

REVUE SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE ET DE L'ÉTRANGER

REVUE DES COURS SCIENTIFIQUES (2^E SÉRIE)

DIRECTION : MM. EUG. YUNG ET ÉM. ALGLAVE

2^E SÉRIE — 6^E ANNÉE

NUMÉRO 42

14 AVRIL 1877

LA FÉCONDATION DIRECTE OU CROISÉE

Dans le règne végétal (1)

I

L'observation attentive des végétaux nous conduit à admettre qu'il s'opère chez la plupart d'entre eux une fécondation croisée habituelle ou accidentelle. Cela est dû à plusieurs causes : la séparation des sexes d'abord, puis, chez certaines plantes, appelées pour cette raison *dichogames*, la différence d'époque entre la maturité des organes mâles d'une fleur et celle de ses organes femelles, l'hétérostylie, etc. Des faits très-remarquables sont présentés sous ce rapport par certains végétaux, dont les ovules ne se laissent pas féconder par le pollen provenant de la même fleur, mais admettent parfaitement le pollen d'autres individus de la même espèce. Beaucoup de plantes sont partiellement stériles avec leur propre pollen, et d'autres, chez lesquelles il semble que rien ne s'oppose à l'autofécondation, sont cependant soumises à la fécondation croisée, grâce à l'influence qu'exerce sur leur propre pollen celui des autres plantes de la même espèce croissant dans le voisinage.

Le fait de la fécondation croisée est trop général chez les végétaux pour n'avoir pas une grande influence sur la vie de ces êtres (2); l'objet du livre de M. Darwin, que nous allons analyser, est précisément de rechercher la nature des avantages que les plantes retirent de ce mode de fécondation.

Bien qu'il nous semble à première vue que l'autofécondation soit le moyen le plus simple d'assurer la reproduction des végétaux, et l'hermaphroditisme la disposition la plus favorable à ce but, l'on se convainc bien vite qu'en réalité il n'en est

pas ainsi. En effet, si cette manière de voir était juste, nous ne rencontrerions point la dichogamie ; la nature eût soigneusement fermé la corolle de ses fleurs, et, fidèle au principe de l'économie, elle eût restreint considérablement le nombre des grains de pollen, tandis qu'elle les a, au contraire, multipliés avec la plus grande prodigalité. Divers faits, d'ailleurs, sont très-instructifs à cet égard : chez certaines plantes appelées par Darwin *cléistogamiques*, on observe deux sortes de fleurs sur le même pied, les unes peu apparentes, complètement closes, pauvres en pollen, autofécondes et très-fertiles ; les autres grandes, ouvertes, voyantes, très-riches en pollen, pouvant subir la fécondation croisée. D'autres plantes existent même sous deux formes et produisent, sur des pieds différents, deux sortes de fleurs hermaphrodites, les unes se fécondant elles-mêmes, les autres ne pouvant être fécondées que par l'intermédiaire des insectes.

Quoique peu en harmonie avec les idées que l'on se faisait sur la reproduction des végétaux, et peut-être même à cause de ce désaccord, ces dispositions remarquables avaient été négligées par les naturalistes. Déjà pourtant en 1793, dans un important ouvrage, Sprengel avait accumulé une grande quantité de faits tendant à mettre en lumière le rôle capital que jouent les insectes dans la fertilisation des plantes ; mais ses observations avaient été oubliées, de même que celles publiées sur l'hybridation, quelques années plus tard, par Knight, Kœlreuter et Herbert, lorsque Darwin fit paraître, en 1857, son remarquable travail : *On the contrivances by which british and foreign Orchids are fertilised by Insects*, dont le livre que nous analysons est le complément. Des recherches importantes, faites dans cet ordre d'idées, par Hildebrand, Delpino, Axell, Hermann Müller, etc., suivirent la publication des études de Darwin sur les orchidées.

Darwin avait conclu de ses observations sur les orchidées, que la nature n'aime pas l'autofécondation continuelle (*abhors perpetual self-fertilisation*). Il n'avait pas saisi alors le fait général qui domine la reproduction des plantes. C'est au cours de ses observations sur l'hérédité que son attention fut éveillée et qu'il fut mis sur la voie des

(1) The effects of cross and self fertilisation in vegetable Kingdom : crown-8°. (London Murray.) — Une traduction française est en préparation pour paraître à la librairie Reinwald.

