

M. le Président donne la parole à M. C. EMERY.

## ÉTHOLOGIE, PHYLOGÉNIE ET CLASSIFICATION

Par le Prof. C. EMERY

(Bologne).

Wissen möchten wir ob das  
20. Jahrhundert nicht, wenn  
man die Kunst das Leben im  
Leben zu beobachten wieder ge-  
lernt hat, über die Selbstzufrie-  
denheit des 19. lächeln wird,  
mit der es glaubt, aus dem Leich-  
nam das Leben in seiner ganzen  
Fülle erkennen zu können.

K. E. VON BÄR.

Mesdames et Messieurs,

Lorsque, sur les instances de mon ami le professeur Aug. FOREL, j'ai accepté de faire une lecture dans une séance générale de ce Congrès, je me proposais de retracer l'influence exercée par la reprise des études éthologiques sur les progrès de la phylogénie et de la classification des animaux. Il m'eût fallu pour cela faire des recherches bibliographiques étendues, dont je vous aurais apporté ici les résultats.

Un ensemble de circonstances est venu mettre à néant mes bonnes intentions. Un mois seulement me séparait encore de l'ouverture du Congrès et mon travail était à peine commencé. Aussi ai-je dû renoncer à mon plan primitif, et ce n'est que pour ne pas manquer à ma parole que je me présente aujourd'hui à cette assemblée. A la place d'un discours longuement préparé, je ne puis vous offrir qu'une causerie pauvre en aperçus originaux et, pour ainsi dire, l'expression d'un état d'âme du moment présent, de sentiments personnels, se rapportant au sujet dont le titre figure au programme sous mon nom. Veuillez, je vous prie, m'accorder votre indulgente bienveillance.

Les sciences de la nature montrent de nos jours une tendance toujours plus marquée vers la forme de sciences exactes. La physique et la chimie sont depuis longtemps sur cette voie ; leurs lois générales, tout en se transformant dans le cours des années, sont susceptibles d'être résumées, dans leur état du moment, en formules qui se prêtent au calcul et aux applications mathématiques. Parmi les sciences de la vie, c'est surtout la physiologie qui s'efforce d'emboîter le pas sur celui de sa sœur la chimie. Une nouvelle branche, science encore au berceau, est issue de son sein : la *biologie générale*, dont le but ultime et idéal est de déterminer les propriétés des particules élémentaires des corps vivants, pour ar-

river à définir et à expliquer la nature de la vie, la raison d'être intime des phénomènes de l'organisation et des fonctions des êtres vivants. Elle interroge les structures subtiles des cellules et celles de leurs noyaux, mystérieux rouages du mécanisme vital, régulateurs des échanges matériels du plasma, déterminateurs des propriétés des cellules, transmetteurs secrets de l'hérédité. Elle scrute les fonctions physico-chimiques de ces éléments, pour jeter les fondements d'une physiologie cellulaire.

Ainsi nos regards plongent dans l'abîme de l'ultra-visible, pour y chercher la solution des questions que l'étude des phénomènes visibles a fait naître dans notre esprit.

Mais le vif intérêt qu'excitent en nous ces questions, ces hypothèses, ces mystères de la vie ne doit pas nous faire oublier la source même à laquelle nous en avons puisé les éléments; l'observation directe de la nature vivante, l'étude des formes, des activités des êtres vivants, de leurs conditions d'existence, de leurs rapports réciproques. Chacun de ces êtres, quelque compliqué qu'il soit, constitue un tout coordonné, doué d'une activité propre et dépendant en même temps du milieu qui l'environne, ainsi que des autres êtres avec lesquels il se trouve en contact.

C'est là ce qui donne à l'étude éthologique<sup>1</sup> des animaux un intérêt tout particulier. La variété infinie des formes et des structures que nous remarquons aussi bien sur le corps inanimé que sur l'animal vivant n'a évidemment sa raison d'être que dans la variété non moins grande des fonctions physiologiques et de leurs combinaisons; c'est la somme de leurs activités qui détermine l'harmonie entre les êtres vivants et le milieu qui les entoure, en d'autres termes, l'adaptation au milieu ambiant, sans laquelle aucun animal (ni aucun végétal) ne serait capable d'exister.

C'est dans l'éthologie que nous trouvons l'expression la plus complète de l'espèce animale, la manifestation la plus évidente de différences morphologiques, qui ne se montrent parfois qu'à un examen minutieux et que les recherches les plus exactes n'arrivent même pas toujours à découvrir. Bien souvent, nous en sommes réduits à supposer des différences morphologiques absolument hypothétiques, pour ne pas laisser sans fondement matériel les différences que révèle l'observation des mœurs des animaux; ou encore des différences chimiques non moins hypothétiques, pour nous représenter la raison d'être des différences évidentes qu'offrent des galles produites sur la même espèce de Chêne par deux Insectes que nous ne sommes pas capables de distinguer l'un de l'autre, ou bien encore pour expliquer la spécificité des parasites qui vivent sur différentes espèces de plantes ou d'animaux.

<sup>1</sup> Pour la signification et l'extension du nom d'*éthologie* voir W.-M. WHEELER, *Natural... history, æcology or ethology*; in: *Science*, n. s., v. 15, p. 971-976, 1902.

