continues ; mais on sait qu'elles sont individuelles et que, dans la mesure où elles retentissent sur l'ensemble de l'organisme, la transformation qu'elles provoquent se traduit, morphologiquement, d'une manière quelconque, sans aucun rapport fonctionnel nécessaire avec l'influence déterminante. »
E. Rabaud, 1922, *op. cit.*, p. 17.

[775] Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 338.

Ce désintérêt, surtout par comparaison avec leurs adversaires néodarwiniens, des néolamarckiens français quant à la question de l'adaptation morphologique fut donc certainement une inclination déjà présente et caractérisable au moment où ce transformisme se constituait. Les premiers travaux de botanique expérimentale que Gaston Bonnier conduisit sous le patronage de Philippe Van Thieghem apportent à ce point de vue une confirmation toute particulière.

Le 19 juillet 1879, Gaston Bonnier soutint en Sorbonne une thèse de doctorat intitulée *Les nectaires, étude critique, anatomique et physiologique*[776]. Comme son titre l'indique, ce travail fut d'abord l'occasion d'une revue critique des différentes hypothèses formulées depuis plus de cent cinquante ans sur la nature et la fonction de ces structures florales que depuis Linné (1735) on appelait nectaires. Une interprétation particulière retint principalement l'intérêt de l'auteur, celle qui voit ces organes comme doués d'une fonction « téléologique »[777]. A la suite de Christian Conrad Sprengel, dès la fin du XVIIIe siècle, beaucoup de naturalistes ont en effet pensé que les « nectaires ont, entre autres fonctions, celle de préparer le miel pour les Abeilles »[778]. Cette conception téléologique fut plus tard réinterprétée dans le cadre nouveau de l'évolutionnisme. Et c'est principalement les travaux de Darwin qui mirent à nouveau au premier plan ces organes particuliers. Pour Bonnier, l'hypothèse évolutionniste darwinienne est de dire que « toute l'organisation florale est adaptée, non pas à la fécondation par les insectes en général, mais à la fécondation croisée. […] la fonction des nectaires est de fournir un appât aux insectes visiteurs, et de contribuer par là à opérer le croisement chez les plantes phanérogames »[779]. Bonnier conclut sa revue par l'idée qui semble faire à l'époque consensus, c'est-à-dire voir dans les nectaires des exemples parfaits d'adaptation morphologique :

> « On le voit, les anciennes observations sur le rôle que peuvent remplir les tissus nectarifères dans l'économie de la plante sont abandonnées ; les considérations téléologiques les ont maintenant remplacées. La théorie moderne du rôle des nectaires dans la fécondation croisée est introduite dans l'enseignement en Allemagne, en Angleterre, en Italie. Elle est adoptée par M. Sachs, qui l'expose dans son traité classique de botanique. […]

[776] G. Bonnier, *Les nectaires, étude critique, anatomique et physiologique*, Paris, Masson, 1879. Le jury était composé de Henri Milne Edwards (président) et de Duchartre et Decaisne (examinateurs).
[777] *Ibid*., p. 15.
[778] *Idem.*
[779] G. Bonnier, 1879, *Les nectaires…*, *op. cit.*, p. 17.

> La plante qui a pour sa descendance avantage à être fécondée par croisement doit donc avoir développé dans ses fleurs une source d'attraction pour les insectes. Le principal motif de leur visite est le nectar dont se nourrissent un grand nombre d'entre eux ; aussi les plantes entomophiles ont-elles dans leurs fleurs des nectaires qui servent à produire ce liquide sucré pour les insectes. […]
>
> Il y a donc d'une manière générale, entre les fleurs et les insectes, une adaptation réciproque, et le but final de cette adaptation, c'est la production du croisement chez les Phanérogames. »[780]

Or, pour Bonnier, cette interprétation générale est de beaucoup exagérée[781], et l'ensemble de son travail consista précisément à en minimiser la portée. Pour ce faire, il faut reconsidérer la fonction que les biologistes ont assignée à ces organes. Au lieu de la comprendre en termes d'adaptation, il faut plutôt, selon Bonnier, la caractériser dans le cadre de la physiologie générale de la plante[782]. Un tel travail relève donc de la méthode expérimentale propre à la biologie fonctionnelle ; et c'est par là que Bonnier fit ses premières armes en botanique.

---

[780] *Ibid.*, pp. 19, 22 et 29.

[781] « Il n'est pas un observateur impartial qui, après avoir examiné pendant quelque temps les relations entre les insectes et les plantes, ne soit convaincu de l'exagération ou de l'inexactitude de beaucoup des énoncés qui précèdent. S'il est dégagé de toute idée préconçue, s'il ne laisse pas son imagination l'entraîner au delà des faits positivement constatés, il trouvera certainement que la théorie moderne de l'adaptation réciproque s'appuie beaucoup plus sur de séduisantes hypothèses que sur des réalités. Il ne tardera pas à rencontrer de nombreux exemples qui contredisent sur presque tous les points les assertions précédentes. »
Ibid., p. 30.

[782] « Nous devons donc forcément conclure que : *La théorie moderne sur le rôle des nectaires paraît insuffisante.* Il y a lieu d'étudier à nouveau la physiologie des nectaires par l'expérience et l'observation. »
Ibid., p. 77.

Figure n°23 : ***Quelques aspects anatomo-morphologiques de certains nectaires***
(G. Bonnier, *Les nectaires, étude critique, anatomique et physiologique*, Paris, Masson, 1879)

Sa conclusion débute par une longue citation de Claude Bernard renvoyant à l'idée si caractéristique que toute nutrition, chez les vivants (animaux et plantes), est un processus indirect. Car, et cela ne doit plus constituer une surprise pour nous, le projet de Bonnier fut nettement d'intégrer la fonction particulière des nectaires au régime nutritif global des plantes à fleurs. En physiologiste expérimentateur, il s'autorise en effet à conclure que « *les tissus nectarifères, qu'ils soient floraux ou extra-floraux, qu'ils émettent ou non un liquide au dehors, constituent des réserves nutritives spéciales, en relation directe avec la vie de la plante* »[783]. Cette fonction de réserve est purement physiologique, et selon l'auteur il est vain d'essayer de produire une définition anatomique ou morphologique de ces organes[784]. La vision adaptationniste de Darwin est donc niée, et c'est à nouveau par une citation de l'illustre physiologiste qu'il achève sa conclusion[785].

L'orientation de ce premier travail appelle plusieurs remarques. D'abord, il nous conduit une nouvelle fois à apprécier l'influence prépondérante que Claude Bernard exerça sur la biologie française de la fin du XIXe siècle, et notamment sur les premiers acteurs du néolamarckisme. Son dernier ouvrage, bilan de sa pensée, semble en particulier avoir été la matrice théorique qui entraîna le transformisme français dans cette voie particulière et caractéristique. Ensuite, et ce n'est pas sans rapport avec l'idée précédente, il faut remarquer que ce travail de physiologie expérimentale fut très bien accueilli par la communauté biologique française[786]. Ceci s'explique, au-delà de son aspect bernardien, par l'allure nettement positiviste qu'il revendique[787]. Enfin, de par son bernardisme et de par son positivisme, Bonnier fut donc conduit à minimiser, voire à annuler, l'explication

---

[783] *Ibid.*, p. 206.
[784] *Idem.*
[785] « A ceux qui veulent trouver une explication téléologique de ces accumulations de substances sucrées […] je me contenterai de citer les phrases suivantes [extraites de Claude Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie*, 1878]:
« Le sucre formé dans la Betterave n'est pas destiné à entretenir la combustion respiratoire des animaux qui s'en nourrissent ; il est destiné à être consommé par la Betterave elle-même dans la seconde année de sa végétation. »
« La loi de finalité physiologique est dans chaque être en particulier, et non hors de lui : l'organisme vivant est fait pour lui-même, il a ses lois propres, intrinsèques. Il travaille pour lui, et non pour les autres. »
Ibid., p. 206
[786] Il valut à Bonnier le *Prix de Physiologie expérimentale* en 1880.
[787] Ce que confirme Henri Jumelle :
« Ce souci de ne pas se laisser entraîner à des vues théoriques et de s'attacher, avant tout, notamment à la recherche des causes efficientes, plutôt que d'avoir recours à de nébuleuses explications finalistes, se manifestait chez G. Bonnier dès les premières études qu'il poursuivait en 1878 à l'Ecole Normale sur *Les Nectaires*, études qui, en même temps qu'elles devaient lui valoir, en 1880, à l'Académie des Sciences, le prix de Physiologie Expérimentale, lui servaient en 1879 de thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles. »
H. Jumelle, « L'œuvre scientifique de Gaston Bonnier », *Revue générale de botanique,* 1924, 36, p. 290.

adaptationniste des nectaires au profit d'une explication strictement physiologique. Ce travail, parce qu'il se pose explicitement en opposition avec les interprétations classiques de Darwin, montre donc que dès l'origine, les néolamarckiens français revendiquèrent une vision du vivant nettement moins centrée sur l'idée d'adaptation que ne le furent successivement celles proposées par Darwin puis par Weismann et les néodarwiniens.

Notre hypothèse, que nous espérons avoir largement étayée, est donc que l'évolution tardive de ce transformisme, conduite notamment par Rabaud, Caullery et Blaringhem, n'est en fait que l'actualisation d'une inclination déjà présente à l'origine. Les premiers travaux de Bonnier en sont un exemple particulièrement démonstratif. Ainsi, bien que le néolamarckisme ait eu un temps comme ambition (1880-1900) l'explication de l'adaptation des vivants, ce projet ne fut jamais aussi central que pour les néodarwiniens, ni soutenu par des conceptions théoriques adéquates. La question de l'adaptation ne donna pas naissance aux développements spéculatifs nécessaires, et le renoncement entamé au début du XXe siècle n'est que l'alignement de l'ambition sur les possibilités théoriques réelles offertes par la pensée néolamarckienne française.

En bref, le néolamarckisme n'apportait, à aucun moment de son histoire, une réponse consistante au problème pourtant si crucial de l'adaptation des êtres vivants à leur milieu.

5. L'organisation interne. La question de l'organisation interne des corps vivants n'est actuellement plus distinguée de celle de leur adaptation. La complexité de cette organisation doit s'expliquer, dans le cadre de la Synthèse moderne, comme le sous-produit de l'évolution adaptative dirigée par la sélection naturelle[788]. Cette manière de concevoir l'organisation comme la conséquence d'une série d'adaptations successives est en droite ligne un héritage de la pensée de Darwin lui-même. Néanmoins, aux alentours de 1900, ces deux questions étaient nettement distinguées, au moins dans le cadre de la biologie française[789].

---

[788] Par exemple, on lit chez Futuyama :
« La théorie de l'évolution par sélection naturelle doit rendre compte de l'origine des adaptations complexes qui permettent la survie et la reproduction des organismes qui les présentent ; »
D. J. Futuyama, 1998, *op. cit.*, p. 342. Nous traduisons.

[789] Delage, entre autres, sépare nettement ces deux questions :
« Nous nous trouvons, en somme, devant deux grands phénomènes qui caractérisent l'évolution du monde organique : d'une part, l'apparition des différentes espèces, la différenciation dans tous les groupes que nous offrent les classifications des animaux et des végétaux, la complexité croissante des organismes, leur évolution des formes les plus inférieures aux plus élevées ; d'autre part, l'adaptation des êtres vivants aux conditions et aux nécessités du milieu qui les entoure. Ces deux processus ont lieu simultanément, mais ils sont tout à fait différents par leur nature et ne se superposent nullement. Lorsque, en effet, nous parlons d'animaux supérieurs et inférieurs, nous n'entendons aucunement par là que les premiers soient mieux adaptés que les seconds aux conditions de leur existence : il est certain, au contraire, qu'un protozoaire vit dans son milieu aussi bien qu'un vertébré supérieur dans le sien, et que le parasite le plus dégradé n'a rien à envier sous ce rapport à un animal supérieur obligé, dans sa vie libre, à exercer toutes ses facultés pour préserver son existence contre les danngers

Comme par ailleurs elles l'étaient également pour Lamarck, il est nécessaire que notre analyse rétrospective en fasse autant.

Chez Lamarck, cette question est centrale, et constitue certainement l'origine et la destination de son transformisme. Rappelons que son premier livre sur ce sujet (1802) portait comme titre complet : *Recherches sur l'organisation des corps vivants et particulièrement sur son origine, sur la cause de ses développemens et des progrès de sa composition, et sur celle qui, tendant continuellement à la détruire dans chaque individu, amène nécessairement sa mort*. C'est qu'il y a pour cet auteur une sorte de consubstantialité entre la vie et l'organisation des corps[790]. S'opposant tout à la fois au réductionnisme machiniste et au vitalisme, Lamarck estimait que les seules lois physiques suffisaient à produire la vie, à condition qu'elles s'appliquent au niveau de corps spécifiques, ceux doués d'une certaine organisation interne[791]. La biologie qu'il entendait fonder, science de la spécificité du vivant, devait donc se concentrer sur l'explication de cette organisation interne. Or, si l'on ne s'autorise pas à imaginer des forces supplémentaires voire antagoniques aux forces physico-chimiques classiques, l'unique manière de concevoir une telle explication est de l'articuler au temps. Le transformisme élaboré par Lamarck est précisément cette explication : il tirait sa nécessité théorique de l'obligation pour un *biologiste* de rendre compte de « l'état et de l'ordre des choses » propres aux vivants et qui autorise la continuité et le développement du mouvement vital. En cela, il existe une profonde cohérence épistémologique du système lamarckien. La hiérarchie causale dont nous parlions avant répond à cette exigence d'expliquer d'abord la complexité de certains êtres vivants, et ensuite, c'est-à-dire secondairement, leur adaptation aux circonstances.

---

qui la menacent. […] Il y a donc là deux questions bien distinctes qu'une théorie qui prétendrait embrasser toute la marche de l'évolution devrait résoudre l'une et l'autre. Nous ne voyons, pour le moment, aucun système d'ensemble, du moins aucun système suffisamment élaboré, qui soit capable de le faire. Tous donnent des solutions partielles, tantôt de l'un tantôt de l'autre côté du problème. »
Y. Delage, 1909, *op. cit.*, pp. 335-337.

[790] « La vie est un ordre et un état de choses dans les parties de tout corps qui la possède, qui permettent ou rendent possible en lui l'exécution du mouvement organique, et qui, tant qu'ils subsistent, s'opposent efficacement à la mort. »
Lamarck, 1802, *op. cit.*, p. 71.

[791] « Ces considérations, néanmoins, sont très-différentes de celles qui ont fixé l'attention des savans [ici les vitalistes, comme Bichat] ; car, ayant remarqué que les résultats des lois de la nature dans les corps vivans étoient bien différens de ceux qu'elles produisent dans les corps inanimés, ils ont attribué à des lois particulières, pour les premiers, les faits singuliers qu'on observe en eux, et qui ne sont dus qu'à la différence de circonstances qui existe entre ces corps et ceux qui sont privés de la vie. *Ils n'ont pas vu que les corps vivans, par leur nature, c'est-à-dire par l'état et l'ordre de choses qui produisent en eux la vie, donnoient aux lois qui les régissent une direction, une force et des propriétés qu'elles ne peuvent avoir dans les corps inanimés* ; »
Lamarck, 1809, *op. cit.*, p. 92. Nous soulignons.

Selon Gould, c'est par opposition à cette théorie hiérarchique que Darwin tenta de produire une explication unifiée – car réductionniste – du processus évolutif[792]. Sans nécessairement le suivre sur ce point, car c'est à dessein qu'il espérait montrer que Darwin était allé trop loin dans sa tentative de réduire toute l'explication de l'évolution à la sélection qui s'opère entre les individus dans les populations naturelles, il demeure que l'explication darwinienne fut principalement une explication de l'adaptation et que la question de l'organisation des vivants (et celle connexe du perfectionnement) fut considérée comme secondaire, parfois même gênante. Pour le dire rapidement, Darwin ne s'est jamais soucié de la nature de la vie, position qu'il assuma explicitement[793], et dès lors, n'eut pas à traiter les questions s'y rattachant.

Or, les néolamarckiens français reprochèrent précisément à Darwin cette position[794] ; et pour ce qui les concerne, en « physiciens », ils entendaient bien produire une définition de la vie et ensuite en déduire les modalités de l'évolution des espèces. Ce faisant, ils s'obligeaient à marcher dans les pas de Lamarck, mais pour autant, n'assumèrent pas complètement ce projet. En effet, si l'on peut dire que la théorie de Lamarck présente un haut niveau de cohérence interne[795], ce jugement ne peut s'appliquer à la pensée néolamarckienne, et notamment parce qu'elle ne pouvait plus avoir recours à l'idée de génération spontanée continue. Cette faiblesse, scientifique et épistémologique, se constate aussi par la désolidarisation des questions de la nature de la vie et de celle de l'organisation. Elles ne sont plus, comme chez Lamarck, liées de manière indissociable au sein d'une conception unifiée du vivant. Alors que ce transformisme s'est un temps (à ses début tout au moins) posé comme

---

[792] On peut relever :
« Darwin a formulé son concept central de changement à petite échelle, fondé sur les avantages obtenus par les organismes et expliquant par extrapolation la totalité de l'évolution, dans le but explicite de nier la ntotion de hiérarchie des mécanismes causals envisagée par Lamarck. »
S.-J. Gould, 2007, *op. cit.*, p. 251.

[793] « Ce n'est pas une objection valable de dire que, jusqu'à présent, la science ne jette aucune lumière sur le problème bien plus élevé de l'essence et de l'origine de la vie. Qui peut expliquer ce qu'est l'essence de l'attraction ou de la force de gravité? Personne ne refuse cependant aujourd'hui de suivre toutes les conséquences résultant de cet élément inconnu de l'attraction ; et ceci bien que Leibnitz ait autrefois accusé Newton d'avoir introduit « des propriétés occultes et des miracles dans la philosophie ». »
C. Darwin, 1872, *op. cit.*, p. 421. Nous traduisons.

[794] Chez Le Dantec :
« D'abord Lamarck a cru qu'il fallait expliquer l'évolution par la vie. Darwin a songé à expliquer cette évolution par l'action des facteurs étrangers à la vie, et sans avoir établi au préalable, du moins explicitement, une théorie de la vie. »
F. Le Dantec, 1909, *La Crise…*, *op. cit.*, p. 266.

[795] Dans sa part spécifiquement biologique au moins ; car Lamarck ne parvint jamais totalement à articuler de manière cohérente sa théorie transformiste et sa théorie de la Terre (*Hydrogéologie*, 1802). Sur ce point, voir en particulier : P. Corsi, 2001, *op. cit.*, pp. 145-148 notamment.

une tentative d'explication mécanique de la vie[796], il ne se donna jamais les possibilités théoriques de répondre à cette colossale ambition. Très vite, il ne fut plus qu'une explication incomplète de l'adaptation, pour finalement s'appauvrir en une simple description de la transformation, au sens faible de changement.