(2) Voyez une conférence de sir J. Lubbock sur *les fleurs sauvages et les insectes*, avec nombreuses figures, dans la *Revue* du 29 mai 1875, tome VIII (2^e série), page 1125.

expériences que nous allons brièvement rapporter. De deux semis de *Linaria vulgaris*, l'un de graines obtenues par fécondation croisée, l'autre de graines provenant d'une autofécondation, le premier donna des plantes toutes manifestement plus grandes, plus vigoureuses que le second. Ne pouvant attribuer une semblable influence, sur une première génération, au simple mode de fécondation, Darwin répéta l'expérience sur le *Dianthus caryophyllus*; — comme les linaires, cette plante est presque stérile lorsqu'on s'oppose à l'intervention des insectes. — Le résultat ne laissait pas place au doute cette fois, car les individus provenant de l'autofécondation étaient nettement inférieurs, pour la taille et la vigueur, aux individus issus de la fécondation croisée.

L'attention du savant naturaliste fut vivement excitée; il expérimenta sur le *Mimulus luteus* et l'*Ipomœa purpurea*, plantes qui sont très-fertiles, lors même que les insectes n'interviennent pas dans leur fécondation. Des graines obtenues par les deux modes, autofécondation et croisement, et placées dans des conditions identiques, donnèrent les mêmes résultats que dans les deux cas précédents.

C'est alors que Darwin commença cette longue série d'expériences exécutées avec le soin le plus scrupuleux pendant onze années, expériences qui portèrent sur 2177 individus appartenant à 57 espèces et à 52 genres, originaires des diverses parties du monde, et qui furent observés depuis l'entrée en germination jusqu'à la maturité des graines. Le résultat de ces longs travaux peut être énoncé d'une façon générale en disant que, dans la grande majorité des cas, les individus obtenus par fécondation croisée l'emportent notablement sur les autres par la taille, la vigueur et l'abondance des graines; les faits isolés paraissant en désaccord avec les résultats généraux s'expliquent très-bien, lorsque l'on tient compte de certaines considérations dont l'exposé nous entraînerait trop loin.

Darwin ne s'est pas borné à observer les effets de la fécondation croisée sur une seule génération: il a varié les expériences, observant ses plantes jusqu'à leur dixième génération, les croisant entre elles ou avec des plantes issues de graines obtenues par autofécondation, tantôt les fécondant par le pollen de plantes, venues à l'état libre ou placées dans des conditions différentes, tantôt fécondant les ovules avec le pollen pris sur d'autres fleurs du même individu. Les résultats vinrent, pour la plupart, corroborer la loi générale que nous venons d'énoncer. Dans le dernier cas, par exemple, la fécondation croisée n'eût pas de résultat sensiblement favorable; les descendants d'une première fécondation croisée conservèrent, dans les générations suivantes, leur supériorité sur les plantes provenant d'une autofécondation; les plantes croisées, fécondées à leur tour avec le pollen de plantes sauvages, ou placées dans des milieux différents, donnèrent naissance à des végétaux qui l'emportaient sur les produits des plantes non soumises à ce nouveau croisement, etc. De ce fait, que les résultats fournis par une fécondation croisée entre des fleurs d'un même individu ne furent pas avantageux, on peut déjà conclure que ce mode de fécondation ne donne de bénéfice qu'autant qu'il s'effectue entre plantes soumises à des conditions quelque peu différentes.

Nous n'entrerons pas davantage dans le détail des expériences faites par Darwin; leur exposé occupe une grande partie de son livre. Les chiffres que nous avons donnés plus haut font comprendre pourquoi nous nous bornons au

simple énoncé des résultats généraux de ces longues et consciencieuses observations, discutées avec le plus grand soin, et dont il est bien difficile de nommer les plus importantes. Ces résultats sont indiscutables. Avant d'aborder leur étude spéciale, voyons rapidement les moyens mis en œuvre pour assurer la fécondation croisée, dont l'importance est si considérable pour le règne végétal.

Les plus actifs de tous les agents de la fécondation croisée sont assurément les insectes hyménoptères, lépidoptères et diptères, et, dans certaines contrées, les oiseaux-mouches. Par ordre d'importance, viennent ensuite le vent et les cours d'eau.

Les plantes attirent les insectes à leurs nectaires par leurs corolles aux couleurs brillantes, aux larges dimensions et qui sont souvent réunies en grand nombre. Les parfums leur sont un autre moyen d'attraction, et, la plupart de celles qui doivent être fertilisées par les insectes nocturnes ou crépusculaires émettent ces parfums principalement ou exclusivement le soir. L'emmagasinement du nectar en un point de la fleur est toujours en connexion avec la visite des insectes; il en est de même de la position des étamines qui, en permanence, ou par un mouvement approprié au moment de la fécondation, se trouvent toujours placées sur le chemin des nectaires. Il est des fleurs dont le nectar plaît à certains insectes et n'a aucun attrait pour certains autres (*Epipactis latifolia* visité uniquement par les guêpes); d'autres fleurs atteignent le même but, c'est-à-dire ne sont visitées que par des espèces particulières d'insectes, grâce à la disposition des poils dans la gorge de la corolle (*Digitalis*). On ne peut que mentionner ces innombrables dispositions, les glandes visqueuses attachées aux masses polliniques des orchidées et des asclépiadées, les différents états de la surface des grains de pollen, l'irritabilité des étamines qui se déplacent au contact des insectes, etc., etc., toutes particularités qui favorisent évidemment la fécondation croisée à l'aide de ces animaux.