Quelle que soit la nature morphologique ou chimique des faits fondamentaux dont dépendent en théorie ou en hypothèse les phénomènes éthologiques, tant que ces faits ne sont pas réellement observés ou observables avec les moyens dont la science dispose, nous sommes contraints de nous borner à reconnaître les phénomènes qui tombent sous l'observation directe et de chercher à les classer, en attendant que, dans un avenir plus ou moins éloigné, la connaissance plus complète de la morphologie et de la physiologie en ait dévoilé le mécanisme intime.

Un cas très semblable a donné lieu récemment à un débat extrêmement intéressant, dont a fait partie la conférence tenue au Congrès zoologique de Berlin par Auguste FOREL<sup>1</sup>. Est-il légitime de donner le nom de psychologie comparée ou psychologie des animaux à une branche d'études scientifiques ? ou, comme le soutient un groupe de jeunes physiologistes et neurologistes, ce que l'on a appelé ainsi par le passé n'est-il autre chose qu'une physiologie de certains centres nerveux ? Il est évident pour moi que les deux partis ont raison, chacun à son point de vue. Pour quiconque n'admet pas la nature spirituelle c'est-à-dire transcendente de l'âme, les manifestations psychologiques, soit instinctives, soit intellectuelles ne sont autre chose que des faits physiologiques, du ressort de centres dits psychomoteurs. Toutefois, à l'état actuel de la science, et sans doute pour bien longtemps encore, nous ne sommes ni ne serons en mesure de rapporter les phénomènes qui paraissent d'ordre psychologique à des fait fonctionnels élémentaires des centres nerveux. Je pense donc que la thèse de FOREL qui soutient la légitimité de la psychologie animale est parfaitement établie, mais en même temps je suis d'avis que cette thèse est conciliable avec celle de BEER, BETHE, UEXKUELL qui prétend réduire la soi-disant psychologie des animaux à un chapitre de neurophysiologie. L'un et les autres ont pour point de départ une théorie mécaniste de la

<sup>1</sup> FOREL, Aug. *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger andern Insekten*, etc. Vortrag gehalten auf dem 5. internat. Zoolog.-Kongress in Berlin. München, 1901.

FOREL, Aug. *Die Berechtigung der vergl. Psychologie und ihre Objekte*, in : Journal f. Psychol. u. Neurol., Bd. 1, 1902.

BETHE, A. *Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben*, in : Arch. ges. Physiol., Bd. 70, 1898.

BEER, BRITHE, v. UEXKUELL. *Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur der Physiologie des Nervensystems*, in : Biol. Centralbl., Bd. 19, p. 517-521, 1899.

WASMANN, E. *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*, in : Zoologica, Heft 26, 1899.

WASMANN, E. *Nervenphysiologie und Tierpsychologie*, in : Biol. Centralbl., Bd. 21, 1901.

BUTTEL-REEPEN, H. v. *Sind die Bienen Reflexmaschinen?* in : Biol. Centralbl., Bd. 20, 1900.

vie et de tous ses phénomènes, ceux de l'instinct et de l'intelligence non exclus ; seulement FOREL considère l'état actuel de nos connaissances et son avenir prochain ; BETHE et ses confrères se rapportent à un état futur plus ou moins lointain, auquel ils prétendent conduire la science. Par contre, je pense qu'une conciliation n'est pas possible entre les opinions de ces auteurs et le transcendentalisme de WASMANN.

Nous nous trouvons aujourd'hui dans la nécessité d'étudier séparément la psychologie des animaux et les phénomènes plus simples, directement réductibles aux fonctions élémentaires du système nerveux, réservant à l'avenir la fusion des deux domaines actuellement distincts.

Il en est de même du vaste domaine de l'éthologie, se rattachant d'une part à la psychologie, en ce qui concerne l'étude des instincts et de ses produits, de l'autre à la physiologie mécanique et chimique, ainsi qu'à la biologie générale. Le domaine de l'éthologie comprend l'ensemble des phénomènes dont l'analyse physiologique n'est pas faite, ou n'est même pas faisable dans le moment actuel ; ce que KARL SEMPER appelait la « physiologie des organismes », par opposition à la physiologie des organes. Elle constitue avec la zoologie descriptive et systématique la branche historique par excellence de la zoologie, l'histoire naturelle des animaux.

Dans un avenir certainement encore lointain, éthologie et physiologie ne feront plus qu'un ; les faits de la vie des animaux, leurs conditions d'existence, leurs instincts d'une part, leur évolution morphologique de l'autre pourront alors être réduits à des sommes de fait physiologiques élémentaires ; des rapports de dépendance mutuelle entre les faits d'observation se montreront toujours plus nombreux, permettant peut-être un jour d'établir de véritables formules, capables d'exprimer, non seulement chaque forme réellement existante, mais en outre toutes les formes possibles, comme les formules chimiques, établies sur les corps connus et bien étudiés, nous mettent en mesure de prévoir des séries entières de composés encore inconnus et d'établir à l'avance leurs propriétés principales<sup>1</sup>.

La zoologie cessera alors d'appartenir à la catégorie des sciences historiques, pour devenir une science exacte. Mais cette pensée qui hante quelques-uns des plus hardis champions de l'école biomécanique moderne

<sup>1</sup> Des tentatives ont été faites d'exprimer par un symbole mathématique l'ensemble des formes vivantes existantes et possibles ; notamment : SCHIAPPARELLI, G.-V. *Studio comparativo tra le forme organiche naturali e le forme geometriche pure*. Milano, 1898.