L'illustration la plus marquée de cette perte de cohérence engendrée par la désolidarisation des questions de la nature de la vie et de l'organisation se lit dans l'œuvre de Perrier. Plus que tout autre, du fait de sa théorie coloniale et de sa bonne connaissance des œuvres de Lamarck, on aurait pu attendre de ce zoologiste qu'il articulât ces deux problématiques. Il n'en fut rien. Pour Perrier, comme pour ses contemporains, la vie n'est pas liée à l'organisation des corps, à quelque échelle que ce fût[797]. Elle existe au sein d'êtres sans structure, les monères haeckeliennes, et ne semble lier qu'à cette substance particulière qu'est le protoplasme, identifié au sarcode homogène de Dujardin. Certes, à partir de la fin des années 1890[798], on pensa bien que ce substratum de la vie était loin d'avoir la simplicité architecturale qu'on lui prêtait au départ ; mais cette organisation microscopique (nous dirions moléculaire), d'une part était inaccessible aux moyens d'investigations de l'époque, et d'autre part était prise comme une donnée et non pas comme ce qu'il fallait expliquer[799]. Surtout, elle était regardée comme insignifiante en comparaison de la constitution *chimique* du protoplasme, véritable cause de ses propriétés vitales. Le transformisme, et d'abord celui de

---

[796] On lit chez Perrier dans son article fondateur de 1879 :
« On peut donc affirmer qu'il n'y a pas de substance dont la production ne puisse avoir lieu que sous l'action de la vie. Les organismes n'ont pas de chimie qui leur soit propre, ils n'ont pas non plus de physique particulière. […] L'organisme lui-même apparaît comme une machine tantôt simple, tantôt plus ou moins complexe, soumise dans tous les cas aux lois rigoureuses de la mécanique, ne les transgressant jamais. » p. 892
Plus loin, il conclut :
« Le monde entier se trouve ainsi enfermé dans une même formule, obéit à une seule loi, l'*Evolution*. La théorie de la *Descendance* paraît à nombre d'esprits le couronnement de l'édifice si laborieusement construit par les physiciens et les chimistes. » p. 895
E. Perrier, « Le transformisme… », 1879, *op. cit.*

[797] De façon claire, il déclare au début de son maître-livre :
« Entre les substances vivantes et les composés chimiques, il y a donc un hiatus manifeste ; la biologie n'est pas la suite de la chimie organique. Il n'est pas indifférent toutefois d'avoir montré que la Vie n'est pas, comme on l'a cru longtemps, la conséquence de l'organisation, qu'elle existe avec tous ses caractères dans une classe de substances tout aussi simples, au point de vue de la structure, que les composés chimiques. […] Le jour où l'on verrait la structure du protoplasme, on serait bien près de voir aussi celle des composés chimiques, et cela indique nettement dans quelle mesure nous pouvons affirmer que le protoplasme est dépourvu d'organisation ou, ce qui revient au même, qu'il est homogène. »
E. Perrier, 1881, *op. cit.*, p. 44

[798] Voir l'ouvrage somme de Delage sur cette question : Y. Delage, 1895, *op. cit.*

[799] Tojours chez Perrier :
« Les protoplasmes se sont formés une fois pour toutes ; ils ont apparu avec des facultés particulières qui ont réglé leur évolution, concurremment avec les conditions extérieures ; étant données ces conditions, la marche de leur évolution s'est trouvée aussi rigoureusement déterminée que le sont aujourd'hui les diverses transformations des composés chimiques. »
Ibid., p. 53.

Perrier, expliquait donc les productions de la vie, et éventuellement leurs complications anatomiques, mais, contrairement aux ambitions épistémologiques qu'affichaient les néolamarckiens, ne renseignait pas sur la nature de la vie ; et cet échec fut selon nous d'abord la conséquence de la disparition de la question de l'organisation interne dans le champ des problématiques néolamarckiennes[800].

La biologie est une science très particulière, dès l'origine attachée à la description et à l'explication de structures, aux différents niveaux d'échelle accessibles. Si le projet de Lamarck n'intéresse pas que les historiens passionnés d'érudition, c'est parce qu'il proposait une vision particulièrement riche de cette conception. Le néolamarckisme se développa au moment même où la question des rapports entre la vie et l'organisation interne fut provisoirement éclipsée, car on pensait alors, et en France particulièrement, que la seule chimie serait capable de rendre compte des attributs vitaux du protoplasme. Ce constat général fut amplifié par le désintérêt de beaucoup de ces biologistes pour la morphologie, y compris la morphologie intracellulaire. Dans un tel contexte, il n'est guère étonnant que l'explication néolamarckienne se détournât des questions d'organisation.

Cette revue des principales questions que doit rencontrer une théorie de l'évolution appelle une conclusion évidente : le néolamarckisme français n'expliquait presque rien. Certes, il rendait compte de la similarité structurale des vivants et de la succession des archives paléontologiques, mais simplement en souscrivant à l'hypothèse, non spécifiquement néolamarckienne, d'une évolution ayant procédé par branchements successifs. Sur ce point, il se contentait d'adopter, du bout des lèvres pour certains, l'idée d'une phylogenèse arborescente, et comme le notait justement Y. Conry était « à égalité de sous-théorie avec le

[800] C'est peut-être le souhait d'un retour à ce type de questionnement que Delage formulait lorsqu'il déclarait :
« Il en est une autre, celle de la différenciation graduelle, du progrès dans l'organisation des êtres. Car, sans exagérer la régularité du processus, nous constatons cependant que les formes supérieures sont apparues après les formes inférieures et aux dépens d'elles, et que cette évolution a été irréversible. Ne coïncidant pas avec les progrès de l'adaptation, elle n'a d'explication à attendre ni de la sélection naturelle, ni des idées lamarckiennes. On ne peut essayer de la comprendre qu'en remontant à la source de la vie : à la contsitution physico-chimique de la cellule. A mesure que la vie des êtres se poursuit, de nouvelles substances chimiques sont constamment introduites dans la cellule et de nouvelles actions physiques sont éprouvées par elle. Aucune de ces influences ne passe sans laisser de traces ; leurs effets s'emmagasinent et la constitution chimique du contenu cellulaire se complique ainsi de plus en plus. Le nombre de substances chimiques différentes y devient de plus en plus grand, permettant des différenciations histologiques nouvelles et contribuant ainsi à la complexité croissante de l'organisation. C'est là, évidemment, une explication trop générale ; la véritable réponse ne nous sera donnée que quand nous pourrons constater cette complication croissante et comprendre comment tels processus chimiques font naître telle structure histologique. »
Y. Delage, 1909, *op. cit.*, p. 344.

darwinisme »[801]. Quant aux questions autrement plus ardues de l'adaptation et de l'organisation des vivants, il n'en produisit jamais d'explication réellement consistante. Nous n'entendons pas ici, est-il besoin de le préciser, une explication *vraie*, quelque puisse être le sens que l'on donne à ce mot, mais simplement une explication déployée, affichant ses ambitions et possédant une certaine cohérence interne. L'explication de Lamarck, si elle est aujourd'hui regardée comme non conforme aux données de l'expérience, demeure globalement cohérente et bien spécifiée ; ce ne fut pas le cas, loin s'en faut, de l'explication néolamarckienne.

Une théorie qui n'expliquait finalement plus rien, voilà donc le jugement qu'il semble falloir porter sur cet étrange objet historique et épistémologique que fut le néolamarckisme français. Ce transformisme phénoménaliste et positiviste, a-théorique par essence, ne pouvait donc guère prétendre à s'insérer dans un processus de développement historique, sinon par opposition et réaction à des paradigmes concurrents. Il demeura de fait parfaitement immobile. Tel fut, à notre avis, l'histoire du néolamarckisme français.

[801] Y. Conry, 1993, *op. cit.*, p. 496.

CONCLUSIONS

De la complexité des thèses de Lamarck, les néolamarckiens français n'ont finalement retenu que les principes expérimentables, soient ceux attestant l'action des milieux sur le vivant. L'évolution, en tant que phénomène naturel mécanique, devait être un processus causalement déterminable, et c'est bien cette idée qu'ils ont poursuivie pendant plus de soixante-dix ans. L'expérimentation contrôlée paraissait la seule voie possible de compréhension scientifique de la transformation des vivants. Cette inclination renvoie à une conception mécaniste classique de la causalité, transposée depuis la physiologie vers le champ de l'évolutionnisme. Il s'agissait d'apporter au transformisme la scientificité qui lui avait manqué jusqu'à présent, et qui nécessitait de répudier définitivement tout recours à la finalité ; les causes finales, dernier avatar de la scolastique, devaient s'effacer au profit des seules causes mécaniques, quitte à nier catégoriquement la réalité de l'adaptation des vivants. C'est cette posture épistémologique qui structura le néolamarckisme français. Notons qu'elle permettait également de nourrir l'espoir d'un contrôle déterministe de la nature, thème qui ne fut pas sans importance au moment où la France se dotait d'un empire coloniale dont il fallait tirer tous les bénéfices possibles[802]. L'acceptation du transformisme ne fut donc pas l'occasion d'une rupture, ni dans la manière de poser les questions (en physiologiste), ni dans la façon d'y apporter des réponses (en expérimentateur).

La lecture que nous proposons de cette histoire n'ignore pas, cependant, qu'il y eut des points de divergence entre ces différents biologistes. Edmond Perrier proposa une vision très personnelle du processus évolutif, nettement moins empiriste et certainement en partie influencée par la Naturphilosophie. Ceci l'amena à des conceptions parfois concordantes avec celles que proposaient les néolamarckiens américains, et notamment parce qu'il utilisait le principe de récapitulation d'une façon équivalente, c'est-à-dire comme moteur actif de la phylogenèse (voir son concept de tachygénèse). L'éclectisme de Giard fut en regard très différent, car nettement plus critique et montrant une bien meilleure compréhension des enjeux épistémologiques. Incontestablement, il fut celui qui avait le mieux cerné la

[802] Sur ce point, Costantin fut certainement le plus explicite car le plus concerné. Durant près de vingt ans, il fut en effet titulaire de la chaire de Culture du Muséum, et à ce titre très impliqué dans le travail de valorisation agronomique des terres coloniales. On lira avec intérêt le livre qu'il consacra en 1906 à ces questions :
J. Costantin, *Le transformisme appliqué à l'agriculture*, Alcan, 1906.

complexité des questions liées à l'évolution des espèces, et fut plus prudent que ses collègues quant à la possibilité de les résoudre en les traitant à la façon du physiologiste. Ses disciples, le plus souvent, ne retinrent que la part ouvertement critique de son œuvre, et la développèrent avec une intransigeance qui conduisit au dogmatisme (Le Dantec, Rabaud). Seul Maurice Caullery montra une ouverture intellectuelle qui s'inscrivait dans l'esprit des conceptions giardiennes. Quant aux botanistes, ils se réfugièrent encore davantage dans l'empirisme positiviste strict, ne s'autorisant que rarement à théoriser leurs idées sur la variation et partant sur l'évolution des espèces.

Nous n'ignorons pas non plus que ce transformisme a certainement connu des analogues dans la biologie occidentale de l'époque. Il faudrait pour s'en assurer procéder à l'inventaire et à la comparaison des autres néolamarckismes nationaux. La volonté de compléter le darwinisme en dévoilant la cause de la variation fut un lieu commun de la pensée biologique de la fin du XIXe siècle, et nécessitait de ne pas dissocier les questions de l'évolution, de l'hérédité et du développement embryonnaire. Ce qui caractérise peut-être le cas français, c'est la réponse physiologique, expérimentale, et nutritive qui fut proposée. Néanmoins, on trouverait à coup sûr des conceptions très voisines là où l'expérimentalisme et le physicalisme furent des postures régnantes. Il est ainsi possible que les thèses de Hans Przibram et de ses élèves viennois fussent sur quelques points proches de celles du néolamarckisme français[803]. Ceci amène plusieurs remarques.

D'abord, il est incontestable que le mode de causalité introduit dans les sciences du vivant par Darwin ne fut pas compris par l'immense majorité des biologistes, et ce jusque finalement très tard dans le XXe siècle. C'est que celui-ci s'opposait à la représentation spontanée de la causalité. D'ailleurs, la causalité darwinienne continue d'être un objet d'interrogation pour la philosophie des sciences, au même titre que certains énoncés de la mécanique quantique, comme en témoigne la quantité de travaux qui lui sont consacrés depuis une trentaine d'années[804]. Aussi le titre de l'ouvrage de P.J. Bowler (*The Eclipse of Darwinism*) n'est-il certainement pas suffisamment ambitieux, car pour qu'il y ait éclipse, il faut au préalable qu'un astre ait brillé. Or, le nombre de scientifiques qui maîtrisaient réellement les subtilités du principe de sélection naturelle nous semble avoir été extrêmement

[803] Au moins si l'on fait abstraction de la théorie de l'apogenèse qu'il développa à partir de la fin des années 1920. H. Przibram, « Théorie apogénétique de l'évolution des organismes », *Revue générale des Sciences*, 1929, 40, pp. 293-299.

[804] Voir par exemple E. Sobber, *The Nature of Selection*, *Evolutionary Theory in Philosophical Focus*, The University of Chicago Press, 1993 (1984).

faible. Thomas Huxley lui-même ne paraît pas devoir être considéré comme un véritable darwinien[805].

Ceci s'explique en partie par la prégnance de la représentation mécaniste de la causalité dans les sciences, et en l'occurrence dans les sciences du vivant. En France, elle se fit essentiellement par l'entremise de la physiologie, et constitua une inclination puissamment enracinée dans la culture biologique, jusqu'à aujourd'hui. Elle fut incontestablement renforcée par la conception protoplasmique de la vie, qui ne permettait guère d'envisager que l'évolution procède à un autre niveau que celui de la substance des organismes individuels. Or, nous l'avons constaté, cette perspective épistémologique, associée à l'ontologie protoplasmique de la plupart des biologistes, ne s'est pas révélée féconde lorsqu'il s'est agi de proposer une explication des phénomènes évolutifs. Cet échec éclaire à quel point la rationalité est elle-même un produit de l'histoire, et donc relative à un espace-temps donné. Il n'est jamais certain qu'un mode de rationalité puisse s'exporter d'un champ disciplinaire vers un autre. Bien au contraire, il apparaît plus probable qu'il faille substituer à l'idée d'une rationalité universelle, celle de rationalismes locaux, chacun étant construit en fonction de l'objet sur lequel il opère.

Ce constat amène aussi à relativiser le caractère exceptionnel du cas français. Ce qui caractérisa la communauté française, ce ne fut pas l'idée que le darwinisme demandait à être complété par l'explicitation des facteurs primaires de l'évolution, mais plutôt l'intransigeance avec laquelle ces biologistes allaient maintenir leurs positions de principe tout au long de cette histoire. Cette cohérence et cette fidélité se muèrent progressivement en dogmatisme, caractère renforcé et amplifié par le centralisme du système universitaire, qui permettait à quelques mandarins de contrôler l'essentiel de la recherche et de l'enseignement. Là où il y eut conjointement plusieurs voies de recherche à l'étranger, il y en eut essentiellement une en France, celle qui finalement s'avéra la plus stérile.

Enfin, pour conclure ce travail, nous nous autorisons deux incursions dans l'actualité de la biologie évolutionniste. Notons, en premier lieu, que les postulats qui furent à la base de la pensée néolamarckienne ont peut-être favorisé, en retour, l'acceptation du programme de l'*Evo-devo* en France. Cette idée a déjà été récemment indiquée par M. Morange[806], et mériterait un examen historiographique qui dépasse de beaucoup les bornes de notre étude. A lire Maurice Caullery, en 1931, on ne peut douter cependant que seule l'explicitation des liens

[805] Ce que Bowler suggère d'ailleurs également. P.J. Bowler, *Darwin*, Flammarion, 1995 (1990).
[806] M. Morange, « French Tradition and the Rise of Evo-devo », *Theory in Biosciences*, 2007, 126, 4, pp. 149-153.

entre l'ontogenèse et la phylogenèse constituait pour ces biologistes et leurs successeurs la clef de la compréhension de la mécanique évolutive[807].

Cette hypothèse nous conduit directement à la seconde incursion, car elle n'est absolument pas posée dans l'idée de sous-entendre que, finalement, les néolamarckiens auraient pu avoir *raison* sur l'un ou l'autre point. Comme nous l'avons indiqué à plusieurs reprises, les jugements que nous avons formulés à l'encontre de ce que fut le néolamarckisme français ne doivent pas être compris comme nécessitant l'inexistence dans la nature de processus peu ou prou équivalents à ce qu'il est convenu d'appeler l'hérédité des caractères acquis. Depuis maintenant plus d'une dizaine d'années, le développement de l'épigénétique semble bien montrer, au contraire, qu'il existerait une certaine forme d'hérédité flexible, et que la science doit désormais l'intégrer à ses schémas explicatifs. Pour s'en convaincre, on lira avec profit le livre très stimulant co-écrit par Eva Jablonka et Marion J. Lamb, au titre volontairement provocateur : *Epigenetic Inheritance and Evolution, The Lamarckian Dimension*.

Nous n'avons pas traité notre sujet en scientifique, mais en épistémologue. Notre projet n'était pas d'assurer par le détour de l'histoire la non existence de ce mode d'hérédité, mais bien de décrire et de rendre intelligible la non réussite des explications transformistes telles qu'elles furent construites par les néolamarckiens français. Que l'hérédité flexible existe est une chose, que la voie tracée par ces biologistes permette d'arriver à une compréhension du processus évolutif en est une autre. Ce que nous espérons avoir montré, c'est que telle qu'elle fut incarnée, la pensée néolamarckienne ne permettait pas l'élucidation des questions internes au champ de l'évolutionnisme. Aussi notre propos nous a-t-il parfois conduit à aller au-delà de l'évidence historique ; car s'il est un fait que l'épigénétique, et d'abord parce qu'elle trouve son identité en référence à la science classique de l'hérédité, n'est pas une discipline née d'une ramification néolamarckienne, nous inclinons à penser que le récit de l'historien rejoint ici le jugement de l'épistémologue, et suggérons que les choses, au moins pour le cas français, *devaient* se passer ainsi.

[807] « L'avenir est donc à une étude expérimentale de la différenciation ontogénique et de la croissance, étude déjà commencée du reste sous le titre de mécanique de développement ; le secret de l'Evolution semble bien être dans la découverte des moyens de provoquer dans ce mécanisme compliqué des ruptures d'équilibre et des liens entre cet équilibre et l'action des conditions extérieures sur l'organisme. »
M. Caullery, 1931, *op. cit.*, p. 399.

NOTICES BIOGRAPHIQUES

Ces notices doivent permettre de s'orienter rapidement dans la biographie des principaux auteurs étudiés. Elles ont été rédigées en réduisant au strict nécessaire les éléments non directement reliés à l'activité scientifique des protagonistes. Même au sein de cette dernière, les travaux concernant plus directement le transformisme ont été privilégiés. Une place équivalente a été accordée à chaque biologiste (2 pages). Pour davantage de détails, nous renvoyons systématiquement aux sources que nous avons mis à profit pour rédiger ces notices. Le classement est simplement alphabétique.

1. BONNIER Gaston (1853-1922)
2. CAULLERY Maurice (1868-1958)
3. COSTANTIN Julien (1857-1936)
4. DELAGE Yves (1854-1920)
5. GIARD Alfred (1846-1908)
6. LE DANTEC Félix (1869-1917)
7. PERRIER Edmond (1844-1921)
8. RABAUD Etienne (1868-1956)

Gaston BONNIER (1853-1922)[808]

1853 : naissance à Paris le 8 avril, au sein d'une riche famille originaire de Lille. Gaston Bonnier fit ses études secondaires au lycée Henri IV, où il fréquenta notamment Emile Boutroux et Emile Picard.

1870 : s'enrôle comme artilleur dans l'armée française durant la guerre contre la Prusse.

1871 : long séjour dans les Alpes dauphinoises, en compagnie de son cousin et futur collaborateur, Georges de Layens. Le jeune Bonnier y découvre les techniques de l'apiculture. Selon plusieurs observateurs, ce séjour marqua durablement Bonnier et l'amena à s'intéresser aux nectaires (travaux de thèse) et aux caractéristiques des flores alpines.

1873 : intègre l'ENS, notamment dans la perspective de préparer le concours de l'agrégation des sciences physiques et naturelles, disciplines encore réunies sous un seul concours à l'époque.

1875 : obtient une licence de sciences physiques ainsi qu'une licence de mathématiques.

1876 : est reçu premier au concours de l'agrégation, ce qui lui permet de devenir agrégé-préparateur à l'ENS. Il débute ses travaux de physiologie expérimentale, sous la conduite de Philippe Van Tieghem.

1877 : Bonnier est nommé chargé de conférences à l'ENS. Il obtient une licence de sciences naturelles.

1878 : il est envoyé en mission scientifique, en compagnie de Charles Flahault, en Suède et en Norvège par le Ministère de l'Instruction Publique. Ce voyage est l'occasion pour Bonnier de constater la profonde ressemblance des flores arctiques et alpines, point de départ de son projet de création du transformisme expérimental.