La plupart des fleurs sont largement ouvertes pour permettre l'accès des insectes; mais quelques-unes, et c'est le cas des *Antirrhinum*, de diverses papilionacées et des fumiariacées, sont closes en apparence. On ne peut pas dire qu'il est nécessaire que les fleurs soient ouvertes pour la fécondation, puisque les fleurs cléistogamiques, toujours closes, sont cependant très-fertiles. Dans les cas de corolle ouverte, malgré certaines dispositions spéciales, le pollen en général n'est pas protégé: il s'en produit une grande quantité (par exemple 3 654 000 grains dans une fleur de pivoine) pour remédier à la perte énorme qui se fait par l'action des agents atmosphériques, ou par les insectes qui s'en nourrissent; devant cette perte considérable de substance, on peut se demander pourquoi les corolles sont restées ouvertes. Comme il existe beaucoup de plantes à fleurs cléistogamiques, il est permis de croire que toutes les fleurs ouvertes auraient pu facilement être converties en fleurs closes. Les degrés par lesquels cette transformation aurait été effectuée se voient aujourd'hui dans le *Lathyrus nissolia*, le *Biophytum sensitivum* et plusieurs autres plantes. Il est clair que pour les fleurs dont l'occlusion est permanente, il ne peut être question de fécondation croisée.

La nécessité d'atteindre à deux buts opposés à certains égards, l'autofécondation et la fécondation croisée, nous explique en beaucoup de cas ces dispositions complexes des fleurs, dispositions qui, interprétées différemment, pourraient

sembler inutiles ou même opposées les unes aux autres sur les mêmes individus (par exemple les fleurs ordinaires et les fleurs cléistogamiques d'une même plante). Dans le cas de fécondation croisée, si nous remarquons qu'il y a deux manières d'assurer ce mode de reproduction, nous comprendrons le contraste apparent que présentent les fleurs qui y sont soumises, selon qu'il s'agit d'espèces anémophiles ou d'espèces insectophiles. Les fleurs anémophiles, rarement hermaphrodites, ressemblent, à beaucoup d'égards, aux fleurs cléistogamiques; mais elles en diffèrent en ce qu'elles ne sont pas closes, produisent une quantité extraordinaire de pollen adhérent et ont les stigmates souvent très-développés.

A propos des fleurs anémophiles, Darwin émet des idées intéressantes qu'il faut au moins indiquer. Il établit que les plantes anémophiles doivent avoir apparû les premières, alors que les ordres d'insectes les plus différenciés, auxquels est aujourd'hui dévolu le rôle de transporter le pollen, n'existaient pas encore. Sans aucun doute les conifères et cycadées d'autrefois étaient anémophiles comme les espèces de ces groupes qui ont persisté jusqu'aujourd'hui. Un vestige de cet état de choses primitif existe encore dans quelques autres groupes, qui sont situés plus bas sur l'échelle végétale que les espèces entomophiles (amentacées, etc.).

II

La conclusion la plus importante à tirer des observations de Darwin peut s'énoncer brièvement, comme nous l'avons vu, en disant que la fécondation croisée est généralement avantageuse, tandis que l'autofécondation est nuisible aux plantes.

Mais, bien qu'ils soient désavantageusement affectés par l'autofécondation, les végétaux peuvent cependant se propager par ce mode de reproduction pendant beaucoup de générations successives. C'est probablement le cas de plusieurs plantes exotiques cultivées dans notre pays, et le fait nous est bien démontré par la persistance, durant au moins un demi-siècle, de certaines variétés du pois de senteur, par exemple. Mais, autant du moins qu'on a pu l'expérimenter, ces mêmes végétaux tirent un grand bénéfice du croisement avec des individus nouveaux, et il est clair que de semblables faits isolés ne doivent pas plus nous faire douter de l'exactitude de la loi générale que nous avons posée, que l'exemple des plantes dont les fleurs ne produisent pas de graines, mais qui se propagent exclusivement par rhizomes, stolons, etc., ne nous empêche d'admettre que la loi de reproduction sexuée possède quelque grand avantage puisqu'elle est très-généralement suivie par la nature.