Voir aussi : EMERY, C. *Osservazioni critiche*, in : Riv. Sc. biolog. Como, v. 1, fasc. 4, 1899 ; et VOLTERRA, V. *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*, in : Giorn. d. economisti, Bologna, novemb. 1901.

semble n'être actuellement qu'un décevant mirage, une illusion magnifique, un rêve prophétique peut-être.

Les lois générales de la vie, desquelles dépendent les propriétés particulières de chaque forme, lois immuables, conséquence des propriétés mêmes de la matière, lois communes à notre terre et aux autres corps célestes sur lesquels nous aimons à nous représenter que la vie s'est développée comme chez nous, existent certainement ; du moins un besoin logique de notre esprit nous en fait admettre la nécessité, par analogie avec les lois physico-chimiques qui gouvernent uniformément toute la partie à nous perceptible de l'univers. Mais pour le moment, nous sommes forcés de le reconnaître, la zoologie n'est pas encore sortie de la période historique. Elle a à rassembler les faits morphologiques et physiologiques, à reconnaître les unités systématiques (espèces, sous-espèces, etc.) dans toutes leurs manifestations de structure et d'activité vitale, à les coordonner, à en rechercher l'origine, c'est-à-dire la généalogie et les migrations. Ce n'est donc pas la vie animale en général qui fait actuellement l'objet de notre science, mais l'histoire de la vie animale sur la terre. Le résultat synthétique auquel elle aspire tout d'abord est la phylogénie.

L'historien de la société humaine commence par rassembler les documents qui établissent les faits et leur ordre de succession, puis il cherche leurs connexions de cause et d'effet, pour en déduire, autant que possible, des conséquences d'ordre scientifique. De la simple chronique nait ainsi la science historique, étudiant les lois de la vie et de l'évolution des sociétés humaines.

Ni la zoologie descriptive pure, ni l'éthologie simplement narrative ne constituent véritablement la zoologie scientifique; elles sont la chronique et non pas la science historique du règne animal. Ce n'est pas que je méprise le simple chroniqueur, l'observateur méticuleux, le fouilleur patient des archives indéchiffrables de la nature. Honneur à lui lorsqu'il signe De GEER, ROESEL, RÉAUMUR ou HUBER ! honneur à ceux qui ont suivi la trace de ces maîtres ! Ne saurait être bon observateur qui n'est capable de penser. Le passant distrait peut trouver sur ses pas une pépite, mais la mine d'or ne sera découverte que par le chercheur intelligent. A la lumière de l'évolutionisme et des théories qui s'y rattachent, l'étude éthologique des animaux acquiert un intérêt nouveau et l'entomologie, trop négligée, dans un moment où l'attention des zoologistes se portait toute entière sur les formes infimes de la faune marine et sur leur développement, alors presque inconnu, reprend peu à peu l'importance qui lui revient. Le nombre immense des Insectes, constituant à eux seuls plus que la moitié du règne animal, leur ubiquité, la variété étonnante de leurs mœurs et de leurs métamorphoses, les sociétés admirablement organisées des Abeilles, des Guêpes, des Fourmis, des Termites, avec leurs in-

nombrables commensaux et parasites offrent un champ d'études sans limites, un champ fécond en résultats souvent imprévus, toujours intéressants.

Sous les mains et par la plume de Paul MARCHAL, Charles JANET, Georges et Elisabeth PECKHAM, Woldemar WAGNER et d'autres encore, l'œuvre des brillants observateurs de la vieille école revit et se complète; l'histoire des Insectes commence à se développer sur la souche de la chronique, par la critique sévère des sources, la comparaison des faits, la généralisation prudente et éclairée: Auguste FOREL, LUBBOOK, Mac COOK, W. M. WHEELER renouvellent la connaissance des sociétés des Fourmis; v. BUTTEL-REEPEN se fait l'historien attitré du royaume des Abeilles; WASMANN nous révèle le monde caléidoscopique des myrmécophiles et termitophiles, leurs mœurs et leurs adaptations merveilleuses.

Tandis que je salue avec joie cette renaissance évolutionniste de l'éthologie entomologique, ma pensée se porte vers un vieillard, digne continuateur de l'école de RÉAUMUR et de LÉON DUFOUR. L'âge qui anéantit tant d'énergies n'a pas diminué en lui la vigueur d'esprit, ni l'enthousiasme pour la « petite bête », dont nul mieux que lui n'est habile à surprendre les secrets. A Henri FABRE, doyen des éthologistes, adressons un hommage de respect et d'admiration.

A plus d'un égard, les Lépidoptères ont acquis un intérêt tout particulier: l'aile du Papillon, avec ses écailles colorées, composant des dessins si riches et si variés, est un admirable réactif de l'influence du milieu sur l'organisme. Les belles études de WEISMANN sur le dimorphisme de saison ont ouvert la voie; MERRIFIELD, STANDFUSS, FISCHER ont suivi, étudiant l'influence de la température et de l'humidité, éléments constitutifs du climat; leurs études nous ont révélé l'origine et l'importance des aberrations et éclairé d'une lumière inattendue des questions de phylogénèse. Enfin voici les expériences dernières venues de A. PIOTET sur l'influence de la qualité de la nourriture sur les couleurs et les formes des papillons et sur leurs effets héréditaires, qui viennent ouvrir des horizons nouveaux à l'étude de la variation et de l'adaptation.