1879 : soutient sa thèse de doctorat consacrée à l'étude expérimentale de la physiologie et de l'anatomie des nectaires (*Les Nectaires, étude critique, anatomique et physiologique*). Ses travaux sont récompensés par le prix de physiologie expérimentale (1880). La même année, il est nommé maître de conférences de botanique à l'ENS.

---

[808] Sources utilisées :
Dossier personnel aux Archives de l'Académie des sciences.
G. Bonnier, *Notice sur les travaux scientifiques de M. Gaston Bonnier*, Crété, 1894.
G. Bonnier, *Supplément à la notice sur les travaux scientifiques de M. Gaston Bonnier*, Crété, 1896.
M. Molliard, *Notice sur la vie et les travaux de Gaston Bonnier*, Paris, 1923.
Ad. Davy de Virville, *Gaston Bonnier* , Laval, 1923.
H. Jumelle, « L'œuvre scientifique de Gaston Bonnier », *Revue générale de botanique*, 1924, t. 36, pp. 289-307.
A. M. Latour, « Bonnier Gaston », *Dictionnaire de biographie française*, 1954, VI, p. 1039.
R. Schwartz Cowan, « BONNIER, GASTON », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1970, II, pp. 290-291.
P. Tort, « BONNIER Gaston 1853-1922 », *in* P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 375-376.

1882 : débute ses expériences de cultures comparées, en plantant dans les Alpes, dans des stations d'altitude croissante, différents pieds d'Angiospermes. Les cultures témoins sont réalisées pour l'essentiel à Fontainebleau.

1887 : devient professeur de botanique à la Faculté des sciences de Paris (Sorbonne). Ses travaux de classification botanique lui valent déjà une grande notoriété, puisqu'il obtient cette même année, en compagnie de Georges de Layens, le prix de la Fons-Mélicocq pour la *Flore du Nord de la France et de la Belgique*.

1888 : publie ses premiers résultats quant à l'action du climat sur l'anatomie et la morphologie des végétaux (« Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes », *Bulletin de la Société Botanique de France*, t. XXXV, 1888, pp. 436-439).

1890 : fonde le laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, dont il restera le directeur jusqu'à son décès. C'est là que seront conduites la plupart des recherches portant sur le transformisme expérimental en botanique, Bonnier y développant une véritable école de botanistes expérimentateurs. Depuis un an, il disposait d'un outil de communication important, grâce à la *Revue générale de botanique* dont il était également le directeur.

1893 : publie un article clef, « L'anatomie expérimentale » (Revue scientifique, 1893, pp. 225-231), dans lequel Bonnier justifie l'emploi des principes bernardiens pour résoudre les grandes questions posées par l'hypothèse transformiste.

1895 : dresse un premier bilan de ses travaux d'anatomie expérimentale (« Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin », Annales des Sciences naturelles, Botanique, XX, 1895, pp. 217-360). Bonnier insiste sur le fait que les seuls paramètres physiques du climat sont les *causes* de l'adaptation des végétaux.

1897 : le 8 mars, Bonnier est élu membre de la section de botanique de l'Académie des sciences.

1907 : publie le livre *Le Monde végétal*, dans lequel il interprète de manière explicitement lamarckienne les résultats du transformisme expérimental.

1920 : publie de nouveaux articles qui dressent le bilan, toujours dans une perspective lamarckienne, de plus de trente années de cultures comparées et expérimentales. Réalise également des expériences inverses, en cultivant en plaine des plants qui s'étaient acclimatés aux hautes altitudes. Bonnier observe alors un retour rapide à la morphologie initiale, sans que cela n'entame sa confiance dans son interprétation générale. Il conclut son dernier article en affirmant que « dès le début de l'évolution des plantes il se manifeste déjà une notable adaptation au climat alpin, ce qui vient encore, ainsi que les résultats de mes anciennes expériences, à l'appui des idées de Lamarck, confirmées par de nombreuses recherches, notamment celles de M. Molliard, sur la morphologie expérimentale des végétaux ».

1922 : décède à Paris le 30 décembre 1922.

Maurice CAULLERY (1868-1958)[809]

1868 : naissance à Bergues, dans le nord de la France, le 5 septembre, au sein d'une famille de militaires. Caullery fait ses études secondaires au lycée de Douai.

1887 : est reçu premier au concours d'entrée à l'ENS, se classe également en bonne position à celui de l'Ecole polytechnique. Le décès brutal de son père, le 7 juillet (septicémie), l'engage à choisir l'ENS. Il y rencontre Félix Mesnil, qui deviendra son collaborateur, son ami, et son parent (Mesnil épouse la sœur de Caullery le 27 janvier 1893). Il assiste aux premiers cours de Giard à Paris, ce qui contribue grandement à l'orienter vers l'étude de la biologie.

1891-1892 : après avoir été reçu premier au concours de l'agrégation de sciences naturelles, il obtient avec F. Mesnil une bourse pour un voyage d'études à travers toute l'Europe. Les deux étudiants visitent les principaux laboratoires de recherche, et rencontrent les grandes figures de la biologie de l'époque (Hertwig, Boveri, Haeckel, Flemming, Engelmann, Weber, Pelseneer).

1892 : devient agrégé-préparateur de zoologie à l'ENS. Débute ses recherches sur les Ascidies, sous la conduite d'Alfred Giard et les conseils de Charles Julin.

1895 : soutient sa thèse de doctorat, *Contributions à l'étude des Ascidies composés*. Devient préparateur à la faculté des sciences de Paris.

1896 : échange son poste avec celui de Félix Le Dantec, qui désirait retourner à Paris. Caullery devient donc maître de conférences à la Faculté des sciences de Lyon. Il y restera cinq ans et laisse le souvenir d'un professeur de grande qualité. Durant la même année, il s'affiche nettement comme soutien au capitaine Dreyfus. Dès cette année, il profite de ses étés pour explorer la faune de l'anse de Saint-Martin avec l'aide de F. Mesnil. Ils y effectueront de nombreuses découvertes zoologiques, notamment d'espèces parasites.

1897 : Caullery publie plusieurs articles sur les Spirorbes, à l'occasion desquels il formule pour la première fois ses préférences pour l'hypothèse lamarckienne.

---

[809] Sources utilisées :
Dossier personnel aux Archives de l'académie des sciences. Notamment : P.P. Grassé, « Notice nécrologique de M. Caullery », *C.R.Ac.Sci.*, séance du 28 juillet 1958 ; L. Gallien, *Maurice Caullery*, Imprimerie Declume, Lons-le-Saunier, 1958 ; E. Fauret-Fremiet, *Notice sur la vie et les travaux de Maurice Caullery*, 1960 ; L. Baude, *La vie et les travaux de Maurice Caullery*, Douai, 1964.
M. Caullery, *Titres et travaux scientifiques (1894-1908) de Maurice Caullery*, Laval, 1908.
M. Caullery, *Supplément (1909-1920)*, Paris, 1920.
M. Caullery, *Supplément II (1921-1928)*, Laval, 1928.
A. Tétry, « CAULLERY, MAURICE », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1971, III, pp. 148-149.
M. Caullery, *Maurice Caullery, un biologiste au quotidien (1868-1958)*, présenté par Eva Telkes, Presses Universitaires de Lyon, 1993. Avec une préface d'Etienne Wolff.
M. Delsol, « CAULLERY Maurcie 1868-1958 », *in* P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 545-547.

1900 : Caullery est nommé maître de conférences puis professeur de zoologie à la Faculté des sciences de Marseille, en remplacement de A. F. Marion, décédé. La même année, il épouse Sabine Hubert, avec qui il aura quatre enfants.

1903 : revient à Paris, en qualité de maître de conférences au laboratoire d'évolution des êtres organisés (Sorbonne), dirigé par A. Giard.

1906 : de février à juin, Caullery travaille à la station de zoologie marine de Naples, fondée par Anton Dohrn, et devient à cette occasion le premier Français à se rendre officiellement dans ce haut lieu de la science prussienne. Il y côtoie notamment H. Driesch et H. Speman.

1909 : à la suite du décès d'Alfred Giard, Caullery est nommé directeur du laboratoire d'évolution des êtres organisés. Il partage également la direction de la station de zoologie marine de Wimereux et participe au comité de rédaction du *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, la revue fondée par Giard.

1915 : est élu président de la Société zoologique de France. La même année, Caullery publie ses premiers travaux sur le parasite *Xenocoeloma brumpti* et ses rapports avec son hôte. Ceux-ci vont contribuer à le convaincre qu'il est impossible de renoncer à l'idée d'une adaptation morphologique des organismes (thèses de Rabaud).

1916 : se rend à Harvard (USA), en tant qu'*exchange professor*. En profite pour visiter de nombreux laboratoires, dont celui de T. Morgan et celui de C.B. Davenport. Ce séjour l'amène à regretter l'organisation de la recherche en France, et principalement son centralisme étatique. Commence à douter que la connaissance des mécanismes de l'évolution puisse trouver une réponse expérimentale.

1923 : inaugure le nouveau laboratoire d'évolution des êtres organisés, boulevard Raspail. Les travaux avaient débuté dès 1914, mais avaient été arrêtés par la guerre.

1924 : participe activement à la fondation des Presses Universitaires de France, sur le modèle des maisons d'édition universitaires américaines. Commence à s'investir dans un travail d'historien de la biologie (publication en 1925 du livre *Histoire des sciences biologiques*).

1928 : le 7 mai, est élu membre de la section d'anatomie et zoologie de l'Académie des sciences.

1931 : publie son livre le plus important, *Le problème de l'évolution*. Il y expose l'état actuel de la question des mécanismes évolutifs. Il avoue son insatisfaction, et laisse penser qu'il faille renoncer au principe d'actualisme, l'évolution semblant s'être quasiment arrêtée depuis déjà plusieurs milliers d'années.

1941 : publie le premier numéro de la collection *Que sais-je ?* (PUF) consacré aux *étapes de la biologie*.

1958 : le 13 juillet, décède à Paris.

Julien COSTANTIN (1857-1936)[810]

1857 : naissance à Paris, le 16 août, au sein d'une famille de commerçants aisés.

1875-1877 : élève au lycée Charlemagne, en mathématiques spéciales.

1877 : réussit les concours de l'ENS et de l'Ecole polytechnique. Choisit finalement d'intégrer l'Ecole normale.

1879 : obtient la licence ès sciences mathématiques et physiques.

1880 : est reçu au concours de l'agrégation de sciences physiques et naturelles. Devient agrégé-préparateur à la rue d'Ulm.

1881 : obtient la licence ès sciences naturelles. Débute ses travaux d'anatomie expérimentale, sous le patronage de Philippe Van Tieghem, dans son laboratoire de la rue d'Ulm.

1883 : soutient sa thèse de doctorat consacrée à l'*Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des dicotylédones*, ce qui lui permet d'être nommé maître de conférences à la Faculté des sciences de Bordeaux. Pour la seule fois de sa carrière, Costantin quitte Paris (pour quelques mois seulement). Ses premiers travaux lui valent le prix Bordin.

1884 : grâce à l'appui de Van Teghem, Costantin est nommé aide-naturaliste dans la chaire de Botanique, Organographie et Physiologie végétale du Muséum. Costantin y poursuit ses travaux d'anatomie expérimentale.

1887 : Costantin est nommé maître de conférences de botanique à l'ENS. Il réoriente ses travaux vers l'étude des champignons inférieurs (Mucédinées), ce qui l'amène à délaisser le champ du transformisme expérimental pour celui de l'étude taxinomique et de la pathologie.

1898-1899 : publie successivement deux ouvrages dans lesquels il affirme sa compréhension lamarckienne de l'évolution végétale : *Les végétaux et les milieux cosmiques* (1898), *La nature tropicale* (1899).

---

[810] Souces utilisées :
Dossier pernsonnel aux Archives de l'Académie des sciences.
J. Costantin, *Notice sur les travaux scientifiques de M. J. Costantin*, Crété, 1901.
J. Costantin, *Supplément à la notice sur les travaux de M. J. Costantin*, Crété, 1908.
J. Perrin, *C.R.Ac.Sci.*, 1936, 203, pp. 1037-1039.
L. Blaringhem, « Julien Costantin (1857-1936), biologiste », *Volume publié à la mémoire de Julien Costantin*, sous la direction de F. Allorge et L. Blaringhem, Masson, 1937.
Y. Chatelain, « Costantin Julien », *Dictionnaire de biographies française*, 1961, IX, pp. 790-791.
L. Plantefol, « COSTANTIN, JULIEN », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1971, III, p. 429.
P. Tort, « COSTANTIN *Julien* Noël 1857-1936 », in P. Tort, *Dictoinnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 709-710.
P. Jaussaud, « Costantin Julien, Noël », in P. Jaussaud, E.-R. Brygoo, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies*, Publications du Muséum, collection Archives, 2004, pp. 149-150.

1901 : succède à Maxime Cornu dans la chaire de Culture du Muséum. En réponse aux attaques des weismanniens et aux prétentions de la nouvelle génétique, il publie un petit livre dans lequel il fait le bilan de l'ensemble des faits qui soutiennent l'hérédité des caractères acquis (*L'Hérédité acquise*). Du fait de ses nouvelles attributions, il est conduit à s'intéresser à la mise en valeur agricole des colonies, ce qui le conduira notamment à indiquer comment la théorie lamarckienne permettrait de fructueuses applications horticoles et agricoles (*Le transformisme appliqué à l'agriculture*).

1907 : devient président de la Société botanique de France.

1909 : publie un article dans la *Revue scientifique* à l'occasion du centenaire de la mort de Darwin. Il y réaffirme le projet du transformisme expérimental, à savoir compléter les thèses de Darwin en indiquant les causes de la variation.

1912 : le 18 mars, Costantin est élu membre de la section de botanique de l'Académie des sciences.

1914 : s'intéresse tout particulièrement au phénomène de la symbiose, et notamment chez les Orchidées (travaux avec son élève Noël Bernard). Publie en 1917 *La Vie des Orchidées*. Son seul fils, physicien prometteur, est tué au front.

1919 : remplace son beau-père, P. Van Tieghem, à la tête de la chaire de Botanique, Organographie et Physiologie végétale du Muséum.

1927 : Costantin tombe malade, ce qui limite considérablement ses activités.

1932 : prend officiellement sa retraite.

1934 : publie son dernier texte important dans les *Annales des sciences naturelles* (« Aperçu historique des progrès de la botanique depuis cent ans 1834-1934 »). Il continue de plaider pour une conception lamarckienne de l'évolution, la variation étant produite par le milieu. C'est dans cette perspective qu'il interprète les résultats de mutagenèse provoquée (action du radium sur le Datura) de Blakelsee.

1936 : le 17 novembre, décède à Paris.

Yves DELAGE (1854-1920)[811]

1854 : naissance à Avignon, le 13 mai. Yves Delage est le cinquième enfant d'une famille peu argentée. Le père, Charles, est receveur des contributions. Delage fait ses études secondaires comme interne au collège de Chatellerault.

1873 : après l'obtention de deux baccalauréats (ès sciences et ès lettres), il est réformé du service militaire, semble-t-il déjà en raison d'une vue déficiente. Delage en profite pour s'installer à Paris où il débute des études de médecine.

1876 : du fait d'un souci administratif, Delage dispose d'un peu de temps libre. Il le met à contribution pour assister à différents cours dans les grandes institutions scientifiques de la capitale. C'est à cette occasion qu'il fait la connaissance de Henri de Lacaze-Duthiers. Il se passionne alors pour la zoologie. Il intègre son laboratoire, et sur ses conseils mène de front ses études de médecine et des études de sciences naturelles. Durant ses vacances, il travaille sur les Crustacés à la station de Roscoff, travaux qui seront à la base de sa thèse de doctorat.

1878 : obtient la licence de sciences naturelles. Il est aussitôt nommé préparateur au laboratoire de Roscoff.

1881 : un an après être devenu docteur en médecine, il soutient sa thèse de doctorat ès sciences naturelles. Celle-ci porte sur l'étude de l'appareil circulatoire des Crustacés édriophtalmes marins. C'est à l'occasion de ce premier travail que Delage montre déjà d'étonnantes capacités d'expérimentateur. La complexité pratique de ses manipulations, liée à la petitesse extrême de ces Crustacés, provoque l'étonnement de son jury et notamment celui de Henri Milne-Edwards, qui lui demande de reprendre devant eux ses expériences. Ses travaux lui valent le Grand prix de sciences physiques de l'Institut. La dextérité manuelle restera une caractéristique majeure de Delage, qui durant ses loisirs aimait, par exemple, à travailler le fer forgé. Celle-ci impressionna tous ses collaborateurs et élèves.

1882 : Delage est nommé maître de conférences à la Faculté des sciences de Paris (Sorbonne). Contrairement à Giard, il entre dans les bonnes grâces de son maître Lacaze-Duthiers ce qui facilite d'autant sa progression académique. Giard en garda toute sa vie un profond ressentiment.

1885 : après deux années à Caen, il revient à Paris en tant que chargé de cours de zoologie à la Sorbonne. Dès l'année suivante, il est préféré à Giard pour le poste de professeur, où il

---

[811] Souces utilisées :
Dossier personnel aux Archives de l'Académie des sciences.
Y. Delage, *Notice sur les travaux scientifiques du docteur Yves Delage*, Imprimerie Firmin-Didot et Cie, 1900.
M. Goldsmith, « Yves Delage, notice nécrologique », *L'Année biologique*, 1920-1921, 25, p. I-XVII.
L. Boutan, *Yves Delage et son œuvre*, Bordeaux, 1921.
Ch. Pérez, *Travaux de la station de la station biologique de Roscoff*, PUF, 1926.
St. Le Tourneur, « Delage Yves », *Dictionnaire de biographie française*, 1965, X, p. 639.
A. Tétry, « DELAGE, YVES », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1971, IV, pp. 11-12.
J.-L. Fischer, « DELAGE *Yves* Marie 1854-1920 », in P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 1160-1164.

succède à Lacaze-Duthiers. Delage devient définitivement la cible préférée des attaques de Giard.

1889 : à l'occasion d'un voyage à travers l'Europe (Allemagne, Autiche, Russie), Delage fait connaissance avec les avancées de la biologie expérimentale étrangère, ainsi qu'avec la façon dont les recherches sont intégrées à des problématiques générales. Ce contact fut l'occasion d'une prise de conscience de l'obsolescence de la science française, en tout cas telle qu'il l'avait pratiquée jusque là en tant que disciple de Lacaze-Duthiers. Delage est maintenant acquis à l'hypothèse transformiste, et veut s'investir pour que la France ne soit plus à la marge du front de la recherche. C'est dans cette perspective qu'il se met à réunir de manière exhaustive toutes les hypothèses formulées depuis peu sur le fonctionnement du protoplasme, la nature de l'hérédité, et les mécanismes de l'évolution. De la première phase de la carrière de Delage, on retiendra notamment ses travaux nombreux et rigoureux sur la Sacculine, un crustacé parasite montrant une régression anatomique marquée, dont il élucida le cycle de développement. Il montra notamment, en s'opposant à l'hypothèse de Giard, qu'il s'agissait d'un endoparasite. Ce travail de zoologiste lui valu une grande réputation

1895 : publie son œuvre majeure : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*. Dans la préface, véritable manifeste pour une nouvelle biologie, à la fois plus théorique et plus expérimentale, Delage remet violemment en cause l'héritage cuvierien, et donc implicitement son maître, Lacaze-Duthiers. Celui-ci sera d'ailleurs déçu de ce revirement. Cette préface lui vaudra aussi une salve de critiques acerbes de la part de Giard, qui depuis plusieurs années développait dans son cours les grandes questions que Delage disaient être absentes de la biologie française. Les deux hommes ne furent pas loin de régler leur différend par un duel. L'essentiel du volume est consacré à la recension des grandes hypothèses sur le fonctionnement de la matière vivante, qui doivent permettre l'élucidation des principales questions biologiques portant sur la variation, l'hérédité et l'évolution. Delage profite aussi de ce livre pour exposer pour la première fois sa théorie des « causes actuelles ».