Les moyens mis en œuvre pour favoriser la fécondation croisée et restreindre l'autofécondation, ou bien, inversement, pour favoriser l'autofécondation et empêcher, jusqu'à un certain degré du moins, la fécondation croisée, sont extrêmement variés, et il est assurément très-remarquable qu'ils puissent être si différents chez des plantes d'un même genre, et quelquefois chez des individus d'une même espèce. Ainsi, il n'est pas rare de rencontrer dans le même genre des plantes hermaphrodites à côté d'autres dont les sexes sont séparés; il n'est pas rare de voir tout près de végétaux dichogames d'autres végétaux dont les étamines et les pistils mû-

rissent en même temps; dans certains genres dichogames, l'on peut observer des espèces dont les étamines mûrissent avant les pistils, tandis que l'inverse a lieu dans certaines autres.

Il est des genres qui comprennent des espèces hétérostyles (bi- ou trimorphes) et d'autres qui sont homostyles. Le genre *Ophrys* offre le remarquable exemple d'une espèce adaptée à l'autofécondation, tandis que les autres espèces sont manifestement soumises à la fécondation croisée. L'on voit dans les espèces d'un même genre les unes être fertiles, les autres complètement stériles, lorsqu'elles sont fécondées par leur propre pollen. Il est des plantes pourvues de fleurs cléistogamiques, outre leurs fleurs ordinaires, tandis que leurs congénères en sont privées. Quelques espèces même existent sous deux formes, dont l'une possède des fleurs voyantes disposées pour la fécondation croisée, et dont l'autre a des fleurs peu apparentes, autofécondes, tandis que, dans le même genre, on peut trouver des plantes qui n'ont qu'une seule espèce de fleurs. D'ailleurs, dans les limites d'une même espèce, on voit le degré de stérilité de l'autofécondation varier beaucoup avec les individus (*réséda*). Chez les plantes polygames, la distribution des sexes est variable; l'époque de la maturité des organes sexuels n'est pas la même dans les diverses variétés de certains genres, comme chez les *Pelargonium*.

Il n'y a pas du tout lieu de s'étonner de la persistance des deux modes opposés de fécondation, car tous deux sont nécessaires à la vie de l'espèce: si la fécondation croisée est essentiellement améliorante, l'autofécondation assure beaucoup mieux la reproduction, car la première dépend absolument des circonstances ultérieures comme l'état atmosphérique, la présence d'insectes déterminés, etc. Les moyens les plus variés pour assurer ces deux fins s'opposent, se balancent ou prédominent tour à tour suivant les cas, pouvant déterminer ainsi une complication extrême dans les données du problème qui s'impose au naturaliste.

Un autre résultat fort important des observations de Darwin est la démonstration de ce fait que les avantages de la fécondation croisée sont tout simplement dus à ce que les individus croisés avaient été soumis à des conditions de milieu dissemblables, ou formaient ce que l'on appelle d'ordinaire des variétés spontanées, — ce qui est en rapport avec une différenciation déterminée dans leurs organes sexuels. Les expériences faites à ce sujet sur l'*Ipomœa*, le *Mimulus* et le *Dianthus*, relatées par Darwin, sont concluantes: des plantes autofécondées pendant sept générations successives et cultivées dans des conditions identiques ne bénéficient aucunement d'un croisement entre elles. Mais si l'on compare le produit du croisement de plantes autofécondées pendant huit générations avec des plantes croisées pendant le même nombre de générations et soumises aux mêmes conditions de milieu, avec celui qui résulte du croisement d'une même plante autofécondée avec une souche nouvelle, on trouve que l'avantage est en faveur du dernier cas (comme 100:4 en fertilité, comme 100:52 en taille, dans les expériences de Darwin). Le fait très-intéressant que la fécondation des fleurs d'un individu par d'autres fleurs du même individu ne donne aucun résultat avantageux, vient encore corroborer la conclusion de Darwin.

On a dit que le préjudice occasionné par le croisement entre parents était dû à l'accumulation sur la progéniture des tendances morbides qui, par hérédité, se trouvent être le

mêmes chez les deux procréateurs. Incontestablement il en est souvent ainsi, mais on ne peut étendre cette manière de voir aux cas nombreux signalés par Darwin. Dans ces expériences, la même plante-mère était fécondée à la fois par son propre pollen et par fécondation croisée : si elle eût été malade, elle eût transmis à ses descendants croisés ses dispositions morbides, mais les plantes choisies pour l'expérimentation étaient toujours parfaitement saines et provenaient d'espèces sauvages ou de races domestiques vigoureuses. On ne peut raisonnablement admettre, eu égard au nombre des espèces observées, que ces plantes, malgré leur apparence de santé parfaite, étaient cependant suffisamment malades pour rendre leurs descendants, nés d'autofécondation, inférieurs en taille, en poids, en vigueur et en fertilité, à leurs descendants provenant de fécondation croisée. On peut encore moins expliquer par là les avantages très-marqués qui suivent invariablement la fécondation croisée entre individus de la même variété ou de variétés distinctes, mais qui ont été soumis pendant plusieurs générations à des conditions de milieu différentes.