Les ailes des Papillons me conduisent à la question si embrouillée du mimétisme, à propos de laquelle tant d'encre a été versée, depuis que BATES et Fritz MUELLER avaient cru l'avoir définitivement résolue. A quoi servent ces taches, ces marbrures délicates? pourquoi ces ressemblances, évidentes à nos yeux, mais dont la signification éthologique est si fort contestée? PIEPERS<sup>1</sup> a-t-il raison de combattre avec tant d'acharnement l'interprétation classique? ou bien celle-ci a-t-elle un fond de vérité? Et les colorations et ornements sexuels des Oiseaux et des Insectes? les chants, les stridulations, les phosphorescences? Autant de pro-

<sup>1</sup> PIEPERS, M.-C. *Mimicry, Selektion, Darwinismus*. Leiden, 1903.

blèmes dont la solution paraissait aisée au temps de l'enthousiasme pour le darwinisme naissant, et qui réclament aujourd'hui de nouvelles recherches et une revision critique approfondie.

L'influence de la reprise des études éthologiques se fait sentir vivement dans les travaux récents de phylogénie paléontologique : les modifications successives qui ont transformé les espèces animales dans le cours des âges ne sont pas un pur effet du hasard, une somme de variations fortuites ; elles se sont formées sous l'étroite dépendance de modifications correspondantes de la manière de vivre, c'est-à-dire de la nourriture, du milieu ambiant liquide, aérien, arboréal ou souterrain, du climat, de la flore, etc. Ainsi le développement des Insectes, à partir du carbonifère, a eu lieu parallèlement à celui de la végétation ; nous le voyons s'accroître avec l'apparition des angiospermes et atteindre enfin son épanouissement complet par la formation de la symbiose merveilleuse des plantes et des Insectes, se manifestant dans la fleur et sa fécondation croisée, opérée par ses visiteurs ailés<sup>1</sup>.

Les conditions d'existence des ancêtres ont laissé des traces dans la descendance ; nous nous en apercevons tous les jours davantage. Déjà l'école américaine et surtout COPE avec ses coreligionnaires néolamarckiens se sont servis fréquemment d'observations et d'hypothèses éthologiques ; mais ils visaient, au delà de la phylogénie, la théorie générale de la transformation des organismes.

L'auteur qui, à ma connaissance, a le mieux compris la valeur de l'éthologie pour la phylogénie paléontologique est DOLLO<sup>2</sup>. Le travail par lequel il démontre l'origine arboréale des Marsupiaux, ainsi que son récent mémoire sur l'*Eochelone brabantica* peuvent être cités comme modèles du genre et méritent de trouver des imitateurs. Les rapports que nous observons actuellement entre les structures et les fonctions, entre les conditions anatomiques et le mode d'existence, le milieu, la nourriture habituelle, ont pu servir à CUVIER à retracer les parties demeurées inconnues des animaux fossiles et leur manière de vivre. Le principe de l'évolution nous conduit à rechercher les vestiges de la transformation éthologique, en rapport avec la transformation morphologique des espèces. L'une doit servir de contrôle à l'autre, car elles ont eu lieu en même temps et sont unies l'une à l'autre par des liens nécessaires de dépendance mutuelle.

<sup>1</sup> HANDLIRSCH, A. *Ueber die Insekten der Vorwelt und ihre Beziehungen zu den Pflanzen*, in : Ver. Ges. Wien, p. 114-119, 1904.

<sup>2</sup> DOLLO, L. *Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles ?* in : Trav. stat. zool. Wimereux, v. 7, p. 188-203, 1899.

DOLLO, L. *Eochelone brabantica, tortue nouvelle du Bruxellien de la Belgique et l'évolution des Chéloniens marins*, in : Bull. Acad. Belgique, 1903.

Actuellement, les grands problèmes de la phylogénie ne sont guère accessibles à la méthode éthologique. La conjecture y tient une large place et l'imagination peut s'y donner libre cours : aussi les thèses les plus étranges ont-elles été soutenues et les transformations d'organes les plus invraisemblables exposées sérieusement, par exemple par ceux qui prétendent faire dériver les Vertébrés d'Arthropodes plus ou moins limuloïdes. De pareilles aberrations sont le produit de vues unilatérales et d'une méthode morphologique imparfaite, dominée par une auto-suggestion intense et continue. Quelques purs morphologistes ont pu oublier que les organes dont ils étudiaient la forme inerte sur leurs séries microtomiques ont été vivants et fonctionnels, à toutes les périodes de leur évolution phylogénique, et qu'ils ont dû servir à quelque chose, dans des organismes également vivants. Il faut combattre ces exagérations de la méthode morphologique et chercher à nous rendre compte autant que possible du mécanisme éthologique et physiologique de la phylogénèse, auquel se rattache nécessairement celui de la transformation morphologique. Le principe du changement de fonction des organes (Princip des Funktionswechsels), formulé par A. DOHRN<sup>1</sup> dès 1875, est l'expression d'une juste considération de l'importance de la physiologie et de l'éthologie dans les questions de phylogénie.