1897 : la publication de la revue *L'Année biologique*, permet à Delage de continuer ce travail de mise à jour bibliographique sur les grandes questions de la biologie.

1899 : suivant ses propres conseils, Delage délaisse le travail zoologique classique pour des recherches plus expérimentales, qui porteront notamment sur la mérogonie (parthénogenèse artificielle).

1901 : le 25 novembre, Delage est élu membre de la section d'anatomie et de zoologie de l'Académie des sciences, en remplacement de Lacaze-Duthiers, décédé.

1904 : un décollement de la rétine et une cataracte lui font définitivement abandonner le travail en laboratoire. Ceci contribue à l'orienter encore davantage vers la biologie théorique. Son travail de réflexion se concrétise par la publication en 1909 d'un livre resté classique, *Les théories de l'évolution* (écrit en collaboration avec Marie Goldsmith).

1920 : décède à Sceaux, le 13 octobre. En plus de son œuvre scientifique, Delage laisse une œuvre littéraire, menée sous le pseudonyme de T. Henvic.

Alfred GIARD (1846-1908)[812]

1846 : naissance à Valenciennes, le 8 août, dans une famille aisée de la bourgeoisie du Nord. Giard passe toute son enfance et son adolescence dans le Nord, et fait de brillantes études secondaires au lycée de Valenciennes. Il se passionne pour l'histoire naturelle, sous la conduite de son père, et s'intéresse tout particulièrement à l'entomologie et aux relations entre les insectes et les végétaux.

1867 : intègre l'ENS, où il obtient successivement la licence ès sciences mathématiques et physiques (juillet 1869) et ès sciences naturelles (novembre 1869). Débute des travaux de zoologie des invertébrés marins sous la conduite de Lacaze-Duthiers. En 1871, il devient préparateur de zoologie à la Sorbonne.

1872 : soutient sa thèse de doctorat ès sciences naturelles qui s'intitule *Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies*. Il s'agit principalement d'un travail d'embryologie comparée, où Giard développe explicitement des considérations phylogénétiques. Il discute notamment l'hypothèse de Kovalewsky, qui voyait les Ascidies comme un groupe intermédiaire entre les invertébrés et les vertébrés. Ce travail marque le début de son opposition à Lacaze-Duthiers et au-delà à la manière dont est conduite la biologie en France.

1873 : part à Lille où il occupe successivement le poste de professeur suppléant puis de professeur d'histoire naturelle. Il y sera nommé professeur de zoologie en 1880. En 1874, il fonde sur ses propres ressources la station de biologie marine de Wimereux, haut lieu du renouveau du transformisme en France. Simultanément, il développe sa propre revue, le *Bulletin scientifique du Nord* (puis le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*), qui sera le principal outil de promotion des thèses néolamarckiennes.

1873-1887 : durant ses années lilloises, Giard produit de nombreux travaux de zoologie des invertébrés, sans se spécialiser dans l'étude d'un groupe en particulier. Ses travaux d'embryologie comparée tiennent une large place, et sont systématiquement menés dans une perspective phylogénétique. Critique à l'égard d'une application dogmatique du principe de récapitulation de Haeckel (avec qui il entretient une correspondance), il montre que celui-ci connaît de très nombreuses exceptions (cas de progenèse et de poecilogonie notamment). Ses

[812] Souces utilisées :
Dossier personnel aux Archives de l'Académie des sciences.
A. Giard, *Exposé des titres et travaux scientifiques*, Paris, 1896.
H. de Varigny, « La nature et la vie », *Feuilleton du temps*, 2 septembre 1908.
M. Caullery, « Alfred Giard et la chaire d'évolution des êtres organisés à la Sorbonne », *Revue scientifique*, 1909, 47, pp. 680-687.
F. Le Dantec, « Alfred Giard », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1909, 42, pp. 3-13.
M. Caullery, « L'œuvre scientifique d'Alfred Giard », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1909, 42, pp. 14-34.
A. Tétry, « GIARD, ALFRED », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1972, V, pp. 385-386.
A. Tétry, « Giard Alfred », *Dictionnaire de biographie française*, 1982, XV, pp. 1438-1439.
P. Tort, « GIARD *Alfred* Mathieu 1846-1908 », in P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 1911-1939.
F. Bouyssi, *Alfred Giard (1846-1908) et ses élèves, un cénacle de « philosophes biologistes »*, 1998.

nombreux travaux sur des espèces parasites, comme la sacculine, l'amènent à prendre conscience de l'impact physiologique du parasite sur son hôte. Il forme à cet égard le concept de castration parasitaire.

1882 : est élu député de Valenciennes sous les couleurs de la gauche socialiste. Fut certainement l'un des députés les plus à gauche de l'hémicycle. Durant trois ans, délaisse son travail scientifique au profit de ses charges politiques.

1887 : revient finalement à Paris, d'abord comme maître de conférences de zoologie à l'ENS, où il réveille la section de biologie, jusqu'alors moribonde.

1888 : malgré l'opposition de Lacaze, il obtient la charge du Cours d'évolution des êtres organisés à la Sorbonne, qui deviendra dès 1892 une chaire. Il en fut le titulaire jusqu'à son décès. Son laboratoire de Wimereux est alors rattaché à la Faculté des sciences de Paris. Dès lors, Giard s'investit dans une double tâche. Durant l'année universitaire, il dispense un enseignement théorique complet et général qui doit permettre à ses élèves d'être au fait des principales questions de la Biologie générale. Durant les vacances, il travaille à Wimereux, et forme autour de lui une véritable école de jeunes biologistes transformistes.

1889 : sa leçon d'ouverture porte sur *les facteurs de l'évolution*. Pour la première fois, Giard propose une synthèse de ses propres convictions sur l'évolution des espèces. Il développe une vision éclectique de ces facteurs, qu'il hiérarchise. La sélection naturelle n'est pas refusée, mais reléguée au rang de facteur secondaire. Les facteurs primaires sont essentiellement les paramètres du milieu. Une nouvelle fois s'affiche la volonté de vouloir compléter scientifiquement l'hypothèse darwinienne.

1895 : il est profondément énervé par la préface du livre qu'Yves Delage consacre à la Biologie générale. Il publie une critique cinglante dans laquelle il fustige l'attitude réactionnaire des maîtres de la zoologie française, et la mauvaise foi de son collègue, qui feint d'ignorer qu'il existe dans sa propre faculté une chaire consacrée entièrement à ces questions. Giard, de l'avis de tous, était un personnage caractériel, et ce fut essentiellement Delage qui en fit les frais.

1900 : le 25 juin, un an avant Delage, Giard est élu à l'Académie des sciences, dans la section d'anatomie et de zoologie.

1904 : après bien des complications, le recueil intitulé *Controverses transformistes* est finalement publié. Sous l'insistance de son collaborateur et ami Jules Bonnier, Giard s'était laissé convaincre de réunir certains de ses articles au sein d'une unique publication. Il fallut près de sept ans pour que ce travail aboutisse. Cet épisode est typique de l'esprit théoriquement très ouvert de Giard, qui se refusa toujours, malgré les demandes de ses élèves, à figer ses conceptions sous la forme d'un livre dédié à l'évolution. Pour pallier ce manque, ses élèves et amis publieront après sa mort un nouveau recueil, intitulé *Œuvres diverses*, paru en deux volumes (1911-1913).

1908 : décède le 8 août à Orsay, quelques semaines après la mort, dans des conditions difficiles, de son fidèle ami Jules Bonnier.

Félix LE DANTEC (1869-1917)[813]

1869 : naissance le 16 janvier à Plougastel-Daoulas, en Bretagne. Son père, médecin, est un ami d'Ernest Renan. Le Dantec fait ses études secondaires au collège de Lannion, puis est interne au lycée de Brest, où il montre déjà d'évidents signes de précocité intellectuelle. Il en sort bachelier à quinze ans seulement.

1884-1885 : élève en mathématiques spéciales au lycée Janson de Sailly (Paris). Le Dantec y rencontre Emile Lacour, professeur de mathématiques, qui lui apprend la rigueur nécessaire à l'activité scientifique. Selon ses propres termes, ce professeur le guérit alors de la « métaphysique héréditaire ».

1885 : intègre l'ENS en se classant 1er au concours d'entrée, à seulement seize ans. Obtient en 1886 une licence de chimie et une licence d'analyse. L'année suivante, il est reçu premier de la licence ès sciences naturelles. A cette occasion, il suit les cours d'Alfred Giard, qui le marquent profondément, au point de l'orienter vers la biologie.

1888 : à sa sortie de l'ENS, il remplace Wasserzug, décédé, comme préparateur à l'Institut Pasteur. Il travaille dans le laboratoire de Metchnikoff. Il débute à cette occasion ses recherches sur la digestion intracellulaire chez les protozoaires.

1889 : dans le cadre de son service militaire, Le Dantec part au Tonkin. Il tombe gravement malade, premier signe d'une santé fragile, et est rapatrié dans un état critique en 1890.

1891 : de retour à Paris, il poursuit ses recherches en microbiologie et soutient le 14 mars une thèse de doctorat intitulée *Recherches sur la digestion intracellulaire chez les Protozoaires*. Celle-ci est dédiée à Pasteur. Dans son jury, on retrouve Alfred Giard et Gaston Bonnier.

1892 : alors qu'il vient d'être nommé chargé de cours à la Faculté des sciences de Dijon, il obtient immédiatement un congé pour aller fonder une antenne de l'Institut Pasteur à Sao Paulo, au Brésil. Il tombe à nouveau malade, et rentre en France dès 1893.

1893 : Le Dantec obtient un poste de maître de conférences à la Faculté des sciences de Lyon. Néanmoins, il vit difficilement l'éloignement de la capitale, centre intellectuel et scientifique du pays. C'est pour cela qu'il consent à échanger son poste avec Maurice Caullery, et il retourne donc à Paris en tant que simple préparateur à la Sorbonne (Laboratoire d'évolution des êtres organisés).

---

[813] Sources utilisées :
E. Rabaud, « Félix Le Dantec », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1917, 51, pp. I-XI.
R. Anthony, « Félix Le Dantec », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1917, 28, p. 561.
Ch. Pérez, « Félix Le Dantec », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1918, 52, pp. 3-26.
J. Moreau, *L'Oeuvre de Félix Le Dantec*, Paris, Larousse, 1918.
R. Heil, « Le Dantec Félix », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1973, VIII, pp. 124-125.
P. Tort, « LE DANTEC Félix 1869-1917 », in P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 2600-2604.
F. Bouyssi, 1998, *op. cit.*

1895-1897 : publie successivement trois livres fondamentaux qui dessinent déjà l'essentiel de ses conceptions sur la nature de la vie et les modalités de la transformation des espèces : *La Matière vivante* (1895), *Théorie nouvelle de la vie* (1896), *La Bactérie charbonneuse. Assimilation, Variation, Sélection* (1897). Le Dantec se détourne du travail expérimental, et s'engage à cette occasion dans un travail théorique, voie qu'il poursuivra jusqu'à son décès. Dès ses premiers livres, il insiste sur la notion d'assimilation fonctionnelle propre au vivant, qui selon lui doit devenir le fondement de la Biologie générale. Durant cette période, il connaît de nombreuses discussions avec Giard, qui ne le suit pas dans tous ses développements. Giard préface plusieurs de ses ouvrages (*La Matière vivante*, *Le déterminisme biologique*, *L'individualité et l'erreur individualiste*).

1899 : il obtient la création d'un cours d'embryologie générale à la Sorbonne, qui deviendra en 1908 un cours de biologie générale.

1901-1917 : Le Dantec connaît une activité éditoriale frénétique. Au rythme de deux livres par an, il se propose de développer ses conceptions biologiques le plus complètement, et de constater la façon dont elles peuvent éclairer certaines questions plus générales. On retiendra principalement : *Le Conflit. Entretiens philosophiques* (1901), *Les limites du connaissable : la Vie et les Phénomènes naturels* (1903), *Les lois naturelles* (1904), *La lutte universelle* (1906), *L'Athéisme* (1907), *Science et Conscience* (1908), *L'Egoïsme seule base de toute société* (1911), *Contre la Métaphysique* (1912), *Savoir : considérations sur la Méthode scientifique, la Guerre et la Morale* (1917). Ses ouvrages lui assurent une forte notoriété, y compris à l'étranger.

1907 : à l'occasion d'une proposition du professeur américain Duncan (Université du Kansas), Le Dantec dresse un bilan de ses spéculations philosophico-biologiques. La version française est intitulée *Eléments de philosophie biologique* et permet d'apprécier la relative cohérence des vues de l'auteur.

1909 : Maurice Caullery est préféré à Le Dantec pour prendre la succession de Giard. L'abandon de tout travail de recherche l'a indéniablement desservi dans son ambition.

1914-1917 : alors qu'il est à nouveau tombé malade, Le Dantec essaye néanmoins d'apporter son soutien à l'effort de guerre, en soignant les blessés du front. Mais la maladie finit par avoir raison de ses forces et il décède le 6 juin 1917 à Paris.

Edmond PERRIER (1844-1921)[814]

1844 : naissance à Tulle, le 9 mai. Son père est directeur de l'école, et exercera une empreinte profonde sur son éducation en l'encourageant dans les études naturalistes. Perrier lui dédicace son livre majeur, *Les colonies animales*.

1860 : venu à Paris pour poursuivre ses études secondaires, il obtient son baccalauréat ès sciences.

1864 : reçu à la fois à l'Ecole polytechnique et à l'ENS, il choisit cette dernière, sur les conseils de Louis Pasteur. Il rencontre alors Lacaze-Duthiers, dont il suit les cours avec intérêt, ce qui le conduira à s'orienter vers la zoologie. En 1886, il obtient une licence ès sciences mathématiques et physiques. L'année suivante, il réussit le concours de l'agrégation de sciences physiques et naturelles, en se classant deuxième.

1868 : est nommé professeur de sciences physiques au lycée d'Agen. Lacaze-Duthiers le rappelle à Paris trois mois plus tard et lui confie le poste d'aide naturaliste au Muséum d'histoire naturelle. Il obtient une licence ès sciences naturelles.

1869 : soutient sa thèse de doctorat, intitulée *Recherches sur les pédicellaires et les ambulacres des Astérides et des Oursins*. Il s'agit d'un travail d'anatomie tout à fait classique et qui répond aux normes de la science cuvierienne alors en vigueur. A ce moment, Perrier n'est pas encore partisan de l'hypothèse transformiste.

1872 : devient maître de conférences de zoologie à l'ENS, où il remplace Lacaze-Duthiers.

1876 : à trente deux ans à peine, Perrier est déjà professeur au Muséum, dans la chaire d'Histoire naturelle des Mollusques, des Vers et des Zoophytes, soit celle de Lamarck.

1879 : dans deux articles successifs, Perrier développe ses conceptions néolamarckiennes et physicalistes de la transformation de la matière vivante. Il signe ainsi son adhésion au transformisme. Ce qui semble le convaincre définitivement, c'est qu'il pense avoir trouvé, dans le processus d'association, le moteur naturel de la complication anatomique des organismes vivants.

---

[814] Souces utilisées :
Dossier personnel aux Archives de l'Académie de sciences.
E. Perrier, *Notice sur les travaux scientifiques de M. Edmond Perrier*, Paris, 1886.
E. Perrier, *Notice sur les travaux scientifiques de M. Edmond Perrier*, Paris, 1892.
F. Henneguy, E.-L. Bouvier, C. Gravier, « Discours prononcés aux obsèques de M. Edmond Perrier », *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, 27/7, pp. 492-504.
G. Lemoine, *C.R.Ac.Sci.*, 1921, 173/5, pp. 265-267.
R. Anthony, « Edmond Perrier, 1844-1921 », *Archives du Muséum nationale d'Histoire naturelle*, 1926, 1, pp. 1-14.
C. Limoges, « PERRIER, EDMOND », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1974, X, pp. 522-523.
A. La Vergata, « PERRIER Jean Octave *Edmond* 1844-1921 », in P. Tort, *Dictionnaire du Darwinisme et de l'Evolution*, PUF, 1996, pp. 3403-3405.
P. Jaussaud, « PERRIER Jean, Octave, *Edmond* », in P. Jaussaud, E.-R. Brygoo, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies*, Archives du Muséum, 2004, pp. 413-415.

1881 : développant ses idées sur l'association dans une perspective transformiste, Perrier publie cette année ce qui restera comme son principal ouvrage, *Les colonies animales et la formation des organismes*. A cette occasion, il montre une maîtrise impressionnante de la zoologie des invertébrés marins.

1881-1883 : participe aux expéditions en haute mer du *Travailleur* (Méditerranée) et du *Talisman* (Atlantique). Celles-ci sont l'occasion pour Perrier de se convaincre de l'action profonde du milieu sur la morphologie des organismes. Les faunes abyssales sont pour lui la preuve que Lamarck avait raison quand il déclarait que le milieu *cause* la variation.

1884-1921 : parallèlement à son activité scientifique, Perrier s'investit dans l'histoire des sciences naturelles. Il s'agit alors de convoquer l'histoire pour montrer que le transformisme qui est en train de renaître en France reprend à son compte certaines anticipations géniales de Lamarck, comme sa volonté de prendre comme modèle d'étude les êtres les plus simples, ou son insistance sur le rôle fondamental et direct des milieux dans la production des formes vivantes.

1887 : fonde le laboratoire de biologie marine du Muséum à l'île de Tahitou, près de Saint-Vaast-La-Hougue (Manche). Perrier poursuit activement ses recherches sur les invertébrés marins, et notamment sur les Echinodermes et les Annélides, dont il devient un spécialiste internationalement reconnu (Carl Vogt estimait beaucoup son travail, Darwin s'en servit pour écrire son dernier ouvrage sur les vers de terre).

1892 : le 12 décembre, en remplacement de Quatrefages, Perrier est élu membre de la section d'anatomie et de zoologie de l'Académie des sciences.

1893 : débute la publication de son *Traité de zoologie*. La préface est l'occasion de reconnaître la dette de la France envers la biologie allemande.

1899 : Perrier devient titulaire de la chaire d'anatomie comparée au Muséum.

1900 : remplace A. Milne-Edwards à la direction du Muséum. Jusqu'à son décès, il dirige les *Annales des sciences naturelles (zoologie)*.

1902 : avec l'aide de son élève et collaborateur, Charles Gravier, Perrier publie un long texte sur la notion de *tachygenèse*. Celle-ci doit venir compléter ses conceptions transformistes, en expliquant comment se fait la condensation de l'ontogenèse (par accélération), ce qui explique pourquoi elle ne peut totalement éclairer les étapes de la phylogenèse. Il estime alors avoir à sa disposition une théorie complète de l'évolution des espèces, épistémologiquement analogue aux théories physiques, et prioritairement centrée sur la physiologie des protoplasmes.

1918-1921 : durant ses dernières années, Perrier publie plusieurs ouvrages de vulgarisation comme *La vie en action* (1918) ou *La Terre avant l'histoire, les origines de la vie et de l'homme* (1920). Il décède le 31 juillet 1921 à Paris.

Etienne RABAUD (1868-1956)[815]

1868 : naissance à Saint-Afrique, d'un père pasteur. Rabaud passe sa jeunesse à Montauban, avant de débuter ses études scientifiques à Toulouse, où il obtient une licence ès sciences. En 1890, il part à Paris pour poursuivre sa formation.

1894 : en tant que préparateur, Rabaud entre au laboratoire de tératologie de l'Ecole des Hautes Etudes, dirigé par Camille Dareste, qui l'initie au travail expérimental. Il y fut recommandé par Mathias Duval. Rabaud y mène une double activité, et conduit parallèlement des études de médecine et des études de sciences naturelles.

1898 : il soutient la même année deux thèses de doctorat. L'une est une thèse de médecine, intitulée *Contribution à l'étude des lésions spinales postérieures dans la paralysie générale*. La seconde est une thèse de tératologie expérimentale, qui porte sur *l'Embryologie des Poulets omphalocéphales*.