Quand deux séries de plantes sont soumises, pendant plusieurs générations, à des conditions différentes de milieu, il ne peut résulter d'effets avantageux, pour ce qui concerne le croisement entre elles, qu'autant que leurs éléments sexuels ont été par là modifiés, et l'on sait combien l'appareil génital est sensible aux modifications de milieu (animaux inféconds en captivité, plantes stériles en culture, plantes stériles en certains pays, fertiles dans d'autres, etc.). Or, nous avons vu que certaines plantes stériles avec leur propre pollen sont fécondes avec le pollen de plantes voisines, c'est-à-dire de plantes se développant exactement dans les mêmes conditions.

Darwin, prévoyant cette objection à la conclusion que nous avons rapportée, y donne satisfaction à l'avance. Les semences, dit-il, sont souvent dispersées sur une aire très-étendue par les moyens naturels : de ce que deux plantes sont voisines, il ne s'ensuit nullement qu'elles proviennent du même parent, et il peut très-bien se faire que l'une de ces plantes, ou son ancêtre à un degré quelconque, provienne d'un point où les conditions de milieu sont différentes. Le temps requis par la germination, l'époque de la maturation sont peut-être aussi des causes de différenciation, et d'ailleurs les insectes peuvent parfaitement bien avoir opéré une fécondation croisée sur quelque ancêtre de l'une des plantes dont il s'agit, à l'aide du pollen apporté d'une plante étrangère. — Cette explication lève la difficulté.

III

On peut se demander pourquoi un certain degré de différenciation dans les éléments sexuels donne des résultats favorables, tandis qu'il n'y a plus de croisement possible lorsque la différenciation dépasse un degré déterminé. C'est là un fait qui peut paraître étrange que, chez beaucoup d'espèces, les fleurs soient absolument stériles, ou stériles jusqu'à un certain point, si elles sont fécondées par leur propre pollen, et qu'elles puissent être assez fertiles ou même tout à fait fertiles étant fécondées par le pollen provenant d'un autre individu ou d'une autre variété de la même espèce, pendant

qu'elles sont stériles à tous les degrés, lorsqu'elles reçoivent le pollen d'une espèce distincte. Nous avons là une longue série offrant la stérilité absolue à ses deux extrémités : d'un côté la stérilité est due à ce que les éléments sexuels n'ont pas été suffisamment différenciés, de l'autre à ce qu'ils l'ont été trop, ou à ce que la différenciation a eu lieu dans un sens spécial.

Si l'on admet comme loi générale de la reproduction la nécessité d'un certain degré de différenciation entre les produits sexuels, on ne peut s'empêcher de reconnaître là quelque analogie avec l'affinité chimique qui n'entre en jeu qu'avec des atomes de nature différente. Ici, d'une manière générale, on peut dire que l'affinité des corps est proportionnelle à la différence de leurs propriétés et que, entre corps de même nature, la tendance à l'union est faible. Ces deux propositions cadrent parfaitement avec ce que nous avons vu chez les végétaux. Mais l'analogie n'existe plus quand nous considérons les effets nuls ou désavantageux du croisement d'espèces distinctes ; bien que certains corps extrêmement dissemblables, comme le chlore et le charbon, aient une très-faible affinité l'un pour l'autre, on ne peut dire cependant que le peu d'affinité dépende dans ces cas du degré de différenciation. On ne sait comment un certain degré de différenciation peut déterminer ou favoriser l'affinité chimique ou l'union de deux corps, et la fertilisation ou l'union de deux organismes.

Les lois mises en lumière par Darwin expliquent comment les éleveurs et les horticulteurs, instruits par l'observation, sont arrivés à pratiquer le croisement entre individus élevés dans des conditions différentes (venant d'autres pays par exemple) à fixer les variétés en empêchant tout croisement, et elles éclairent aussi la question controversée des mariages consanguins dans l'espèce humaine. Ici l'on peut dire, vraisemblablement, que les unions seront beaucoup moins désastreuses quand les parents auront été soumis à des conditions très-différentes, que lorsqu'ils auront vécu aux mêmes endroits et suivi les mêmes habitudes, et il n'est pas douteux, pour les nations civilisées et principalement pour les classes supérieures, que les habitudes très-différentes des hommes et des femmes ne tendent à contre-balancer le mal qui pourrait résulter de mariages entre personnes saines, mais de parenté assez proche.