La distribution géographique des animaux présente des problèmes nombreux, dont la résolution demande une connaissance de l'éthologie bien plus approfondie que celle que nous avons aujourd'hui. Sans doute les changements de la configuration géographique du globe, ainsi que de la répartition de la terre ferme et de la mer, l'exhaussement et l'abaissement des montagnes éclairent bien des questions, donnent la clef de nombreux problèmes ; les brillantes études de Paul et Fritz SARASIN<sup>2</sup> sur la distribution et la provenance des mollusques de Célèbes, pour ne citer qu'un seul exemple, en sont la preuve. Elles nous rendent compte de la lignée des formes qui, venues de différentes terres, se sont avancées vers le centre de Célèbes, ainsi que de leur itinéraire, le long des bras de cette île au contour étrangement découpé.

Mais il ne suffit pas que les barrières des montagnes s'abaissent, que les bras de mer se dessèchent, pour qu'un groupe faunistique puisse se répandre sur de nouveaux territoires ; il faut qu'il y trouve des conditions d'existence favorables, que le sol, le climat, la végétation conviennent à son régime et à ses habitudes ; il faut qu'il soit capable de vaincre la concurrence des formes rivales. Les conditions d'existence des espèces,

<sup>1</sup> DOHRN, A. *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels*. Leipzig, 1875.

<sup>2</sup> SARASIN, P. et F. *Ueber die geologische Geschichte der Insel Celebes auf Grund der Thierverbreitung*. Wiesbaden, 1901.



leurs rapports réciproques, leurs moyens de transport à distance, l'influence du milieu sur leur structure, quel sujet magnifique d'études ! Karl SEMPER<sup>1</sup> en a tenté autrefois l'esquisse avec une rare compétence dans un livre admirable, mais qui n'a malheureusement pas trouvé de continuateur. Les temps n'étaient pas mûrs ; la microtomie (qui venait de se perfectionner, précisément dans le laboratoire de SEMPER par l'invention des coupes à sec en paraffine) offrait un champ trop fécond en découvertes faciles !

Certains faits de la distribution discontinue des espèces ont quelque chose de mystérieux : ainsi BONAPARTE a décrit autrefois une petite Vipère provenant du massif du Gran Sasso d'Italia, la *Vipera ursinii*. Extrêmement rare dans son habitat typique, cette espèce est répandue dans une partie de la vallée du Danube ; un Carabe très remarquable (*C. variolatus* Costa), propre en Italie au même massif, n'est qu'une variété du *C. cavernosus* Friv. de la Bosnie et de la Serbie. Je ne sais si d'autres espèces ont une distribution analogue, dont les faits géologiques et géographiques connus ne me semblent pas pouvoir fournir une explication suffisante.

La distribution géographique des animaux est en grande partie l'effet de leur différente capacité de migration active et passive, dont les éléments sont loin d'être suffisamment connus. L'ubiquité de la microfaune d'eau douce est, comme on sait, en rapport avec le transport passif de ses germes par les Insectes et les Oiseaux, et ceux-ci sont capables d'accomplir des traversées lointaines, emportant sur leurs pattes le limon des étangs, riche en œufs et en kystes microscopiques. Les détails de cette distribution donnent lieu à des problèmes variés, dont s'occupent les spécialistes de la faune des lacs et des rivières. — Permettez-moi de choisir quelques exemples parmi les Fourmis, dont la chorologie m'est plus familière.

Pourquoi telle espèce, sans avoir été transportée par l'homme ni volontairement ni par hasard, est-elle largement répandue ou même cosmopolite, tandis que ses proches parents ont un habitat restreint ?

Il y a des Fourmis qui sont capables de se répandre dans les îles à travers l'océan, tandis que leurs congénères en sont incapables. *Leptogenys falcigera* Rog., *Vollenhovia levithorax* Emery, *Pheidole megacephala* F., divers *Monomorium* et *Cardiocondyla*, *Prenolepis bourbonica* For. en sont des exemples. La plupart sont de petites espèces dont on peut supposer que les femelles ailées se laissent porter par les vents ; mais pourquoi alors ces espèces seulement et non pas une foule d'autres ? *Leptogenys falcigera* a probablement une femelle aptère (encore inconnue) comme ses congénères ; il faut donc lui supposer d'autres moyens de

<sup>1</sup> SEMPER, K. *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*. Leipzig, 1880.

transport maritime, bois flottés ou autres, car je ne pense pas que la diffusion de la faune entomologique insulaire suffise pour légitimer l'hypothèse de vastes continents disparus ou de ces ponts de terre ferme que quelques chorologistes élèvent et submergent au gré de leur imagination. Mais tant que nous ne saurons pas comment vit et où habite chaque espèce, toute discussion sur ses moyens de diffusion et sur les raisons de ses limites géographiques sera vaine. Et nous nous demanderons en vain pourquoi *Crematogaster tricolor* Gerst. et *Tetramorium blochmanni* For. ont pu passer de l'Afrique continentale à Madagascar et aucun de leurs nombreux congénères, ni d'autres Fourmis largement répandues en Afrique et en Inde, comme par exemple *Oecophylla smaragdina* F.