1899 : le décès de Camille Dareste conduit à la suppression de son laboratoire. Rabaud est accueilli, dès 1903, au laboratoire d'évolution des êtres organisés, en tant que préparateur. Il y fut profondément influencé par Giard bien sûr, mais aussi par Félix Le Dantec, ce que regretta plus tard P.P. Grassé. Il y fait également la connaissance de Maurice Caullery. Désormais farouche partisan de l'hypothèse transformiste, Rabaud réinterprète les résultats de la tératologie dans cette perspective, ce qui le conduit progressivement à s'opposer aux anciennes idées sur l'origine des monstruosités (arrêt ou excès de développement).

1907 : Rabaud est nommé maître de conférences de tératologie à la Faculté des sciences de Paris (Sorbonne).

1908 : il développe ses conceptions sur les rapports entre l'évolution et la tératogenèse dans un article important, « L'évolution tératologique » (*Rivista di Scienza*).

1909 : à la mort de Giard, Rabaud devient directeur-adjoint de la station de Wimereux.

1911 : il publie son livre le plus important, *Le Transformisme et l'Expérience*, dans lequel il tente de montrer que seule l'approche expérimentale permettra d'élucider la question des mécanismes de l'évolution. Celle-ci doit procéder selon les normes définies par Claude Bernard, ce qui revient à faire agir de multiples paramètres environnementaux sur l'embryon en développement, puis à en constater les conséquences. La variation est évolutive si elle persiste dans la descendance de l'organisme. La tératogenèse expérimentale devient la voie

---

[815] Sources utilisées :
Dossier personnel aux Archives de l'Académie des sciences.
E. Rabaud, *Titres et travaux scientifiques de M. Etienne Rabaud*, PUF, 1922.
E. Rabaud, *Titres et travaux scientifiques de M. Etienne Rabaud*, PUF, 1935.
P.P. Grassé, « Etienne Rabaud », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1958, 92, pp. 1-6.
J.L. Fischer, « RABAUD Etienne », in P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 3604-3605.
F. Bouyssi, 1998, *op. cit.*

d'accès privilégiée à la connaissance des causes de l'évolution, à condition que l'on adhère à une vision strictement épigéniste du développement. Il approfondit ses positions trois ans plus tard dans un nouvel ouvrage, *La Tératogenèse*.

1914-1918 : pendant la guerre, Rabaud officie en tant que médecin traitant à l'hôpital complémentaire du Grand Palais.

1917 : Rabaud obtient un poste de chargé de cours de Biologie expérimentale à la Sorbonne, cours qui deviendra une chaire en 1923.

1919 : il persiste dans son opposition complète à la génétique en reprenant les expériences de croisements entre souris et en les interprétant différemment, selon une perspective physiologique (« Recherches sur l'hérédité et la variation, étude expérimentale et théorie physiologique », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*).

1920 : publie ses *Eléments de biologie générale*, où il expose une version aboutie de ses conceptions sur la nature de la vie.

1922 : dans son livre *L'Adaptation*, Rabaud assume et justifie empiriquement les derniers développements de sa conception strictement physiologique de l'évolution. Ceux-ci le conduisent à nier l'existence d'adaptations morphologiques véritables chez les êtres vivants. Ce faisant, il espère chasser définitivement toute idée de finalité de la biologie, afin d'achever sa transformation en une science totalement mécanique, c'est-à-dire en une science véritable. Ses conceptions extrémistes choquent même au sein de la communauté transformiste française. Caullery y répondra dans son ouvrage de 1931 (*Le problème de l'évolution*).

1936 : Rabaud critique férocement les conceptions de Caullery. La brouille est consommée entre les deux hommes, qui s'invectivent par articles interposés.

1938 : Rabaud quitte sa chaire à la Sorbonne, qui ne sera pas renouvelée.

1942 : il échoue une nouvelle fois à se faire élire à l'Académie des sciences (il avait rédigé une première notice en 1922). Dans le rapport manuscrit qu'Emile Roubaud propose au Comité secret du 12 octobre 1942, on constate à l'évidence que le dogmatisme polémiste de Rabaud, qui donne à son œuvre « un caractère de négativisme excessif », n'est pas étranger à cet échec.

1953 : Rabaud publie un ultime livre (*Le Hasard et la vie des espèces*) qui montre que ses idées n'ont quasiment pas changé en plus de quarante ans.

1956 : meurt à Paris, le 3 septembre.

BIBLIOGRAPHIE

Sources primaires

ANONYME, *Archives de zoologie expérimentale,* 1873, 2, p. XXXIII.

ANTHONY R., « Félix Le Dantec », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1917, 28, p. 561.

ANTHONY R., « Edmond Perrier, 1844-1921 », *Archives du Muséum nationale d'Histoire naturelle*, 1926, 1, pp. 1-14.

BELL R.G., KELLOG V.L., « Variations induced in larval, pupal and imaginal stages of *Bombyx mori* by controlled varying food supply », *Science*, 1903, 18, pp. 741-748.

BERGSON H., *L'évolution créatrice*, 1907 (9e édition Quadrige, 2001).

BERNARD C., *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, 1865 (édition Flammarion, 1984).

BERNARD C., *Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France*, Paris, 1867.

BERNARD C., « Nutrition et génération », *Revue scientifique*, 1874, 12e année, pp. 289-292.

BERNARD C., *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, 1878, (édition Vrin, 1966).

BLARINGHEM L., « Remarques sur du Maïs tératologique, dit « Maïs dégénéré » », *C.R.Ac.Sci.*, 1902, 54, 2, pp. 1487-1489.

BLARINGHEM L., « Action des traumatismes sur la Variation et l'Hérédité », *Comptes-Rendus des séances de la Société de Biologie*, Paris, 1905, 59, pp. 456-457.

BLARINGHEM L., *Mutations et traumatismes,* publication du *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1907.

BLARINGHEM L., *Notice sur les travaux scientifiques de M. Louis Blaringhem*, Paris, 1911.

BLARINGHEM L., *Les transformations brusques des êtres vivants*, Paris, Flammarion, 1911.

BLARINGHEM L., *Pasteur et le transformisme*, Masson, 1923.

BLARINGHEM L., « Julien Costantin (1857-1936), biologiste », *Volume publié à la mémoire de Julien Costantin*, sous la direction de F. Allorge et L. Blaringhem, Masson, 1937.

BONNIER G., FLAHAULT C., « Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu », *Annales des Sciences naturelles*, *Botanique*, 1878, 7, pp. 93-125.

BONNIER G., *Les nectaires, étude critique, anatomique et physiologique*, Paris, Masson, 1879.

BONNIER G., « Note sur des cultures comparées de mêmes espèces à diverses altitudes », *Bulletin de la Société Botanique de France*, 1887, 34, pp. 467-469.

BONNIER G., « Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes », *Bulletin de la Société Botanique de France*, 1888, 35, pp. 436-439.

BONNIER G., « Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées », *Revue générale de botanique*, 1890, 2, pp. 513-546.

BONNIER G., « Cultures expérimentales dans les hautes altitudes », *C.R.Ac.Sci.*, 1890, 110, pp. 363-365.

BONNIER G., « Influence de la lumière électrique continue et discontinue sur la structure des arbres », *C.R.Ac.Sci.*, 1892, 115, pp. 347-350.

BONNIER G., « Influence de la lumière électrique sur la structure des plantes herbacées », *C.R.Ac.Sci.*, 1892, 115, pp. 475-478.

BONNIER G., « L'anatomie expérimentale », *Revue scientifique*, 1893, 31e année, pp. 225-231.
BONNIER G., *Notice sur les Travaux scientifiques de M. Gaston Bonnier*, Corbeil, 1894.
BONNIER G., « Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin », *Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 1895, 20, pp. 217-360.
BONNIER G., « Influence de la lumière électrqiue continue sur la forme et la structure des végétaux », *Revue générale de botanique*, 1895, 7, pp. 241-257.
BONNIER G., *Supplément à la notice sur les travaux scientifiques de M. Gaston Bonnier*, Crété, 1896.
BONNIER G., « Expériences sur la production des caractères alpins des plantes par l'alternance des températures extrêmes », *C.R.Ac.Sci.*, 1898, 127, pp. 307-312.
BONNIER G., « Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures extrêmes », *C.R.Ac.Sci.*, 1899, 128, pp. 1143-1146.
BONNIER G., *Le Monde végétal,* Flammarion, 1907.
BONNIER G., « Sur les changements, obtenus expérimentalement, dans les formes végétales », *C.R.Ac.Sci.*, 1920, 170, pp. 1356-1359.
BORDAGE E., « Expériences sur la relation qui existe entre la couleur du milieu et la couleur des chrysalides », *Proceedings of the 4th International Congress of Zoology*, Cambridge, 1899, pp. 235-244.
BORDAGE E., « A propos de l'hérédité des caractères acquis », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1910, 44, pp. 51-88.
BORDET J., « Adaptation des virus aux organisme vaccinés », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1891, 5, pp. 328-334.
BORDIER A., « Les microbes et le transformisme », *Revue scientifique*, 1888, 26e année, pp. 481-494.
BOULE M., « La Paléontologie au Muséum et l'œuvre de M. Albert Gaudry », *Revue Scientifique*, 1904, 42e année, pp. 676-684.
BOUTAN L., *Yves Delage et son œuvre*, Bordeaux, 1921.
BOUTROUX E., *De la contingence des lois de la nature*, Paris, Alcan, 1895.
BROWN-SEQUARD C.E., « Transmission de l'épilepsie accidentelle par hérédité », *Mémoires de la Société de Biologie de Paris*, 1859, 1, pp. 194-195.
BROWN-SEQUARD C.E., « Hérédité d'une affection due à une cause accidentelle, faits et arguments contre les explications et les critiques de Weismann », *Archives de physiologie normale et pathologique*, 1892, 24, pp. 686-688.
CAULLERY M., « Contribution à l'étude des Ascidies composées » (thèse de doctorat), *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1895, 27, pp. 1-157.
CAULLERY M., *Titres et travaux scientifiques (1894-1908) de Maurice Caullery*, Laval, 1908.
CAULLERY M., « Alfred Giard et la chaire d'Evolution des êtres organisés à la Sorbonne », *Revue Scientifique*, 1909, 47e année, pp. 680-688.
CAULLERY M., « L'œuvre scientifique d'Alfred Giard », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1909, 42, pp. 14-34.
CAULLERY M., *Variation et hérédité, Tendances et problèmes actuels*, Alcan, 1910.
CAULLERY M., « L'étude expérimentale de l'évolution, ses problèmes, ses laboratoires », *Revue scientifique*, 1910, 48e année, pp. 353-363.
CAULLERY M., « Le Transformisme et l'expérience », *Biologica*, 1911, 1, pp. 113-118.
CAULLERY M., « La distribution géographique des organismes dans ses rapports avec l'évolution », *Revue scientifique*, 1913, 51e année, pp. 769-779.

CAULLERY M., MESNIL F., « Sur la structure d'un Copépode parasite (*Xenocoeloma brumpti*, n.g., n. sp.) et ses rapports avec son hôte (*Polycirrus, arenivorus* Caull.) : *C.R.Ac.Sci.*, 1915, 161, pp. 709-712.
CAULLERY M., « L'état présent du problème de l'évolution », *Revue scientifique*, 1916, 54e année, pp. 417-425.
CAULLERY M., « Le parasitisme et la symbiose dans leurs rapports avec le problème de l'évolution », *Revue scientifique*, 1919, 57e année, pp. 737-745.
CAULLERY M., MESNIL F., « *Xenocoeloma brumpti*, Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus* », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1919, 53, pp. 161-233.
CAULLERY M., *Supplément (1909-1920)*, Paris, 1920.
CAULLERY M., *Supplément II (1921-1928)*, Laval, 1928.
CAULLERY M., *Le problème de l'évolution*, Payot, Paris, 1931.
CAULLERY M., « A propos des *Commentaires sur l'hérédité* de M. Etienne Rabaud », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1937, 71, pp. 1-9.
CAULLERY M., « La place des conceptions de lamarck dans la biologie d'aujourd'hui », *Commémoration du deux-centième anniversaire de la naissance de Lamarck*, 1946, pp. 1-14.
CAULLERY M., « Classe des Orthonectides », in P.P. Grassé, *Traité de zoologie*, Masson, 1961, Tome IV, pp. 695-706.
CAULLERY M., *M. Caullery, un biologiste au quotidien*, présenté par Eva Telkes, Presses Universitaires de Lyon, 1993.
CAULLERY M., LEROY J.-F., « Théorie cellulaire. Cytologie. Histologie. », in R. Taton, *La science contemporaine*, *le XIXe siècle*, PUF, 1995 (1961), p. 397.
CHAMBERLAND C., ROUX E., « Sur l'atténuation de la virulence de la bactéridie charbonneuse, sous l'influence des substances antiseptiques », *C.R.Ac.Sci.*, 1883, 96, pp. 1088-1091.
CHAUVEAU A., « Du rôle respectif de l'oxygène et de la chaleur dans l'atténuation du virus charbonneux par la méthode de M. Pasteur. Théorie générale de l'atténuation par l'application de ces deux agents aux microbes aérobies », *C.R.Ac.Sci.*, 1883, 96, pp. 1471-1479.
CHAUVEAU A., « L'atténuation des virus », *Revue scientifique*, 1885, 23e année, pp. 614-623.
CHAUVEAU A., *Recherches sur le transformisme en microbiologie pathogène, des limites, des conditions et des conséquences de la variabilité du Bacilus Anthracis*, Paris, 1889.
CLEMENCEAU G., *Au soir de la pensée*, Plon, 1927.
COMBES R., *Notice nécrologique sur Louis Blaringhem*, Dossier personnel de L. Blaringhem, Archives de l'Académie des sciences.
COPE E.D., *Theology of Evolution*, Philadelphia, 1887.
COPE E.D., *The Origin of the Fittest*, Macmillan, New York, 1887.
COPE E.D., *The Primary Factors of Organic Evolution*, Chicago, The Open Court Publishing Company, 1896.
COSTANTIN J., « Etude anatomique sur l'enracinement d'une branche de Ronce », *Bulletin de la Société Botanique*, 1882, 29, pp. 76-78.
COSTANTIN J., « Influence du séjour sous le sol sur la structure anatomique des tiges », *Bulletin de la Société Botanique*, 1883, 30, pp. 230-232.
COSTANTIN J., *Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones*, Masson, 1883.
COSTANTIN J., « Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques », *Annales des Sciences naturelles*, *Botanique*, 1884, 19, pp. 286-331.

COSTANTIN J., « Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines », *Annales des Sciences naturelles*, *Botanique*, 1885, 1, pp. 1-282.
COSTANTIN J., « Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, pp. 83-92 .
COSTANTIN J., « Contribution à l'étude de la tige des Lécythidées », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, p. 115-119.
COSTANTIN J., « Sur l'origine des faisceaux libéro-ligneux surnuméraires dans la tige des Cycadées », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, pp. 173-175.
COSTANTIN J., « Recherches sur la Sagittaire », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, pp. 218-223.
COSTANTIN J., « Influence du milieu aquatique sur les stomates », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32 pp. 259-264.
COSTANTIN J., « Sur la structure des feuilles du *Nymphea rubra* et du *Nuphar luteum* », *Bulletin de la Société Botanique*, 1885, 32, session extraordinaire, pp. XV-XIX.
COSTANTIN J., « Etude sur les feuilles des plantes aquatiques », *Annales des Sciences naturelles*, 1886, 3, pp. 94-162.
COSTANTIN J., *Les végétaux et les milieux cosmiques*, Alcan, 1898.
COSTANTIN J., *La nature tropicale*, Alcan, 1899.
COSTANTIN J., *Notice sur les travaux scientifiques de J. Costantin*, Crété, 1901.
COSTANTIN J., *L'hérédité acquise, ses conséquences horticoles, agricoles et médicales*, C. Naud Editeur, 1901.
COSTANTIN J., *Le transformisme appliqué à l'agriculture*, Alcan, 1906.
COSTANTIN, « Le centenaire de Darwin », *Revue scientifique*, 1909, 47e année, pp. 641-647.
COSTANTIN J., « Philippe Van Tieghem », *Annales des sciences naturelles*, *Botanique*, 1914, 19, pp. 1-8.
COSTANTIN J., *Origine de la vie sur le globe*, Flammarion, 1923.
COSTANTIN J., préface du livre de L. Blaringhem, *Pasteur et le transformisme*, Masson, 1923.
COSTANTIN J., *supplément au rapport manuscrit,* 11 juin 1928, Dossier personnel de L. Blaringhem, Archives de l'Académie des sciences de Paris.
COSTANTIN J., « L'évolution. Problèmes aquatiques et montagnards », *Annales des Sciences naturelles*, *série botanique et zoologie*, 1931, 13, pp. 1-26.
COSTANTIN J., LEBARD P., MAGROU J., « Expériences sur la culture en montagne de la pomme de terre », *Annales des sciences naturelles,* séries botanique, 1932, 14, pp. 327-338.
COSTANTIN J., « Aperçu historique des progrès de la botanique depuis cent ans, 1834-1934 », *Annales des sciences naturelles, Botanique*, 1934, 16, pp. 1-185.
CUENOT L., « Les recherches expérimentales sur l'hérédité mendélienne », *Revue générale des Sciences pures et appliquées*, 1904, 15, pp. 303-331.
CUENOT L., *La genèse des espèces animales*, Alcan, Paris, 1911.
CUNNINGHAM J.T., « Acquired Characters », *Nature*, December 6, 1894, p. 126.
DANIEL L., « Un nouveau chou fourrager », *Revue générale de botanique*, 1895, 7, pp. 307-314.
DARWIN C., *De l'origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés*, Paris, Masson, 1862 ; traduction et préface de Cl. Royer à partir de la 3e édition anglaise.
DARWIN C., *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilized by Insects, and the Good Effects of Intercrossing*, London, Murray, 1862.
DARWIN C., *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, London, Murray, 1868, 2 vols.

DARWIN C., *The Origin of Species*, London, Murray, 1872, 6e édition.
DASTRE A., *La vie et la mort*, Paris, Flammarion, 1907.
DAVY DE VIRVILLE AD., « Gaston Bonnier », Extrait du *Bulletin de Mayenne-Sciences*, 1922, Laval, 1923.
DE MEYER J., « L'hérédité des caractères acquis est-elle expérimentalement vérifiable ? », *Archives de Biologie*, 1905, 21, pp. 605-643.
DE VARIGNY H., « Le transformisme expérimental », *Revue scientifique*, 1891, 29e année, pp. 769-777.
DE VARIGNY H., « Recherches sur le nanisme expérimental, Contribution à l'étude de l'influence du milieu sur les organismes », *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie normales et pathologiques*, 1894, 30, pp. 147-148.
DE VARIGNY H., « La nature et la vie », *Feuilleton du temps*, 2 septembre 1908.
DE VRIES H., *Espèces et variétés*, *Leur naissance par mutation*, traduction et préface de L. Blaringhem, Alcan, 1909.
DELAGE Y., *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, C. Reinwald, 1895.
DELAGE Y., *Notice sur les travaux scientifiques du docteur Yves Delage*, Imprimerie Firmin-Didot et Cie, 1900.
DELAGE Y., GOLDSMITH M., *Les théories de l'évolution*, Flammarion, 1909.
DELAGE Y., critique de l'article de G. Cattaneo consacré aux hormones et à l'hérédité de l'acquis, *L'Année biologique*, 1914, 19, p. 354.
DELCOURT A., GUYENOT E., « Génétique et milieu – Nécessité de la détermination des conditions. Sa possibilité chez les Drosophiles. Technique. », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1911, 45, pp. 249-332.
DEMOOR J., « La question de l'hérédité des caractères acquis dans la pathologie générale », *Journal médical de Bruxelles*, 28 mai 1896, p. 14.
DETLEFSEN J.A., « The Inheritance of Acquired Characters », *Physiological Reviews*, 1925, 5, pp. 244-278.
DIENERT F., *Sur la fermentation du galactose et sur l'accoutumance des levures à ce sucre*, Sceaux, 1900.
DIENERT F., « Sur la fermentation du galactose et sur l'accoutumance des levures à ce sucre », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1900, 14, pp. 139-189.
DIENERT F., *Notice sur les travaux de M. Frédéric Diénert*, Paris, 1930.
DONNAT L., *La politique expérimentale*, C. Reinwald, Paris, 1885.
DUCLAUX E., *Le microbe et la maladie*, Masson, 1886.
DUCLAUX E., *Traité de microbiologie*, Tome I, *Microbiologie générale*, Masson, 1898.
DUCLAUX E., *Traité de microbiologie,* Tome II*, Diastases, toxines et venins*, Masson, 1899.
DUCLAUX J., *Recherches sur les substances colloïdales*, Laval, 1904.
DUCLAUX J., *Titres et travaux scientifiques*, Paris, 1931.
DUJARDIN F., *Sur l'organisation des Infusoires*, Paris, Renouard, 1838.
DUJARDIN F., *Histoire naturelle des zoophytes*, *Infusoires*, Paris, Librairie encyclopédique de Robert, 1841.
DUPUY E., « De la transmission héréditaire des lésions acquises », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1890, 22, pp. 445-448.
ERRERA L., « Hérédité d'un caractère acquis chez un champignon pluricellulaire », *Bulletin de la classe des sciences de l'Académie Royale de Belgique*, 1899, 1, pp. 81-102.
FLOURENS P., *Examen du livre de M. Darwin sur l'origine des espèces*, Paris, Garnier Frères, 1864.