Mais ce ne sont pas là les seules questions se rattachant aux observations que nous avons très-rapidement passées en revue. Les œufs et les graines sont fort utiles comme moyens de multiplication, mais nous savons, d'un côté, que des œufs féconds peuvent être produits sans le concours des mâles et, d'un autre côté, qu'il est beaucoup de moyens de reproduction autres que le concours des sexes. Pourquoi alors les deux sexes et quelle est la raison de l'existence des mâles puisqu'ils ne peuvent produire par eux-mêmes ? — La réponse, à n'en pas douter, est dans les avantages qui résultent de la fusion de deux individus quelque peu différents l'un de l'autre.

C'est une tout autre question que celle de savoir pourquoi les deux sexes sont quelquefois réunis sur le même individu et quelquefois séparés. Puisque chez un grand nombre d'êtres inférieurs il y a conjugaison de deux individus, qui peuvent être tout à fait semblables ou plus ou moins distincts, il paraît probable que les deux sexes étaient primitivement séparés. La réunion des deux sexes pour former un

hermaphrodite doit avoir eu pour but de favoriser l'autofécondation et d'assurer par là la propagation de l'espèce.

« On peut concevoir, dit Darwin, comment un organisme formé par la conjugaison de deux individus montrant le commencement de la différenciation sexuelle (*which represented the two incipient sexes*) peut avoir donné naissance, par bourgeonnement d'abord, à une forme monoïque, puis à une forme hermaphrodite et comment, dans le cas des animaux, il a pu former, même sans bourgeonnement, une forme hermaphrodite, car la structure bilatérale des animaux nous indique peut-être qu'ils furent primitivement formés par la fusion de deux individus. »

Le problème devient plus difficile lorsqu'on se demande pourquoi certaines plantes et, apparemment, tous les animaux supérieurs, après avoir acquis l'hermaphroditisme sont revenus maintenant à l'unisexualité. Quelques naturalistes ont voulu trouver là une application du principe de la division du travail physiologique. On pourrait admettre cette manière de voir s'il s'agissait d'organes ayant à remplir en même temps des fonctions diverses; mais ce n'est pas ici le cas, et l'on ne voit pas pourquoi les glandes mâles et les glandes femelles placées en des parties distinctes du même individu, soit simple, soit composé, ne rempliraient pas aussi bien leurs fonctions que si elles étaient placées sur deux individus différents. Darwin dit que la raison du retour à l'unisexualité consiste peut-être dans ce que la production d'éléments mâles et d'éléments femelles et la nutrition des ovules est une dépense trop grande pour un seul individu lorsqu'il est hautement organisé, qu'il n'est pas nécessaire que tous les individus produisent des petits et, par conséquent, qu'il n'y a pas préjudice, mais au contraire bénéfice, à ce que la moitié des individus, par exemple les mâles, ne soient pas producteurs.

IV

Il est un autre point sur lequel les faits de croisement jettent quelque lumière; nous voulons parler de l'hybridation. Il est notoire que, dans le croisement d'espèces distinctes de plantes, on obtient toujours un nombre de semences moindre que celui fourni par les deux espèces dans leur reproduction légitime. Les exceptions à cette règle sont très-rares, et la stérilité varie chez les différentes espèces, et elle peut même devenir absolue, et tous les expérimentateurs ont constaté que ces phénomènes sont fortement influencés par les conditions auxquelles les espèces croisées sont soumises. Le pollen de chaque espèce prédomine de beaucoup sur celui de toute autre espèce, de sorte que si le propre pollen d'une fleur est placé sur son stigmate peu de temps après le pollen étranger, tout effet de ce dernier est complètement empêché. L'on sait aussi que, non-seulement les espèces parentes, mais encore les hybrides qui en proviennent, sont plus ou moins stériles et que leur pollen avorte plus ou moins souvent. Le degré de stérilité des divers hybrides ne correspond pas toujours exactement au degré de difficulté pour l'union des formes parentes, et quand les hybrides sont capables de s'unir entre eux, leurs descendants sont plus ou moins stériles, etc., etc. On expliquait autrefois ces résultats en disant que la différence entre les espèces était fondamentalement

distincte de celle qui existe entre les variétés d'une même espèce: c'est ce que pensent encore aujourd'hui quelques naturalistes.