Le genre *Odontomachus* compte une quarantaine d'espèces et sous-espèces, la plupart strictement localisées, ou du moins ne dépassant pas les bornes d'une région zoo-géographique. Seule la forme typique du genre, la *Formica hæmatoda* de LINNÉ, se trouve dans presque tout le monde tropical, avec quelques sous-espèces locales en Amérique (certaines formes australiennes telles que *O. coriarius* Mayr et *O. cephalotes* F. Smith se rattachent aussi de très près à *O. hæmatoda*). Si l'on veut donner une explication purement géographique de ces faits, il faut supposer que *O. hæmatoda* est la forme primitive, archaïque, qui a envahi le monde par des ponts intercontinentaux aujourd'hui disparus, émettant de sa souche des branches divergentes localisées. Mais rien ne prouve la primitivité de l'espèce linnéenne; une raison d'ordre éthologique me paraît bien plus vraisemblable, mais dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne saurions faire que de vaines hypothèses, car nous savons fort peu de chose de la manière de vivre d'*O. hæmatoda* et absolument rien de la plupart de ses congénères.

Sans aller aussi loin, la faune myrmécologique de l'Europe présente des problèmes non moins intéressants. La paléontologie montre que le genre *Formica* est d'origine boréale, probablement américaine<sup>1</sup>; *F. flori* Mayr abonde dans l'ambre de la Baltique, tandis qu'aucune espèce du genre n'a été vue dans l'ambre de Sicile, où domine une faune de type indo-australien<sup>2</sup>. Ces Fourmis sont donc pour l'Europe méridionale des immigrants relativement modernes et leur distribution présente des détails fort curieux. Ainsi les espèces acervicoles ont pour limite sud, en Italie, la plaine du Pô, où aucun obstacle apparent ne s'oppose à leur diffusion ultérieure; elles n'ont pas non plus suivi la montagne, car je les ai cherchées en vain dans l'Apennin; *F. sanguinea* Latr., au con-

<sup>1</sup> EMERY, C. *Beiträge zur Kenntnis der nordamerikanischen Ameisenfauna*. Allgemeiner Teil, in: Zool. Jahrb. Syst., Bd. 8, p. 339-358, 1895.

<sup>2</sup> EMERY, C. *Le formiche dell' Ambra Siciliana, ecc.*, in: Mem. Accad. Bologna, (5) v. 1, 1891.

traire, s'est répandue le long de l'Apennin jusqu'en Sicile. Le littoral adriatique sablonneux de la Romagne est littéralement infesté par la *Formica cinerea* Mayr, tandis que les fles non moins sablonneuses de la lagune vénitienne n'ont à ma connaissance que *F. fusca* L. D'autres Fourmis très communes en Italie paraissent manquer aux fles de la lagune, p. ex. *Pheidole pallidula* Nyl., du moins à Lido, où je les ai cherchées. Comme ces fles sont d'émersion récente, il est naturel que leur faune offre de grandes lacunes; une étude détaillée de cette faune serait du plus grand intérêt. Quant aux Fourmis dont je viens de parler, il faudrait, pour expliquer les particularités de leur diffusion, connaître exactement pour chaque espèce comment se comportent les femelles fécondées, germes ailés de l'espèce, de quelle manière se fondent les nouvelles sociétés et bien d'autres choses encore que nous ignorons complètement. D'après mes observations, les femelles de *Pheidole pallidula* volent peu; le plus souvent, elles se défont de leurs ailes aussitôt après l'accouplement et deviennent ainsi incapables d'être transportées par le vent à de grandes distances. *Formica fusca* vole au contraire fort loin. Je n'ai pas eu occasion d'observer le vol nuptial de *F. cinerea*.

Je me borne à ces exemples, pour ne pas abuser de votre patience.

Si les conditions éthologiques de tout genre entrent en jeu pour déterminer la possibilité de la diffusion au delà de certains obstacles naturels, ce sont elles encore qui favorisent ou arrêtent le progrès de la diffusion et assignent des limites au territoire de chaque forme animale ou végétale. Nous constatons l'existence de ces limites, nous voyons les formes différentes se substituer les unes aux autres dans les territoires contigus, le plus souvent sans en apercevoir les véritables raisons, parce que nous ignorons presque toujours dans quelles conditions chaque espèce peut vivre et soutenir victorieusement la concurrence de ses rivales. Ce sont ces conditions qui déterminent le faciès faunistique local. Celui-ci trouve son expression dans l'ensemble de la population zoologique d'un territoire, ensemble dans lequel il faut prendre pour unités les individus et non pas les espèces; cet ensemble comprend donc des espèces dominantes, représentées chacune par de nombreux exemplaires, espèces qui sont les vainqueurs du moment dans la lutte pour l'existence. Les recherches sur la composition numérique ou statistique des faunes locales et leurs modifications selon les années et les saisons, dans la forme proposée par Adalbert SEITZ<sup>1</sup> et Friederich DAHL<sup>2</sup> donneront l'expression graphique du faciès faunistique, base de faits pour poser des problèmes.

<sup>1</sup> SEITZ, A. *Allgemeine Biologie der Schmetterlinge*, in : Zool. Jahrb. Syst., Bd. 5, p. 281-334, 1890.

<sup>2</sup> DAHL, FR. *Das Leben der Ameisen im Bismark-Archipel*, in : Mitt. Zool. Mus. Berlin, Bd. 2, 1901.