FRANCOIS-FRANCK Ch.-A., *Marey (1830-1904), Eloge prononcé à l'Académie de médecine*, Paris, Masson, 17 décembre 1912, p. 43.
GAUDRY A., *Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques*, Masson, 1878-1890.
GAUDRY A., *Essai de paléontologie philosophique*, Masson, 1896.
GESSARD M.C., « Des races du bacille pyocyanique », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1891, 5, pp. 65-78.
GEOFFROY SAINT-HILAIRE I., *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, 1862, Tome III.
GIARD A., *Recherches sur les synascidies*, Imprimerie A. Moussin, Coulommiers, 1872.
GIARD A., « Etudes embryogéniques sur les Ascidies », *Bulletin scientifique, historique et littéraire du département du Nord et des pays voisins*, 1873, 5, pp. 77-81.
GIARD A., « Notes sur quelques points de l'embryogénie des Ascidies », *Association française pour l'avancement des sciences*, 3e session, 1874, pp. 432-458.
GIARD A., Lettres adressées à E. Haeckel, Fonds Haeckel, Iéna (6 lettres, de 1874 à 1901).
GIARD A., « Les Orthonectida, classe nouvelle d'animaux parasites des Echinodermes et des Turbellariés », *C.R.Ac.Sci.*,1877, 85, pp. 812-814.
GIARD A., préface au livre de T. Huxley, 1877, *op. cit.*
GIARD A., BONNIER J., *Contributions à l'étude des Bopyriens*, Lille, Imprimerie L. Daniel, 1887.
GIARD A., préfacre au livre de F. Le Dantec, 1895, *op. cit.*
GIARD A., *Exposé des titres et travaux scientifiques*, Paris, 1896.
GIARD A., « Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires », in *Cinquantenaire de la Société de Biologie, Volume Jubilaire*, Masson, 1899, pp. 654-667.
GIARD A., *Controverses transformistes*, C. Naud Editeur, Paris, 1904. Articles utilisés :
- « L'embryogénie des Ascidies et l'origine des Vertébrés » (1874), pp. 27-62.
- « Les faux principes biologiques et leurs conséquences en taxonomie » (1876), pp. 63-108.
- « Histoire du transformisme, Buffon, Lamarck, Darwin » (1888), pp. 1-26.
- « Les facteurs de l'évolution » (1889), pp. 109-134.
- « Le principe de Lamarck et l'hérédité des modifications somatiques » (1898), pp. 135-158.

GIARD A., « La poecilogonie », *Bulletin scientifique*, 1905, 39, pp. 153-187.
GIARD A., « Les tendances actuelles de la morphologie et ses rapports avec les autres sciences », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1905, 39, pp. 455-486.
GIARD A., préface au livre de Jacques Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, Alcan, 1908.
GIARD A., *Œuvres diverses*, Paris, 1911, Tome I. Articles utilisés :
- « La castration parasitaire » (1887), pp. 241-262.
- « La méthode expérimentale en entomologie » (1896), pp. 195-201.
- « L'évolution dans les sciences biologiques » (1905), pp. 101-129.
- « Le darwinisme n'est pas l'évolutionnisme » (1905), pp. 97-99.
- « L'éducation du morphologiste » (1908), pp. 41-56.

GIARD A., *Œuvres diverses*, Paris, 1913, Tome II. Article utilisé :
« Discours prononcé à l'inauguration du laboratoire de zoologie maritime à Wimereux (Pas-de-Calais) » (1874), pp. 5-17.

GLEY E., « La Société de Biologie de 1849 à 1900. Rapport présenté à la séance du cinquantenaire de la Société », *Comptes-Rendus de la Société de Biologie,* 1899, pp. 1011-1080.
GLEY E., *Essais de philosophie et d'histoire de la Biologie*, Masson, 1900.
GOLDSMITH M., « Yves Delage, notice nécrologique », *L'Année biologique*, 1920-1921, 25, pp. I-XVII.
GRASSE P.P., « Etienne Rabaud », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1958, 92, pp. 1-6.
GRASSE P.P., *L'évolution du vivant*, Albin Michel, 1973.
GUYENOT E., « La génétique et les illusions de M. Rabaud », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique,* 1937, 71, pp. 10-21.
HAECKEL E., *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, Paris, Reinwald, 1874, traduit de l'allemand par Ch. Letourneau.
HENNEGUY F., BOUVIER E.-L., GRAVIER C., « Discours prononcés aux obsèques de M. Edmond Perrier », *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, 27/7, pp. 492-504.
HESLOP HARRISON J.W., GARRETT F.C., « The Induction of Melanism in the Lepidoptera and its Subsequent Inheritance », *Proceedings of the Royal Society of London*, 1926, 99, sér. B., pp. 241-263.
HILL L., « Some experiments on supposed cases of the inheritance of acquired characters », *Proceed. Zool. Soc. London*, IVe partie, 1897, pp. 785-786.
HOUSSAY F., *Force et Cause,* Flammarion, 1920.
HUXLEY T., *Eléments d'anatomie comparée des Invertébrés*, Paris, V.A. Delahaye et cie, 1877 (1876).
HYATT A., « Phylogeny of an Acquired Caracteristic », *Proceedings of the Americain Philosophical Society*, 1893, 32, pp. 349-616.
JACOB F., MONOD J., « Genetci Regulatory Mechanisms in the Synthesis of Proteins », *Journal of Molecular Biology*, 1961, 3, pp. 318-356.
JUMELLE H., « L'œuvre scientifique de Gaston Bonnier », *Revue générale de botanique,* 1924, 36, pp. 289-307.
LACAZE-DUTHIERS H., « Direction des études zoologiques », *Archives de zoologie expérimentale*, 1872, 1, pp. 17-48.
LAMARCK, *Recherches sur l'organisation des corps vivans*, Maillard, Paris, 1802.
LAMARCK, *Philosophie zoologique*, Dentu, Paris, 1809.
LAMARCK, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, Déterville, Paris, 1815, 1.
LANESSAN J., *Le Transformisme*, Paris, Octave Doin, 1883.
LANKESTER E.R., « Acquired Characters », *Nature*, November 29, 1894, pp. 102-103.
LAURENT E., « Etudes sur la variabilité du bacille rouge de Kiel », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1890, 4, pp. 465-483.
LE DANTEC F., *lettre à Léon Perdrix*, 28 avril 1888, Archives de l'Institut Pasteur, *Fonds Félix Le Dantec*.
LE DANTEC F., , *Recherches sur la Digestion intracellulaire chez les Protozoaires*, Lille, Imprimerie L. Danel, 1891.
LE DANTEC F., « Recherches sur la symbiose des Algues et des Protozoaires », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1892, 6, pp. 190-199.
LE DANTEC F., « Etudes biologiques comparatives sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1894, 26, pp. 56-100 .
LE DANTEC F., *La Matière Vivante*, Masson, 1895.
LE DANTEC F., « L'Assimilation fonctionnelle », *C.R.Ac.Sci.*, 1895, 121, pp. 950-953.
LE DANTEC F., *Théorie nouvelle de la vie*, Alcan, 1896.

LE DANTEC F., *Bactéridie charbonneuse, assimilation – variation – sélection,* Masson, 1897.
LE DANTEC F., *Evolution individuelle et hérédité*, Alcan, 1898.
LE DANTEC F., *Lamarckiens et Darwiniens,* Paris, Alcan, 1899.
LE DANTEC F., « Pasteur darwiniste », *Revue encyclopédique*, 1900, 9, p. 843-847.
LE DANTEC F., *Traité de Biologie,* Alcan, 1903.
LE DANTEC F., *Les lois naturelles, Réflexions d'un biologiste sur les sciences*, Paris, 1904.
LE DANTEC F., « L'hérédité des diathèses ou hérédité mendélienne », *Revue scientifique*, 1904, 17, pp. 513-517.
LE DANTEC F., *L'Athéisme*, Paris, Flammarion, 1906.
LE DANTEC F., *Introduction à la pathologie générale*, Alcan, 1906.
LE DANTEC F., *Eléments de philosophie biologique*, Alcan, 1907.
LE DANTEC F., « La Biologie de M. Bergson », *La Revue du Mois*, 1907, 4, pp. 230-241.
LE DANTEC F., *La Crise du transformisme*, Alcan, 1909.
LE DANTEC F., « Alfred Giard », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1909, 42, pp. 3-13.
LE DANTEC F., « Lamarck et Darwin, les deux tendances biologiques », *Revue scientifique,* 1909, 47e année, pp. 161-170.
LE DANTEC F., *La stabilité de la vie. Etude énergétique de l'évolution des espèces*, Alcan, 1910.
LE DANTEC F., *La « mécanique » de la Vie*, Flammarion, 1913.
LE DANTEC F., *Evolution individuelle et hérédité*, Alcan, 1913, 2e édition augmentée d'une préface.
LEMOINE G., *C.R.Ac.Sci.*, 1921, 173/5, pp. 265-267.
LOEB J., *The Organism as a Whole*, Putnam, New York, 1916.
LWOFF A., « Remarques sur une propriété commune aux gènes, aux principes lysogènes et aux virus des mosaïques », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1936, 56, pp. 165-170.
LWOFF A., *L'Evolution physiologique. Etude des pertes de fonctions chez les micro-organismes*, Hermann, Paris, 1943.
LWOFF A., *Titres et travaux scientifiques*, 1959.
MAINDRON M., *L'Arbre de Science*, Alphonse Lemerre Editeur, 1906.
MAREY J., « Le transformisme et la physiologie expérimentale », *Revue scientifique*, 1873, 11e année, pp. 813-822.
MAREY J., *La machine animale*, Bibliothèque scientifique internationale, Paris, 1873.
MARTINS C., *Introduction biographique*, préface à la 2e édition de la *Philosophie zoologique*, Paris, Librairie F. Savy, 1873.
MASSART J., « Le chimiotaxisme des leucocytes et l'immunité », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1892, 6, pp. 321-327.
MASSART J., DEMOOR J., EVERARD C., « Sur les modifications des leucocytes dans l'infection et dans l'immunisation », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1893, 7, pp. 165-212.
MATRUCHOT L., *Recherches sur le développement de quelques Mucédinées*, Thèse de docorat, 1892.
MAUPAS E., « Sur le déterminisme de la sexualité chez l'*Hydatina senta* », *C.R.Ac.Sci.*, 1891, 113, pp. 388-390.
MAYR E., « Cause and Effect in Biology », *Science*, 134, 10 novembre 1961, pp. 1501-1506.
METCHNIKOFF E., « Sur la lutte des cellules de l'organisme contre l'invasion des microbes », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1887, 1, pp. 321-336.
METCHNIKOFF E., « Contribution à l'étude du pléomorphisme des bactéries », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1888, 2, pp. 61-68.

METCHNIKOFF E., « Notes sur le pléomorphisme des bactéries », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1888, 2, pp. 265-267.
METCHNIKOFF E., « La lutte pour l'existence entre les divers parties de l'organisme », *Revue scientifique*, 1892, 30e année, pp. 321-326.
MOLLIARD M., *Notice sur la vie et les travaux de Gaston Bonnier*, Paris, 1923.
MONOD J., « The Phenomenon of Enzymatic Adaptation, And Its Bearings on Problems of Genetics and Cellular Differentiation », Growth Symposium, Vol. XI, N°4, 1947, pp. 223-289.
MOREAU J., *L'Oeuvre de Félix Le Dantec*, Paris, Larousse, 1918.
MOUSSU M.G., *Auguste Chauveau,sa vie et ses travaux*, Paris, 1918.
PASTEUR L., CHAMBERLAND C., ROUX E., « De l'atténuation des virus et de leur retour à la virulence », *C.R.Ac.Sci.*, 1881, 92, pp. 429-435.
PEREZ C., « Félix Le Dantec », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1918, 52, pp. 3-26.
PEREZ C., *Travaux de la station de la station biologique de Roscoff*, PUF, 1926.
PERRIER E., « Le transformisme en Angleterre », *Revue scientifique*, 1873, 11e année, pp. 717-726.
PERRIER E., Lettres adressées à E. Haeckel, *Fonds Haeckel*, Iéna (9 lettres de 1878 à 1909).
PERRIER E., « Le transformisme et les sciences physiques », *Revue scientifique*, 22 mars 1879, 17e année, pp. 890-895.
PERRIER E., « Rôle de l'association dans le règne animal », *Revue scientifique*, 13 décembre 1879, 17e année, pp. 553-559.
PERRIER E., *Les colonies animales et la formation des organismes*, Masson, 1881.
PERRIER E., « L'adaptation aux conditions d'existence », *Revue scientifique*, 1882, 20e année, pp. 833-839.
PERRIER E., « L'expédition du Talisman », *Revue scientifique*, 1883, 21e année, pp. 737-741.
PERRIER E., *La Philosophie zoologique avant Darwin*, Alcan, 1886 (2e édition, 1884).
PERRIER E., *Notice sur les travaux scientifiques de M. Edmond Perrier*, Paris, 1886.
PERRIER E., *Le Transformisme*, Paris, Baillière et Fils, 1888.
PERRIER E., *Les explorations sous-marines*, Paris Hachette, 1891 (2e édition, 1884).
PERRIER E., *Notice sur les travaux scientifiques de M. Edmond Perrier*, Paris, 1892.
PERRIER E., *Lamarck et le transformisme actuel*, 1893, Paris.
PERRIER E., « Rapport sur les travaux de MM. Mathias Duval et Giard», *C.R.Ac.Sci.*, 1896, 123, pp. 1151-1159.
PERRIER E., *Les colonies animales et la formations des organismes*, Masson, 1898, 2e édition augmentée d'une préface.
PERRIER E., *La fixation héréditaire des attitudes avantageuses*, Iéna, 1902.
PERRIER E., GRAVIER C., « La tachygenèse », *Annales des sciences naturelles (zoologie)*, 1902, 16, pp. 133-374.
PERRIER E., *La Vie en action*, Flammarion, 1918.
PERRIER E., *La Terre avant l'histoire, les origines de la vie et de l'homme*, Paris, 1920.
PERRIER E., *Lamarck*, Payot, 1925.
PERRIER R., BERNARD F., *Notice biographique et travaux scientifiques d'E. Wasserzug*, Sceaux, 1889.
PERRIER R., « Zoologie », *Revue encyclopédique*, 1891, 1, pp. 731-737.
PERRIN J., *C.R.Ac.Sci.*, 1936, 203, pp. 1037-1039.

PICTET A., « Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons », *Mémoires de la Société de Physique et d'Hitsoire naturelle de Genève*, 1905, 35, fasc. 1, pp. 45-128.
PICTET A., « Un nouvel exemple de l'hérédité des caractères acquis », *Archives des sciences physiques et naturelles*, 1911, 31, pp. 561-563.
PICTET A., *Recherches expérimentales sur les mécanismes du mélanisme et de l'albinisme chez les lépidoptères*, Genève, 1912.
PICTET A., « Expériences de génétique avec Porthesia similis et autres lépidoptères », *Bulletin de la Société des Lépidoptères de Genève*, 1921, 4, pp. 202-220.
POINCARE H., « L'évolution des lois », in *Philosophie des sciences,* textes réunis par S. Laugier et P. Wagner, Vrin, 2004, pp. 106-125.
POULTON E.B., « Acquired Characters », *Nature*, December 6, 1894, pp. 126-127.
PRZIBRAM H., « Théorie apogénétique de l'évolution des organismes », *Revue générale des Sciences*, 1929, 40, pp. 293-299.
QUATREFAGES A., *Charles Darwin et ses précurseurs français*, Paris, Baillière, 1870.
QUATREFAGES A., « La Science et la Patrie », *Association française pour l'avancement des sciences*, 1872, 1, pp. 36-41.
QUATREFAGES A., *Les émules de Darwin*, Alcan, 1894, Tome I.
RABAUD E., « Note sur l'appareil circulatoire d'un Poulet omphalocéphale », *Comptes-rendus de la Société de Biologie*, 1897, 49, pp. 327-328.
RABAUD E., *Essai de tératologie, Embryologie des poulets omphalocéphales*, Alcan, 1898.
RABAUD E., « Fragments de tératologie générale, l'arrêt et l'excès de développement », *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 1901, 34, pp. 481-511.
RABAUD E., « L'atavisme et les phénomènes tératologiques », *Revue scientifique*, 1903, 41e année, pp. 129-138.
RABAUD E., « Les corrélations embryonnaires au point de vue de l'embryologie générale », *Revue des Idées*, 1904, 1, pp. 753-771.
RABAUD E., « La théorie de la mutation d'après M. de Vries », *Revue des Idées*, 1908, 5/2, pp. 533-543.
RABAUD E., « L'évolution tératologique », *Rivista di Scienza,* 1908, 3, pp. 45-64.
RABAUD E., *Le Transformisme et l'Expérience*, Alcan, 1911.
RABAUD E., « Lamarckisme et mendélisme », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique,* 1912, 46, pp. 123-138.
RABAUD E., « Les nouvelles théories de l'hérédité, adaptation et évolution », *Biologica*, 1913, 3, pp. 163-180.
RABAUD E., *La tératogénèse, Etude des variations de l'organisme*, Paris, Octave Doin, 1914.
RABAUD E., « Félix Le Dantec », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1917, 51, pp. I-XI.
RABAUD E., « Les fondements d'une théorie de l'hérédité », *Revue Philosophique de la France et de l'Etranger*, 1918, 85, pp. 111-147.
RABAUD E., *Recherches sur l'hérédité et la variation, Etude expérimentale et théorie physiologique*, Supplément au *Bulletin biologique de France et de Belgique*, 1919.
RABAUD E., *Eléments de biologie générale*, Alcan, 1920.
RABAUD E., *Titres et travaux scientifiques*, PUF, 1922.
RABAUD E., *L'adaptation et l'évolution*, Paris , Etienne Chiron Editeur, 1922.
RABAUD E., « Le monde vivant sans hérédité », *Revue Philosophique de la France et de l'Etranger*, 1934, 117, pp. 39-49.
RABAUD E., *Titres et travaux scientifiques de M. Etienne Rabaud*, Laval, 1935.