Les résultats qu'a obtenus Darwin, en reproduisant par autofécondation et fécondation croisée les individus ou les variétés des mêmes espèces, sont remarquablement analogues à ceux dont nous venons de parler, bien qu'ils soient inverses. Le plus souvent les fleurs autofécondées sont absolument stériles; tandis que, dans certains cas, elles donnent moins ou bien quelquefois plus de graines qu'à la suite d'une fécondation croisée. Les effets du pollen d'une plante peuvent être annulés par l'influence prépondérante du pollen d'un autre individu ou d'une autre variété de l'espèce, quoique le pollen de l'individu étranger puisse n'avoir été déposé sur le stigmate que quelques heures après le premier. Les descendants des plantes autofécondées sont stériles à tous les degrés et leur pollen avorte quelquefois, mais Darwin n'a pas rencontré, au cours de ses observations, de ces cas d'absolue stérilité, si communs lorsqu'il s'agit d'hybrides. Les descendants de plantes autofécondées diminuent en taille, en poids, en vigueur, plus fréquemment et à un plus haut degré que les descendants hybrides du plus grand nombre des espèces croisées.

Darwin avait montré dans un travail antérieur que, par le croisement des plantes hétérostyles, on arrive à une série de résultats exactement parallèles à ceux que l'on obtient par le croisement d'espèces distinctes.

Nous avons ainsi deux grandes classes de faits concordant de la manière la plus frappante avec ceux que présente le croisement de ce que l'on appelle les *vraies espèces*. Quant à la différence qui existe entre les descendants des fleurs autofécondées et les descendants des fleurs croisées, il n'est pas douteux qu'elle soit subordonnée à une différenciation suffisante des éléments sexuels, déterminée par les différences du milieu ou par variation spontanée. Il est probable que la même conclusion peut être étendue aux plantes hétérostyles, mais ce n'est pas ici le lieu de rechercher l'origine de l'hétérostyle; les individus à long style, à style court et à style de longueur moyenne appartiennent à la même espèce, aussi certainement que les individus des deux sexes chez les espèces dioïques. On n'a donc pas le droit d'affirmer que la stérilité du croisement d'espèces et celle de leurs descendants hybrides est déterminée par quelque cause fondamentalement différente de celle qui produit la stérilité des individus à styles ordinaires et des individus hétérostyles, quand ils sont unis de diverses façons.

La façon dont les éléments sexuels sont affectés par les influences extérieures est tout à fait remarquable. Nous le voyons par l'influence favorable qu'exercent sur la vigueur et la fertilité des parents de légers changements dans les conditions de vie, pendant que d'autres changements les rendent tout à fait stériles sans occasionner de préjudice apparent à leur santé. Le cas de ces plantes complètement stériles avec leur propre pollen, mais fertiles avec le pollen des autres individus de la même espèce, est un exemple frappant de cette susceptibilité, de même que le cas des plantes hétérostyles trimorphes, affectées si différemment par le pollen des trois séries d'étamines. Il n'est pas besoin de rappeler ces exemples communs chez lesquels le pollen d'une plante variété a la prépondérance sur le pollen propre de l'espèce. Dans ces grandes familles de plantes qui contiennent plusieurs

milliers d'espèces alliées, le stigmate de chacune distingue son propre pollen de celui de toutes les autres espèces.

Il ne peut être douteux que la stérilité d'espèces distinctes, quand elles sont d'abord croisées, et celle de leurs descendants hybrides, ne dépende exclusivement de la nature ou des affinités de leurs éléments sexuels, et, si nous nous reportons à ce que nous venons de voir sur l'extrême sensibilité du système reproducteur, nous n'avons pas lieu de nous étonner que les éléments sexuels de ces formes, que nous nommons des espèces, se soient différenciés au point de n'être plus que peu ou même pas du tout capables d'agir l'un sur l'autre. La domestication prolongée fait disparaître la stérilité que présente le croisement d'espèces prises à l'état sauvage (1) et nous pouvons ainsi comprendre comment les races les plus différentes chez les animaux domestiques ne sont pas stériles entre elles; mais il n'est pas encore démontré que cela soit vrai pour les plantes cultivées, bien que certains faits semblent mener à cette conclusion. La disparition de la stérilité par la domestication peut probablement être attribuée aux conditions variées auxquelles nos animaux domestiques ont été soumis, et il n'est pas douteux que ce soit là la cause par laquelle ils résistent à des changements considérables et brusques dans les conditions de vie, en conservant leur fécondité bien plus facilement que ne le font les espèces naturelles. De ces diverses considérations il semble résulter que la différence de nature des éléments sexuels des espèces distinctes, d'où découle leur incapacité de se reproduire par croisement, est déterminée par le fait que chacune d'elles a été habituée pendant un temps très-long à des conditions spéciales qui ont fait acquérir aux éléments sexuels des affinités bien fixes. Quoi qu'il en soit, si l'on considère les deux grandes classes de faits que nous venons d'étudier, relatifs à l'autofécondation et à la fécondation croisée des individus de la même espèce, et aux unions légitimes et illégitimes des plantes hétérostyles, il est impossible d'admettre que la stérilité des prétendues bonnes espèces, lorsqu'on les croise, et celle de leurs hybrides, dénote entre elles une différence d'une nature autre que celle qui existe entre les variétés ou les individus d'une même espèce.