La solution de ceux-ci ne pourra être donnée que lorsqu'on aura reconnu les conditions qui favorisent la propagation de telles ou telles espèces au détriment de leurs concurrentes.

Notre époque a une tendance marquée vers les méthodes statistiques, tendance qui n'est pas sans inconvénients, contre lesquels il est bon d'être en garde: rien n'est plus aisé que d'accumuler des chiffres, de les aligner en colonnes et d'en tirer des sommes, des moyennes, voire même des diagrammes plus ou moins intelligibles. Ce n'est pas que je condamne cette méthode qui, dans des mains intelligentes, conduit à des résultats de haute valeur; mais elle se prête trop facilement (et chacun devra le reconnaître) à couvrir d'écriture beaucoup de papier et à charger la littérature scientifique d'un lest encombrant. Les effrayants grimoires du dilettantisme biométrique sont là pour le prouver.

C'est précisément dans la concurrence pour la diffusion géographique que se combat la véritable lutte pour l'existence entre les formes spécifiques et subsécifiques. Je laisse de côté la première formation de l'espèce et les théories qui s'y rattachent; elle est du domaine de la variation, de ses modes et de ses causes que je n'ai pas à traiter ici. Mais une fois constitué, tout nouveau groupe spécifique se trouve nécessairement localisé et en concurrence avec ses prédécesseurs, déjà en possession du terrain et des moyens de subsistance qu'il produit. La lutte ne tarde pas à s'engager et l'extension du territoire est le signe de la victoire.

Sauf les cas de migration à distance, conduisant à la formation de colonies, le territoire des formes jeunes doit être continu; la discontinuité du territoire de l'espèce fait supposer des défaites subies dans la lutte entre les formes vieilles ou nouvelles, sous l'influence des changements du milieu climatique ou biologique. La chorologie statistique, en nous révélant l'état actuel de la lutte entre les éléments des faunes locales, pourra nous mettre sur la trace des éléments éthologiques déterminateurs de la phylogénie, dans ce sens, qu'ils donnent lieu à la sélection naturelle.

Mais les faits éthologiques eux-mêmes ont leur phylogénie dont l'étude est extrêmement intéressante; elle se reflète encore sur cette forme appliquée de la phylogénie, qui a pour formule la classification. Des groupes systématiques fondés sur des faits morphologiques sont souvent encore caractérisés par des faits éthologiques saillants, consacrés même par la nomenclature: Oligochètes terricoles, Lamellicornes coprophages, Vespides sociaux, Mammifères carnassiers en sont des exemples. Dans la phylogénie de ces groupes, les caractères morphologiques ont dû se développer en connexion nécessaire ou accidentelle avec les caractères éthologiques; l'étude de l'origine des uns pourra nous aider à retracer celle des autres et les deux genres de recherches se viendront en aide mutuellement. Comme nous avons une morphologie comparée, nous devrions

avoir une éthologie comparée. J'ai dit « nous devrions » car, si l'on fait exception pour les Oiseaux, les Mammifères et quelques groupes privilégiés des Insectes, l'on peut dire que l'éthologie en est encore à la période primitive de la chronique, à la pénible recherche des faits, à des généralisations timides et trop souvent contredites par des observations ultérieures.

Nul ne soupçonnait l'existence de la vie conjugale chez les Coléoptères, lorsque FABRE<sup>1</sup> nous fit connaître successivement l'idylle du Géotrupe, puis celles du Sisyphe et du Coprobie des Pampas, représentants de différents groupes de la souche des Coprophages. Nous étions accoutumés à regarder les mâles des Hyménoptères comme des êtres incapables de toute autre fonction que celle de la reproduction, et voilà les observations de G. et E. PECKHAM<sup>2</sup> nous apprenant que chez *Trypoxylon* le mâle garde le nid en l'absence de sa femelle. Et combien de choses étranges et imprévoyables dans la symbiose des myrmécophiles et termitophiles avec leurs hôtes, Fourmis et Termites !

Les origines et le développement des faits éthologiques sont au nombre des problèmes les plus difficiles. Le fait morphologique est palpable et persiste après la mort ; il est susceptible d'être conservé en préparation, observé à nouveau et comparé à d'autres objets du même ordre. L'observation de l'animal vivant est au contraire fugitive, lorsqu'elle ne laisse pas pour trace l'œuvre de l'ouvrier, le nid, le dégât, la victime. Impossible d'appliquer la « loi biogénétique » si commode aux morphologistes, malgré les erreurs sans nombre auxquelles elle a conduit ! Où et comment, par exemple, retracer les origines de la vie sociale des Insectes ? Nous en sommes réduits à la méthode comparative. Pour les Fourmis et les Termites, dont nous ne connaissons pas de proches parents solitaires, il est naturel que nous ne puissions faire que des suppositions plus ou moins fondées. Mais pour les Abeilles et les Guêpes nous ne sommes guère plus avancés, quoique les formes solitaires soient nombreuses. VERHOEFF<sup>3</sup> avait bien signalé chez les *Halictus* une condition qui paraît être un prélude de vie sociale, et les nouvelles observations de FABRE<sup>4</sup> sont venues à l'appui. Mais, pour des raisons morphologiques, les *Halictus* ne peuvent être regardés comme proches des ascendants directs des Abeilles sociales. Puis ils ne font pas de cire et la cire est un matériel commun aux constructions de tous les apides sociaux ; leurs ancêtres communs so-

<sup>1</sup> FABRE, J.-H. *Souvenirs entomologiques*, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> série. Paris.