RABAUD E., *Le hasard et la vie des espèces*, Flammarion, 1953.
RAY J., « Variations des Champignons inférieurs sous l'influence du milieu », *Revue générale de Botanique*, 1897, 9, pp. 193-212, 245-259, et 282-304.
ROBIN C., « Sur la direction que se sont proposée en se réunissant les membres fondateurs de la Société de Biologie pour répondre au titre qu'ils ont choisi ; », *Compte-rendus de la Société de Biologie*, 1849, I. Texte inséré en avant-propos, pp. I-XI.
ROBIN C., *Anatomie et Physiologie cellulaires*, Paris, Baillière, 1873.
ROSTAND J., « Le passé du transformisme », *Biologie et humanisme*, Gallimard, 1964, pp. 67-101.
ROUBAUD E., *Rapport sur E. Rabaud*, 1942, Dossier personnel d'E. Rabaud, Archives de l'Académie des sciences de Paris.
ROUX E., « Bactéridie charbonneuse asporogène », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1890, 4, pp. 25-34.
SACHS J., *Traité de botanique*, Paris, F. Savy, 1874, traduit de l'allemand sur la 3e édition et annoté par Ph. Van Tieghem.
SAND R., « Les laboratoires maritimes de zoologie », *Revue de l'université de Bruxelles*, 1897-1898, 3e année, pp. 23-47, pp. 121-151, pp. 203-235.
SCHMANKIEWITSCH V., « Ueber den Einfluss der physicalisch-chemischen Bedingungen auf die Organisation von Branchipus », *Zeitschr. wissensch. Zool.*, 1872, 22, pp. 293-295.
SOMMER M., « Die Brown-Sequard'sche Meerschweinchenepilepsie und ihre erbliche Ubebertragung auf die Nachkommen », *Beiträge zur Pathologischen Anatomie und zur allgemeinen Pathologie*, Jena, 1900, 27, pp. 289-330.
STANDFUSS M., « Etudes zoologiques expérimentales sur les Lépidoptères ; résultats principaux obtenus jusqu'à la fin de 1898 », *Annales de la Société Entomologique de France*, 1900, 69, pp. 82-101.
TAINE H., *Philosophie de l'art*, 1865 (édition Fayard, 1985).
TSIKLINSKI, « Recherches sur la virulence de la bactéridie », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1892, 6, pp. 465-477.
VANDEL A., *L'Homme et l'Evolution*, Gallimard, 1958.
VINES, « An examination of some points in Prof. Weismanns Theory of Heredity », *Nature*, 1889, 40, pp. 621-626.
WADDINGTON C.H., « Genetic assimilation of an acquired character », *Evolution*, 1953, 7, pp. 118-126.
WASSERZUG E., « Variations durables de la forme et de la fonction chez les bactéries », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1888, 2, pp. 153-157.
WEISMANN A., *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*, Paris, C. Reinwald, 1892, traduit de l'allemand par H. de Varigny.
WEISMANN A., *The Evolution Theory*, Edward Arnold, London, 1903.
WINOGRADSKY S., « Sur le pléomorphisme des bactéries », *Annales de l'Institut Pasteur*, 1888, 2, pp. 249-264.

Sources secondaires

AUDIBERT C., VIVIEN F., « Georges Coutagne (1854-1928), biologiste : des mollusques aux vers à soie », *Les collection malacologiques anciennes : outils d'histoire et de science, Cahiers Scientifiques*, Lyon, fascicule n°13, 2007, pp. 11-71.

BACHELARD G., *La formation de l'esprit scientifique*, 1938 (édition Vrin, 1993).

BACHELARD G., *L'activité rationaliste de la physique contemporaine*, Paris, 1951.

BACHELARD G., *Le matérialisme rationnel,* 1953 (édition PUF, 2000).

BOUYSSI F., *Alfred Giard (1846-1908) et ses élèves : un cénacle de « philosophes biologistes », Aux origines du scientisme ?*, Paris, 1998.

BOWLER P.J., *The Eclipse of Darwinism*, The Johns Hopkins University Press, London, 1992.

BOWLER P.J., *Darwin*, Flammarion, 1995 (1990).

BUICAN D., *Histoire de la génétique et du transformisme en France*, PUF, 1984.

BURIAN R., GAYON J., ZALLEN D., « The Singular Fate of Genetics in the History of French Biology, 1900-1940 », *Journal of the History of Biology*, 1988, 21, pp. 357-402.

BURIAN R., GAYON J., « Un évolutionniste bernardien à l'Institut Pasteur ? Morphologie des ciliés et évolution physiologique dans l'œuvre d'André Lwoff », in M. Morange, *L'Institut Pasteur*, *Contributions à son histoire*, La Découverte, 1991, pp. 165-185.

BURIAN R., « Coutagne, Delage, and the Reception of Weismann in France », *Bulletin dHistoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 1995, 2, pp. 182-192.

BURIAN R., GAYON J., « The French School of Genetics : From Physiological and Population Genetics to Regulatory Molecular Genetics », *Annual Review of Genetics*, 1999, 33, pp. 313-349.

CANGUILHEM G., « Qu'est-ce qu'une idéologie scientifique », *Idéologie et rationalité dans l'histoire des sciences de la vie*, Vrin, 2000, pp. 33-45.

CANGUILHEM G., « La philosophie biologique d'Auguste Comte et son influence en France au XIXe siècle », *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences concernant les vivants et la vie*, Vrin, 2002 (1968), pp. 61-80.

CANGUILHEM G., « Le vivant et son milieu », *La connaissance de la vie*, Vrin, 2003 (1965), pp. 165-198.

CHATELAIN Y., « Costantin Julien », *Dictionnaire de biographies française*, 1961, IX, pp. 790-791.

CONRY Y., *L'introduction du darwinisme en France au XIXe siècle*, Vrin, 1974.

CONRY Y., « Comment a-t-on pu être néo-lamarckien en France (1843-1930) ? », *Nuncius*, 1993, 8, pp. 487-520.

CORSI P., *Lamarck, Genèse et enjeux du* trasnformise, 1770-1830, CNRS éditions, 2001.

DAWKINS R., *L'horloger aveugle*, Robert Laffont, 1989 (1986).

DE BEER G., « Lankester Edwin Ray », *Dictionary of Scientific Biography,* 1973, VIII, pp. 26-27.

DEBRU C., *L'esprit des protéines*, Hermann, 1983.

DELSOL M., « CAULLERY Maurcie 1868-1958 », P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 545-547.

DI GREGORIO M., « Lankester Edwin Ray », *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 2573-2575.

ELDREDGE N., GOULD S.-J., « Species selection : its range and power », *Nature*, 1988, 334, p. 19.

FARLEY J., « The Initial Reactions of French Biologists to Darwin's *Origin of Species* », *Journal of the History of Biology*, 1974, 7/2, pp. 275-300.

FISCHER J.-L., « L'aspect social et politique des relations épistolaires entre quelques savants français et la station zoologique de Naples de 1878 à 1912 », *Revue d'Histoire des Sciences*, 1980, 3, pp. 19-26.
FISCHER J.-L., « DELAGE *Yves* Marie 1854-1920 », P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 1160-1164.
FISCHER J.-L., « RABAUD Etienne », P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 3604-3605.
FISCHER J.-L., « Créations et fonctions des stations maritimes françaises », *La Revue pour l'Histoire du CNRS*, novembre 2002, 7, pp. 26-31.
FISCHER J.-L., « Les origines de l'embryologie expérimentale et les nouvelles formulations théoriques de la néo-épigenèse et de la néo-préformation à la fin du XIXe siècle », *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la vie*, 2002, 9, pp. 147-161.
FOUCAULT M., *L'archéologie du savoir*, Gallimard, 1969.
FOX KELLER E., *Le siècle du gène*, Gallimard, 2003 (2000).
FOX KELLER E., *Expliquer la vie*, Gallimard, 2004 (2002).
FUTUYAMA D.J., *Evolutionnary Biology*, Sinauer Associates, 1998, 3e édition.
GAYON J., « Un objet singulier dans la philosophie biologique bernardienne : l'hérédité », in *La nécessité de Claude Bernard* (Actes du colloque), 1991, pp. 169-182.
GAYON J., *Darwin et l'après Darwin, Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*, Kimé, 1992.
GAYON J., « Les premiers pastoriens et l'hérédité », *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 1995, 2, pp. 193-204.
GAYON J., « Evolutionnisme », *Dictionnaire d'histoire et de philosophie des sciences*, sous la direction de D. Lecourt, PUF, 1999, pp. 392-393.
GAYON J., BURIAN R., « France in the era of mendelism (1900-1930) », *C.R.Ac.Sci.*, *Sciences de la vie*, 2000, 323, pp. 1097-1106.
GAYON J., « Hérédité des caractères acquis », in P. Corsi, J. Gayon, G. Gohau, S. Tirard, *Lamarck, Philosophe de la nature*, PUF, 2006, pp. 105-163.
GILLISPIE Ch. C., « Lamarck and Darwin in the History of Science », in B. Glass, O. Temkin, W.L. Strauss Jr (éds), *Forerunners of Darwin, 1745-1859*, Baltimore, Johns Hopkins University Press, 1959, pp. 265-291.
GORENFLOT R., *Biologie végétale : Plantes supérieures*, Tome 1, *Appareil végétatif*, Paris, Masson, 1980.
GOULD S.-J., « Is uniformitarianism necessary ? », *American Journal of Science*, mars 1965, 263, pp. 223-228.
GOULD S.-J., *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard University Press, 1977 (édition 2002).
GOULD S.-J., *La structure de la théorie de l'évolution*, Gallimard, 2007, traduction de M. Blanc (2002).
GRIMOULT C., *Evolutionnisme et fixisme en France*, *Histoire d'un combat, 1800-1882,* CNRS Editions, 1998.
GRIMOULT C., *Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France, 1945-1995*, Droz, 2000.
HEIL R., « Le Dantec Félix », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1973, VIII, pp. 124-125.
HULL D., « A Matter of Individuality », *Philosophy of Science*, September 1978, 45, pp. 335-360.
JABLONKA E., LAMB M.J., *Epigenetic Inheritance and Evolution*, Oxford University Press, 1999, 2e édition (1995).
JACOB F., *La logique du vivant*, Gallimard, 1970.

JACOB F., *La statue intérieure*, Odile Jacob, 1987.
JAUSSAUD P., « Costantin Julien, Noël », in P. Jaussaud, E.-R. Brygoo, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies*, Publications du Muséum, collection Archives, 2004, pp. 149-150.
JAUSSAUD P., « PERRIER Jean, Octave, *Edmond* », in P. Jaussaud, E.-R. Brygoo, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies*, Archives du Muséum, 2004, pp. 413-415.
JAUSSAUD P., « Tissot Jules », in P. Jaussaud, E.-R. Brygoo, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies*, Archives du Muséum, 2004, p. 494.
LA VERGATA A., « Néo-lamarckisme », P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 3185- 3202.
LA VERGATA A., « PERRIER Jean Octave *Edmond* 1844-1921 », P. Tort, *Dictionnaire du Darwinisme et de l'Evolution*, PUF, 1996, pp. 3403-3405.
LATOUR A.M., « Bonnier Gaston », *Dictionnaire de biographie française*, 1954, VI, p. 1039.
LE TOURNEUR ST., « Delage Yves », *Dictionnaire de biographie française*, 1965, X, p. 639.
LECOURT D., « Déterminisme », in D. Lecourt, *Dictionnaire d'histoire et de philosophie des sciences*, PUF, 1999, pp. 299-303.
LIMOGES C., « PERRIER, EDMOND », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1974, X, pp. 522-523.
LOISON L., *Le transformisme de Julien Costantin (1857-1936), Enjeux et limites d'une théorie néolamarckienne*, Mémoire de DEA, sous la direction de Stéphane Tirard, Université Paris VII Denis-Diderot, 2004.
LOISON L., « Yves Delage (1854-1920) et l'hétérogénéité du néolamarckisme français », *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la vie,* 2006, 2, pp. 143-168.
LOISON L., « La question de l'hérédité de l'acquis dans la conception transformiste de Maurice Caullery. Premières réflexions sur la spécificité de la pensée néolamarckienne française », in M. Morange et O. Perru, *Embryologie et Evolution (1880-1950), Histoire générale et figures lyonnaises*, Vrin, 2008, pp. 99-127.
LOISON L., « La statue de Lamarck », *Cahiers du Centre François Viète*, 2008, à paraître.
MORANGE M., *Histoire de la biologie moléculaire*, La Découverte, 1994.
MORANGE M., *Les secrets du vivant, Contre la pensée unique en biologie*, La Découverte, 2005.
MORANGE M., « André Lwoff : From protozoology to molecular definition of viruses », *Journal of Biosciences*, 2005, 30/5, pp. 591-594.
MORANGE M., « French Tradition and the Rise of Evo-devo », *Theory in Biosciences*, 2007, 126, 4, pp. 149-153.
PACHERIE E., « Réductionnisme », in D. Lecourt, *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences*, PUF, 1999, pp. 810-813.
PAPPENHEIMER Jr A.M. , « Qu'est donc devenue Pz ? », in A. Lwoff, A. Ulmann, *Les Origines de la biologie moléculaire. Un hommage à Jacques Monod,* « Etudes vivantes », Paris, 1980, pp. 55-60.
PERSELL S.M.*, Neo-Lamarckism and the Evolution Controversy in France, 1870-1920,* The Edwin Mellen Press, 1999.
PFEIFER E., « The genesis of American Neo-Lamarckism », *Isis*, 1965, 56, pp. 156-167.
PICHOT A., *Histoire de la notion de vie*, Gallimard, 1993.
PICHOT A., *Histoire de la notion de gène*, Flammarion, 1999.
PLANTEFOL L., « COSTANTIN, JULIEN », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1971, III, p. 429.

RIDLEY M., *Evolution biologique*, De Boeck, 1996, traduction de la 2e édition anglaise par Raymond Rasmont.
ROGER J., *Les sciences de la vie dans la pensée française au XVIIIe siècle*, Albin Michel, 1993 (1963).
ROGER J. (sous la direction de), « Les néo-lamarckiens français », *Revue de Synthèse*, Albin Michel, juillet-décembre 1979, pp. 279-468.
ROGER J., « Les positions philosophiques des néo-lamarckiens français », *Pour une histoire des sciences à part entière*, Albin Michel, 1995, pp. 394-405.
ROGER J., « Darwin, Haeckel et les Français », *Pour une histoire des sciences à part entière*, Albin Michel, 1995, pp. 372-393.
SCAPS P., *Histoire de la biologie marine*, Ellipses, 2005.
SCHMITT S., *Histoire d'une question anatomique : la répétition des parties*, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Archives, 2004.
SCHWARTZ COWAN R, « BONNIER, GASTON », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1970, II, pp. 290-291.
SOBBER E., *The Nature of Selection*, *Evolutionary Theory in Philosophical Focus*, The University of Chicago Press, 1993 (1984).
STEELE E.J., *Somatic Selection and Adaptative Evolution*, *On the Inheritance of Acquired Characters*, Toronto, 1979.
THOMAS M., « De nouveaux territoires d'introduction du mendélisme en France : Louis Blaringhem (1878-1958), un généticien néolamarckien sur le terrain agricole », *Revue d'Histoire des Sciences*, 2004, 57/1, pp. 65-100.
TETRY A., « DELAGE, YVES », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1971, IV, pp. 11-12.
TETRY A., « GIARD, ALFRED », *Dictionary of Scientific Biography*, New York, 1972, V, pp. 385-386.
TETRY A., « Giard Alfred », *Dictionnaire de biographie française*, 1982, XV, pp. 1438-1439.
TETRY A., « Gley Eugène », *Dictionnaire de biographie française,* tome seizième, pp. 362-363.
TIRARD S., « Gaston Bonnier (1853-1922) : un botaniste lamarckien », *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2003, 2, pp. 157-186.
TIRARD S., « L'hérédité des caractères acquis, les termes d'un enjeu pour deux biologistes français, Gaston Bonnier (1853-1922) et Edmond Perrier (1844-1921) », actes du colloque de la Société de Philosophie Biologique, Muséum d'Histoire Naturelle, 18 juin 2002 Marseille, *Épistémologie et évolution, L'inné et l'acquis dans l'évolution*, Marseille, Presses Universitaires de Provence, pp. 65-76.
TORT P., « BONNIER Gaston 1853-1922 », in P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 375-376.
TORT P., « COSTANTIN *Julien* Noël 1857-1936 », in P. Tort, *Dictoinnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 709-710.
TORT P., « GIARD *Alfred* Mathieu 1846-1908 », in P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 1911-1939.
TORT P., « LE DANTEC Félix», in P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution,* PUF, 1996, pp. 2600-2604.
TORT P., « PASTEUR Louis », in P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, 1996, pp. 3379-3383.

ZIRKLE C., « The Early History of the Idea of the Inheritance of Acquired Characters and of Pangenesis », *Transactions of the American Philosophical Society*, 1946, New Series, 35, Part II, pp. 91-151.

INDEX DES NOMS

Les noms des principaux protagonistes de cette histoire revenant trop souvent, nous ne les avons pas comptabilisés dans l'index : G. Bonnier, M. Caullery, J. Costantin, Y. Delage, A. Giard, F. Le Dantec, E. Perrier, E. Rabaud, A. Weismann.

A

Agassiz L., 89
Anthony R., 361, 363
Aristote, 8, 58, 132
Audibert C., 203

B

Bachelard G., 262, 326
Bange C., 269
Bateson W., 320
Baude L., 353
Béchamp A., 66
Bell R.G., 277
Bergson H., 84, 104, 374
Bernard Cl., 25, 30, 72, 87, 95, 96, 98, 119, 134, 136, 137, 138, 140, 141, 142, 143, 145, 146, 147, 148, 151, 152, 155, 156, 157, 161, 170, 171, 172, 178, 184, 186, 187, 189, 193, 235, 268, 270, 299, 300, 339, 356, 365, 375, 379
Bernard F., 72, 375
Bernard N., 356
Bert P., 268
Blakelsee, 356
Blanckaert Cl., 11
Blaringhem L., 14, 25, 27, 107, 159, 161, 162, 234, 235, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 320, 332, 335, 340, 355, 367, 369, 370, 371, 381, 387
Bonnier J., 41, 43, 360
Bordage E., 107, 225, 226, 227, 229, 230, 231, 280, 288, 387
Bordet J., 75
Bordier A., 71, 72
Boule M., 80
Boutan L., 357
Boutroux E., 141, 351
Bouvier E.-L., 363
Bouyssi F., 1, 13, 20, 359, 361, 365, 378
Boveri T., 353
Bowler P.J., 5, 12, 82, 87, 89, 347, 348, 378
Brown-Séquard, 206, 224, 268, 270, 281, 282, 283, 286, 289, 290, 335
Brygoo E.-R., 66, 355, 363, 380
Buffon, 18, 103, 372
Buican D., 12, 21
Burian R., 14, 64, 132, 133, 187, 268, 320
Buss L.W., 177
Butler S., 90

C

Canguilhem G., 14, 113, 136, 142, 196, 253
Carnot S., 25, 248, 249
Chamberland Ch., 67, 68
Chatelain Y., 355
Chatton E., 135
Chauveau A., 66, 68, 69, 70, 71, 375
Claparède E., 19, 179
Clémenceau G., 24
Combes R., 312
Comte A., 113, 269, 378
Conrad Sprengel C., 336
Conry Y., 12, 15, 30, 39, 58, 217, 230, 344, 345, 378
Cope E.D., 6, 7, 46, 82, 89, 115, 116, 117, 141, 265, 267, 275, 335, 369
Cornu M., 228, 356
Correns K., 320
Corsi P., 8, 15, 198, 303, 342, 379
Coutagne G., 14, 203, 378
Crick F., 325
Cuénot L., 85, 204, 206, 252, 266, 267, 277, 295, 306, 320, 324
Cuvier F., 8
Cuvier G., 8, 15, 16, 17, 270, 324

D

Daniel L., 41, 106, 283, 289, 372, 387
Dareste C., 47, 58, 59, 60, 61, 71, 365
Darwin C., 1, 6, 8, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 23, 32, 33, 34, 37, 53, 58, 74, 76, 86, 89, 90, 98, 104, 106, 108, 121, 124, 125, 126, 127, 132, 139, 140, 141, 142, 144, 145, 150, 162, 199, 201, 202, 204, 207, 209, 210, 213, 218, 230, 235, 256, 258, 270, 272, 282, 288,