LA LIBERTÉ ET LE DÉTERMINISME SCIENTIFIQUE

Conciliation des deux principes

Les savants s'accordent pour admettre que les lois physiques et chimiques sont réductibles, en dernière analyse, à des équations différentielles, reliant les unes aux autres les transformations successives de la matière, ou déterminant la dérivée, par rapport au temps, de chacune des quantités qui définissent l'état d'un système, en fonction des valeurs actuelles de ces quantités. La découverte des équations différentielles dont il s'agit constitue même, pour chaque branche de la science, le plus grand progrès qu'elle puisse faire, ce progrès capital qui s'est trouvé accompli en astronomie le jour où Newton, en démontrant la loi de l'attraction des as-

tres, a pu former les équations de mouvement du système planétaire. La tendance des physiologistes, légitime en ce qu'elle résulte de leurs observations, est d'ailleurs de n'exempter aucunement des lois physiques ou chimiques la matière qui vient faire partie d'un organisme animé, quoique les circonstances, très-spéciales, au milieu desquelles elle se trouve tant qu'elle lui appartient, la rendent capable de mouvements particuliers, incomparablement plus divers que ceux qu'elle avait présentés jusqu'alors. Or, plusieurs savants croient que cette extension des lois physiques aux mouvements intérieurs des centres nerveux, organes de la pensée et de la volonté, équivaut à admettre la complète détermination de toute la suite de leurs états *par les lois considérées*, et, comme conséquence particulière, l'impossibilité d'assigner dans le monde visible une place quelconque à la liberté, dont le sentiment en nous ne serait que pure illusion.

Je me propose d'établir qu'une pareille conclusion est en complet désaccord avec la logique, et qu'elle n'a pu se produire que par l'oubli d'un fait analytique important. Ce fait consiste en ce que des équations différentielles, même parfaitement déterminées, reliant les uns aux autres les états successifs d'un système, sont loin d'être assimilables à des équations finies; en effet, l'intégration introduit fréquemment dans les fonctions qui y paraissent une indétermination pour ainsi dire illimitée, lorsqu'il existe ce que les géomètres appellent des *solutions singulières*. J'espère même faire voir, à la fin de l'article II et à l'article III, que la présence ou l'absence de ces solutions et de la flexibilité qu'elles permettent dans l'enchaînement des faits, fournit précisément un caractère géométrique très-propre à distinguer les phénomènes vitaux des autres phénomènes; en sorte qu'un être animé serait celui dont les équations de mouvement admettraient des intégrales singulières, provoquant, à des intervalles très-rapprochés ou même d'une manière continue, grâce à l'indétermination qu'elles feraient naître, l'intervention d'un principe directeur spécial. Le jeu habituellement trop étroit des lois naturelles empêcherait le principe directeur de se manifester dans d'autres cas.

I

Tous les phénomènes, physiques ou physiologiques, qui ont pour théâtre l'étendue et qui se développent dans le temps, comportent, à certains égards, une représentation géométrique. Outre un fond caché, accessible parfois au sentiment [et pouvant être alors évalué de cette manière imparfaite qui consiste à ranger des quantités d'une même espèce par ordre de grandeur croissante, sans mesurer leurs intervalles respectifs (1)], ils présentent un côté clair, explicable par des grou-

(1) Ce mode d'évaluation, tout imparfait qu'il soit, permet cependant de représenter les sensations visuelles, tactiles, etc., par des nombres ayant une signification précise, si l'on tient compte de ce fait que le *plus petit accroissement perceptible* d'une sensation correspond à un accroissement de l'intensité de sa cause physique, ou de l'*excitation*, qui est déterminable expérimentalement (au moins par un calcul de moyennes), qui est, en un mot, constant pour chaque état de la sensibilité et pour chaque valeur actuelle donnée de l'excitation. On peut en effet, dans ces conditions, convenir d'appeler *mesure d'une sensation* le nombre qui exprime combien de petits accroissements perceptibles il faudrait successivement communiquer à une sensation de même nature, d'abord nulle, pour la rendre égale à celle que l'on considère.

L'expérience montre que, entre certaines limites assez étendues, la sensation croît de 1 quand l'intensité de sa cause physique croît d'une fraction à peu près constante α de sa valeur. Soit s_0 une limite inférieure à partir de laquelle les sensations d'une certaine espèce commencent à obéir à cette loi simple. Une sensation égale à s_0 grandira

(1) Darwin, *Variations des animaux et des plantes*,