<sup>2</sup> PECKHAM, G. and E. *On the instincts and habits of the Solitary Wasps*. Madison, Wis., 1898.

<sup>3</sup> VERHOEFF, C. *Beiträge zur Biologie der Hymenopteren*, in: Zool. Jahrb. Syst., Bd. 6, 1892.

<sup>4</sup> FABRE, J.-H. *Souvenirs entomologiques*, 8<sup>e</sup> série, 1903.

litaires ont dû vraisemblablement travailler la cire. L'on a reconnu des traces de sécrétion cireuse sur le corps de certaines Anthophores; tout récemment H. v. JHERING a signalé un nid d'Abeille du Brésil dont les cellules d'argile sont crépies intérieurement avec de la cire. C'est, me semble-t-il, un pas important sur cette voie difficile. Nous avançons lentement, mais nous avançons! Que chacun apporte sa brique au chantier, et l'édifice que les beaux travaux de v. BUTTEL-REEPEN<sup>1</sup> et de v. JHERING<sup>2</sup> ont fondé progressera plus vite.

C'est surtout dans les pays tropicaux, où la vie pullule en formes innombrables, qu'il faudra chercher la solution des problèmes que notre faune européenne, appauvrie par les frimats et la culture séculaire, nous permet à peine de formuler. Que les naturalistes y travaillent, non pas seulement en chasseurs avides de rapporter de riches dépouilles, mais en observateurs patients et intelligents; les résultats ne se feront pas longtemps attendre.

Ce n'est pas par des généralisations hâtives que l'on arrivera à fonder des conclusions éthologiques applicables à la phylogénie et à la classification. A mon avis, les grandes lignes du système resteront du domaine à peu près exclusif de la morphologie: celle-ci est en mesure de retrouver plus facilement les traces d'un passé lointain, l'héritage des antiques générations, inscrit dans la structure générale des organismes ou dans des détails en apparence insignifiants, qui ont échappé à l'influence modificatrice de l'adaptation. Les propriétés éthologiques, par contre, se rapportent principalement à des conditions d'existence actuelles ou récentes, dont elles sont l'expression la plus intense. Toutefois le passé éthologique a laissé souvent des traces profondes dans la structure et les coutumes des animaux. Ainsi l'Anguille conserve dans sa reproduction et sa métamorphose les modes de ses parents, habitants des abîmes de la mer: la Salamandre terrestre confie à l'eau, domicile de ses ancêtres, sa progéniture branchiée; l'Abeille domestique, suspendue en essaim, attache quelquefois encore un rayon de cire à la branche d'un arbre, comme font certaines espèces de l'Inde (*Apis dorsata* F., *A. florea* F.), qui ont conservé des mœurs plus primitives. Restes et rudiments éthologiques non moins intéressants que les rudiments morphologiques. Mais les rudiments morphologiques eux-mêmes ont une portée éthologique: Les plaques imaginaires des ailes dans la nymphe d'un Insecte aptère, les moignons d'ailes de l'Oiseau coureur montrent que les ancêtres de ces animaux ont volé; et la fonction du vol a modifié non seulement le mem-

<sup>1</sup> BUTTEL-REEPEN, H. v. *Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates*, etc. Leipzig, 1903.

<sup>2</sup> JHERING, H. v. *Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens*, in: Zool. Jahrb. Syst., Bd. 19, p. 179-287, Taf. 10-22, 1903.

bre devenu aile, mais le système musculaire et le squelette tout entier, y laissant des traces indélébiles, alors que la locomotion aérienne est depuis longtemps abolie; la structure des extrémités des Marsupiaux, quel que soit leur mode actuel de locomotion, révèle les mœurs arboréales de leurs précurseurs; les fentes viscérales embryonnaires des Vertébrés pulmonés montrent la respiration branchiale et la vie aquatique de leurs progéniteurs paléozoïques.

La morphologie et l'éthologie se complètent donc mutuellement, récoltent sur le même champ d'étude des fruits différents, signalant l'une à l'autre les questions à poser, les problèmes à résoudre, ainsi que les résultats obtenus, dont découlent à leur tour de nouvelles questions et de nouveaux problèmes.

Pour me servir d'une image exprimée autrefois par notre collègue Arnold LANG<sup>1</sup>, les serrures qui ferment les portes de la phylogénie sont extrêmement compliquées et ne sauraient être ouvertes au moyen d'une seule clef. Ce n'est que par le concours de toutes les méthodes, employées avec discernement et sans exclusion a priori, que nous pouvons espérer le succès. L'éthologie est une de ces méthodes, une des clefs du labyrinthe; elle contribuera sans doute à nous ouvrir plus d'une salle, où personne n'a encore pénétré et dans laquelle sont renfermés des trésors inestimables.

Ne nous laissons pas d'étudier les êtres vivants; c'est d'eux surtout que nous apprendrons à connaître l'histoire de la vie.

---

<sup>1</sup> LANG, A. *Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntniss*. Jena, 1887.