297, 304, 310, 327, 328, 330, 333, 336, 339, 340, 342, 347, 348, 356, 364, 370, 371, 372, 374, 375, 376, 378, 379, 381
Dastre A., 92, 119
Davemport C.B., 354
Davenport C.B., 354
Dawkins R., 111
de Beer G., 304
De Chardin T., 85
de Layens G., 351, 352
De Meyer J., 284, 288, 289, 290, 291
De Saporta G., 16
de Varigny H., 46, 58, 101, 274, 275, 359, 377
De Virville Ad., 235
de Vries H., 26, 100, 104, 122, 140, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 201, 310, 311, 313, 314, 316, 320, 376
Debru Cl., 91, 94
Decaisne, 336
Decaisne J., 336
Delbrück M., 75
Delsol M., 353
Demoor J., 286
Depéret Ch., 82, 267
Descartes R., 103, 136
Detlefsen J.A., 224, 225
Detmer, 165, 225, 228, 229
di Gregorio M., 304
Diarra A., 125
Diderot D., 2, 16, 380
Diénert F., 78, 79, 80, 130, 131, 371
Dohrn A., 354
Donnat L., 25
Dougherty F., 11
Dreyfus, 353
Driesch H., 354
Duchartre, 336
Duchartre P., 336
Duclaux E., 23, 66, 70, 73, 78, 92, 286
Duclaux J., 92
Dufour L., 52, 54, 370
Dujardin F., 95, 96, 343, 387
Dupuy E., 283
Duruy V., 234
Duval M., 222, 365, 375

E

Edwards W., 268, 269
Ehrenberg C. G., 95, 96
Eimer T., 109, 115, 277
Eldredge N., 260, 378
Engelmann W., 353
Ephrusi B., 28
Errera, 284
Eschenhagen, 284
Everard C., 286

F

Farley J., 15
Fauret-Fremiet E., 353
Fischer E., 11, 14, 39, 94, 173, 229, 275, 276, 357, 365
Flahault Ch., 44, 45, 351
Flemming W., 353
Flourens P., 17, 152, 258
Foucault M., 30
Fox Keller E., 133, 263
François-Franck Ch.-A., 154
Futuyama D.J., 327, 340

G

Gain E., 52
Gallien L., 353
Garrett F.C., 280, 373
Gaudry A., 21, 80, 81, 209, 368
Gayon J., 8, 14, 64, 66, 67, 87, 89, 132, 133, 138, 152, 171, 187, 198, 230, 256, 268, 320, 379
Gegenbaur C., 304
Geoffroy Saint-Hilaire E., 16, 60, 61, 62, 114, 140, 145, 213
Geoffroy Saint-Hilaire I., 60, 61, 62, 114
Gessard M.C., 73
Gillispie Ch. C., 108, 379
Gley E., 269, 270, 381
Goethe, 21, 90
Gohau G., 8, 11, 198, 379
Goldschmidt R., 321
Goldsmith M., 82, 256, 262, 357, 358
Gorenflot R., 155
Gould S.-J., 82, 87, 90, 94, 122, 142, 162, 209, 221, 260, 265, 267, 277, 292, 298, 299, 317, 342
Graham T., 91
Grassé P.P., 3, 59, 85, 174, 353, 365, 369, 373, 387
Gravier Ch., 222, 258, 265, 363, 364, 373
Grimoult C., 12, 379
Guérin J., 153
Guyénot E., 162, 317, 321, 322, 325

H

Haeckel E., 12, 19, 20, 21, 22, 24, 39, 95, 98, 114, 189, 209, 210, 211, 218, 221, 239, 265, 267, 270, 304, 319, 353, 359, 372, 375, 381
Harrison J.W.H, 280
Heil R., 361
Henneguy F., 363
Henslow G., 115
Hertwig O., 353

Hill L., 282
Hippocrate, 201, 205
Houssay F., 77, 85, 136, 284, 332
Hull D., 3, 379
Huxley Th., 87, 88, 95, 98, 99, 182, 189, 190, 209, 210, 239, 304, 348, 372
Hyatt A., 6, 82, 89, 267, 331, 335

J

Jablonka E., 111, 177, 281, 349
Jacob F., 130, 131, 132, 170, 380
Jaussaud P., 66, 355, 363, 380
Jollos V., 281
Jumelle H., 52, 339, 351

K

Kammerer P., 272, 296, 315
Kellog V.L., 277
Kowalevsky, 19, 209, 210

L

La Vergata A., 12, 13, 213, 363
Lacaze-Duthiers H., 19, 26, 35, 148, 324, 357, 358, 359, 363
Lacaze-Duthiers H. (de), 19, 26, 35, 148, 324, 357, 358, 359, 363
Lacour E., 361
Lagarde A., 11
Lamarck J.B., 1, 3, 5, 6, 8, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 46, 53, 54, 55, 57, 82, 95, 103, 108, 111, 114, 116, 117, 123, 124, 125, 126, 129, 132, 136, 140, 142, 144, 145, 154, 171, 172, 173, 175, 179, 181, 198, 205, 206, 208, 210, 213, 220, 236, 237, 238, 239, 240, 242, 243, 267, 270, 272, 273, 275, 288, 292, 298, 302, 303, 304, 305, 306, 311, 327, 328, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 352, 363, 364, 369, 372, 373, 374, 375, 378, 379, 380, 387
Lamb M.J., 111, 177, 281, 349, 379
Lanessan J., 13, 24, 90, 138, 141, 232, 240
Lankester E.R., 114, 173, 252, 304, 305, 306, 378
Laplace P.S., 137
Lartet E., 80
Latour A.M., 351
Laugier S., 301, 376
Laurent Em., 73
Laurent G., 11, 73, 107
Le Tourneur St., 357
Lebard P., 176
Lecourt D., 89, 137, 254, 379, 380
Lemoine G., 363
Lesage P., 52
Limoges C., 363
Linné K.V., 210, 336
Loeb J., 91, 166, 248, 259, 372
Loison L., 2, 110, 242, 294, 324, 380
Lothelier M.A., 52
Luria S., 75
Lwoff A., 14, 130, 131, 133, 134, 135, 187, 250, 378, 380
Lyell Ch., 54

M

Mach E., 326
Macieza A., 282
Magendie F., 137
Magrou J., 176
Maindron M., 29
Mangin L., 50
Marey J., 152, 153, 154, 269, 372
Marion A., 16
Martins Ch., 16, 20, 21, 144, 211, 270, 272, 273, 303
Massart J., 286
Matruchot L., 284
Maupas E., 46, 47
Mayr E., 132, 133, 259
Mendel G., 204, 320
Mesnil F., 294, 295, 353, 387
Metchnikoff E., 64, 66, 75, 120, 122, 123, 361, 374
Milne-Edwards A., 36
Molliard M., 351, 352, 375
Monod J., 80, 130, 131, 132, 375, 380
Moragn T.H., 354
Morange M., 14, 75, 130, 131, 132, 133, 135, 263, 294, 348, 378, 380
Morgan T.H., 354
Moussu M.G., 68, 375
Müller F., 209

N

Näegeli K., 111, 238, 260
Naudin Ch., 17
Nieuwkoop P.D., 177

O

Osborn H.F., 7, 82
Owen R., 89, 324

P

Pacherie E., 254
Pappenheimer Jr. A.M., 131, 380
Pasteur L., 14, 17, 22, 47, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72,

73, 74, 75, 79, 80, 92, 120, 133, 170, 176, 204, 205, 232, 233, 234, 235, 236, 240, 245, 286, 361, 363, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 377, 378
Pelseneer P., 353
Perdrix L., 73, 373
Pérez Ch., 357, 361
Perrier R., 43, 303
Perrin J., 355
Perru O., 294, 380
Persell S.M., 13, 380
Pfeifer E., 11
Picard E., 166, 351
Pichot A., 218
Pictet A., 229, 275, 277, 278, 387
Plantefol L., 355
Platon, 16
Poincaré H., 1, 299, 301
Pouchet F., 170, 232, 235, 236
Poulton E.B., 305, 306
Przibram H., 315, 347

Q

Quatrefages A., 18, 19, 144, 179, 272, 332, 333, 364

R

Rasmont R., 327, 381
Ray J., 284, 304, 305, 378, 387
Rayer P., 270
Renan E., 127, 361
Ridley M., 327
Robin Ch., 17, 268, 269, 270
Roger J., 11, 12, 25, 94, 125, 205, 219, 381
Romanes G.J., 58, 282
Rostand J., 297
Roux E., 67, 68, 100, 122, 123, 234
Roux W., 122, 123
Royer Cl., 16, 17, 370

S

Sachs J., 20, 336
Sainte-Claire Deville H., 316
Sand R., 39, 377
Saporta G., 16
Scaps P., 39
Schmankiewitsch V., 275, 377
Schmitt S., 90
Schwartz Cowan R., 351, 381
Semon R., 87
Semper K., 115
Sillard J.-C., 11
Sobber E., 347
Sommer M., 282
Speman H., 354
Spencer H., 100, 104, 115, 127, 218, 258, 291, 292
Standfuss M., 229, 274, 275, 276, 289
Steele E.J., 124, 205
Sutasurya L.A., 177

T

Taine H., 127, 142, 143, 377
Tannery J., 73
Teilhard de Chardin, 85
Telkes E., 233, 353, 369
Tétry A., 269, 353, 357, 359
Thomas M., 14
Tirard S., 2, 8, 13, 44, 155, 198, 379, 380
Tissot J., 66, 380
Tort P., 12, 13, 14, 75, 107, 351, 353, 355, 357, 359, 361, 363, 365, 378, 379, 380, 381
Treviranus L. Ch., 270
Tsiklinski, 75, 129, 377
Tyndall J., 240

U

Ulmann A., 131, 380

V

Vallot J., 52
Van Beneden E., 209, 211
Van Rysselberghe T., 1
Van Tieghem P., 20, 54, 146, 233, 234, 351, 355, 356, 370, 377
Vandel A., 3, 85, 297
Vines, 284, 377
Viré M., 11, 25
Vivien F., 203
Vogt C., 19, 364
Vogt K., 19, 364
Von Tchermak E., 320

W

Waddington C.H., 9, 10, 377
Wagner P., 301, 376
Wallace R., 147, 270
Wallon H., 24
Wasserzug E., 23, 66, 71, 72, 73, 361, 375
Watson J., 325
Weber M., 353
Wellmann K., 11
Winogradsky S., 66, 377
Wrzozek A., 282

Z

Zallen D., 14, 64
Zirkle C., 201

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : E. Perrier, *Les explorations sous-marines*, Paris, Hachette, 1891.
Figure 2 : A. Giard, J. Bonnier, *Contributions à l'étude des Bopyriens*, Lille, Imprimerie L. Daniel, 1887.
Figure 3 : G. Bonnier, « Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin », *Annales des sciences naturelles, Botanique*, 1895, 20, pp. 217-360.
Figure 4 : G. Bonnier, *Notice sur les Travaux scientifiques de M. Gaston Bonnier*, Corbeil, 1894.
Figure 5 : Photo de Gaston Bonnier dans son laboratoire de Fontainebleau, *Dossier personnel*, Archives de l'Académie des sciences.
Figure 6 : J. Costantin, « Etude sur les feuilles des plantes aquatiques », *Annales des Sciences naturelles*, 1886, 3, pp. 94-162.
Figure 7 : E. Rabaud, *La tératogenèse, Etude des variations de l'organisme*, Paris, Octave Doin, 1914.
Figure 8 : F. Dujardin, Histoire naturelle des zoophytes, Infusoires, Paris, Librairie encyclopédique de Robert, 1841.
Figure 9 : A. Giard, *Exposé des titres et travaux scientifiques*, Paris, 1896.
Figure 10 : M. Caullery, « Classe des Orthonectides », in P.P. Grassé, *Traité de zoologie*, Masson, 1961, Tome IV, pp. 695-706.
Figure 11 : F. Le Dantec, *Traité de biologie*, Alcan, 1903.
Figure 12 : A. Giard, *Controverses transformistes*, C. Naud, Paris, 1904.
Figure 13 : E. Bordage, « A propos de l'hérédité des caractères acquis », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1910, 44, pp. 51-88.
Figure 14 : Lamarck, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres,* Déterville, Paris, 1815.
Figure 15 : Y. Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, C. Reinwald, 1895.
Figure 16 : A. Giard, *Controverses transformistes*, C. Naud, Paris, 1904.
Figure 17 : Statue de Lamarck au Jardin des Plantes (Paris). Photos personnelles.
Figure 18 : E. Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, Masson, 1881.
Figure 19 : A. Pictet, « Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons », *Mémoires de la Société de Physique et d'Hitsoire naturelle de Genève*, 1905, 35, fasc. 1, pp. 45-128.
Figure 20 : J. Ray, « Variations des Champignons inférieurs sous l'influence du milieu », *Revue générale de Botanique*, 1897, 9, pp. 193-212, 245-259, et 282-304.
Figure 21 : M. Caullery, F. Mesnil, « *Xenocoeloma brumpti*, Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus* », *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1919, 53, pp. 161-233.
Figure 22 : L. Blaringhem, *Mutations et traumatismes*, publication du *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1907.
Figure 23 : G. Bonnier, *Les nectaires, étude critique, anatomique et physiologique*, Paris, Masson, 1879.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION **1**
Définition du (néo)lamarckisme *3*
L'historiographie néolamarckienne *11*
Période précédant la constitution du néolamarckisme français, 1860-1879 ..... *15*
Critique explicite de l'évolutionnisme : 1860-1872 15
Avancées de l'évolutionnisme : 1872-1879 18
Périodisation du néolamarckisme français, 1879-1946 ..... *22*
Premiers développements : 1879-1888 22
Installation universitaire : 1888-1900 25
Crises du transformisme : 1900-1917 26
Induration de la pensée néolamarckienne : 1917-1946 27
Thèses soutenues *28*

PREMIERE PARTIE : LA PLASTICITE DES VIVANTS, EXPLIQUER LA VARIATION 32

CHAPITRE 1 : L'EMPREINTE DU MILIEU SUR LES ORGANISMES, LES DONNEES SCIENTIFIQUES **33**
1. Les corrélations entre la structure et le milieu *34*
1.1 La découverte des faunes abyssales 34
1.2 Le parasitisme et la déformation des structures 39
1.3 Les flores arctiques et les flores alpines 43
2. Le déterminisme de ces corrélations : développement du transformisme expérimental *46*
2.1 Transformations anatomo-morphologiques chez les végétaux 47
2.2 Développement de la tératogénie expérimentale 58
2.3 Les données issues de l'école pastorienne 64
2.3.1 La virulence des bactéries : cas exemplaire de transformation adaptative 65
2.3.2 Le problème de l'accoutumance des diastases 77

CHAPITRE 2 : LE PROTOPLASME, SUBSTRATUM FLUIDE DE LA VIE **84**
1. La vie comme phénomène physico-chimique *87*
1.1 Un matérialisme intégral 87
1.2 L'état colloïdal et les propriétés du vivant 91
2. Plasticité versus néo-préformation, manifeste pour un monisme protoplasmique *94*
2.1 Unité mais hétérogénéité chimique du protoplasme 95
2.2 Le problème de la nouveauté dans les trajectoires évolutives, nutrition et variation 101
3. L'adaptativité de la variation, la question de la valeur explicative d'une théorie *111*
3.1 L'explication nutritive directe et l'explication comportementale indirecte 112
3.2 L'assimilation fonctionnelle : lamarckisme macroscopique, darwinisme microscopique 118
3.3 Jacob et Monod face à Diénert : de l'accoutumance des diastases à l'induction enzymatique 130

CHAPITRE 3 : LA CAUSALITE MILIEU-ORGANISME 136
1. Le déterminisme universel comme première loi de la nature 137
1.1 L'héritage de la philosophie des scientifiques du XIXe siècle 137
1.2 Une conception mécaniste du milieu 142
2. La méthodologie bernardienne à l'œuvre 144
2.1 Un modèle revendiqué 144
2.2 Un modèle non assimilé 154
3. La nature de la cause, une ambiguïté fondatrice 158
3.1 La critique de la théorie des mutations..... 158
3.2 La double causalité propre aux vivants 164

DEUXIEME PARTIE : L'HEREDITE DU VIVANT, EXPLIQUER L'IDENTITE ……...168

CHAPITRE 4 : LA REPRODUCTION COMME SIMPLE BOURGEONNEMENT 170
1. L'importance de la reproduction asexuée..... 172
1.1 Importance quantitative : le biais des objets 173
1.2 Importance qualitative : le biais de la théorie 178
2. La vie comme processus nutritif continué 181
2.1 L'assimilation du milieu..... 182
2.2 Croissance et re-production..... 184
3. Continuité de substance, identité de forme 188
3.1 Le théorème morphobiologique, premier implicite nécessaire 189
3.2 Homogénéité protoplasmique de l'organisme, second implicite nécessaire..... 194

CHAPITRE 5 : L'EXPLICATION DE L'HEREDITE DE L'ACQUIS 197
1. La représentation des parties : un problème insoluble dans la pensée néolamarckienne..... 198
1.1 Incompatibilité des présupposés néolamarckiens et des termes du problème 198
1.2 Un mécanisme physiologique : constat d'absence 205
2. Hérédité des caractères acquis ou hérédité d'une constitution acquise ? 208
3. L'hérédité, une notion non définie 218
3.1 Des énoncés strictement narratifs..... 219
3.2 Des énoncés peu opératoires, les limites du phénoménalisme..... 223

CHAPITRE 6 : ORIGINE, CONTINUITE ET HISTORICITE DU VIVANT..... 232
1. La question des origines, l'influence de Pasteur..... 233
1.1 Le rayonnement de Pasteur, une influence directe..... 233
1.2 L'origine du vivant..... 236
2. Historicité des structures versus déterminisme du milieu : naissance et tentative de résolution d'une tension théorique..... 245
2.1 La reconnaissance de l'historicité des vivants 246
2.2 Thermodynamique du protoplasme et niveau de plasticité..... 248

TROISIEME PARTIE : LES LIMITES DE LA CONCEPTION NEOLAMARCKIENNE DE L'EVOLUTION 252

CHAPITRE 7 : LES LIMITES DE L'APPROCHE REDUCTIONNISTE DANS LE CHAMP DES QUESTIONS EVOLUTIVES 254

1. La substance du vivant : un inconnu comme fondement 255

2. Une approche strictement physiologique de l'évolution 258

CHAPITRE 8 : LES LIMITES EXPLICATIVES DE L'ENONCE NEOLAMARCKIEN 262

1. L'ambiguïté état/processus, description/explication 263

2. L'hérédité des caractères acquis face à l'expérimentation 271

2.1 Réduction de la base empirique 272

2.2 Un dernier recours, renoncer à la constance des lois de la nature 294

3. Plasticité versus hérédité : une contradiction indépassable 302

3.1 Lankester, un critique avisé 304

3.2 Le poids du passé face au déterminsme du présent : expliquer l'identité ou expliquer la variation ? 307

CHAPITRE 9 : LE NEOLAMARCKISME FRANÇAIS N'A PAS D'HISTOIRE 318

1. Une scansion par opposition 319

2. Une dialectique avortée 323

3. L'évolution déproblématisée 327

CONCLUSIONS 346

NOTICES BIOGRAPHIQUES 350

Gaston BONNIER (1853-1922) 351

Maurice CAULLERY (1868-1958) 353

Julien COSTANTIN (1857-1936) 355

Yves DELAGE (1854-1920) 357

Alfred GIARD (1846-1908) 359

Félix LE DANTEC (1869-1917) 361

Edmond PERRIER (1844-1921) 363

Etienne RABAUD (1868-1956) 365

BIBLIOGRAPHIE 367

Sources primaires 367

Sources secondaires 378

INDEX DES NOMS 383

TABLE DES ILLUSTRATIONS 387

TABLE DES MATIERES 388