

bulletin hors-série n°2
de la Société linnéenne de Lyon

2010

ÉVALUATION DE LA BIODIVERSITÉ RHÔNALPINE 1960-2010



GRANDLYON
communauté urbaine

Société linnéenne de Lyon, reconnue d'utilité publique, fondée en 1822
33 rue Bossuet • 69006 Lyon • Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

Sommaire

Avant-propos

GUÉRIN B. & RAMOUSSE R. – Avant-propos	1
--	---

Introductions

PERRIN J.-F. – Qu'est ce que la biodiversité ? (définitions et conceptualisation)	2
BANGE C. – La leçon de Darwin : l'évolution est le moteur de la diversité. Le cas lyonnais <i>Darwin's lesson: evolution is the mainspring of diversity. A case study in Lyon.</i>	4

Partie 1 : une histoire tourmentée entre Rhône et Alpes

BRAVARD J.-P. – Le cadre géographique rhodanien <i>Geographical framework of the Rhone</i>	18
RULLEAU L. – La biodiversité en Paléontologie <i>The biodiversity of paleo-ecosystems</i>	20
GRAND D. – Deux siècles d'étude des libellules en Rhône-Alpes (Insecta : Odonata) <i>Two centuries of regional odonatology</i>	23
DELAUNAY L. – Biotopes refuges de quelques charançons aptères de Rhône-Alpes <i>Biotope refuges of some apterous weevils of Rhône-Alpes</i>	30
PERRIN J.-F. et le collectif Maurienne – Les portes de la biodiversité <i>The doors of biodiversity</i>	35

Partie 2 : vieilles méthodes et outils modernes pour recenser les espèces

TUPINIER Y. – Biodiversité et chauves-souris <i>Bats and biodiversity</i>	39
GIRARD-CLAUDON J. – Évolutions récentes des populations de chiroptères en région Rhône-Alpes : essai de synthèse <i>Recent evolution of bat populations in Rhone-Alpes: a synthesis</i>	43
LELONG B. – A la recherche des nouvelles espèces minérales <i>New mineral species discovered in the region of Lyon from 1950 to 2008</i>	52
AUDIBERT C. – Pourquoi multiplier les taxons ? Les excès de la conchyliologie <i>Why multiply taxa? Excesses in conchology</i>	59
SCAPPATICCI G. & DURBIN P. – Les orchidées (Orchidaceae) en Rhône-Alpes, état des connaissances récentes et évolution <i>Orchids in Rhone-Alpes: recent knowledge and evolution.</i>	67

Partie 3 : existe-t-il des communautés stables et non manipulées ?

TURQUIN M.-J. – Le paradoxe de la biodiversité du milieu souterrain <i>The paradox of the biodiversity of the underground world</i>	77
BALVAY G. – Biodiversité du zooplancton d'eau douce <i>Biodiversity of freshwater zooplankton</i>	86
RIVOIRE B. – Les Polypores, une richesse fongique pour la biodiversité rhonalpine <i>The polypores, a fungal treasure house of rhonealpine biodiversity</i>	91
GOMY Y. – « Tu vas à la chasse au rhinocéros et tu rencontres un escarbot, prends-le ! <i>"If you are hunting rhinoceros and you find a dung-beetle, take it"</i>	95

Partie 4 : des espèces influencées par les activités humaines

ARIAGNO D. – Grands traits de l'évolution du peuplement de mammifères rhonapins depuis 40 ans <i>Main features of the trend of mammal communities in Rhone-Alpes over 40 years</i>	98
LEBRETON Ph. – La biodiversité des Oiseaux nicheurs et de leurs biotopes <i>Biodiversity of nesting birds and their biotopes</i>	107

PERRIN J.-F. – Poissons d'eau douce : un vingtième siècle très troublé <i>Freshwater fishes: A very disturbed twentieth century</i>	116
MOURET H. – Diversité et menaces des abeilles en Rhône-Alpes <i>Bees in the Rhone-Alpes Region</i>	125
RICHOUX Ph. – Cicindèles et psammicoles : des habitats alluviaux menacés <i>Tiger beetles and other sand-dwellers: threatened alluvial habitats</i>	133
MUNOZ F. – Plantes introduites, naturalisées et envahissantes : modifications de la flore lyonnaise marquées par les activités humaines <i>Introduced, naturalised and invasive plants: modifications to Flora of the Lyon area occasioned by human activity</i>	136
DELIRY C. – Amphibiens : un groupe gravement menacé à l'échelle planétaire <i>Amphibians: a group seriously threatened on a global scale</i>	143

Partie 5 : découverte de nouveaux mondes

DOLE M.-J. & MALARD F. – Faune stygobie : émergence d'un monde inconnu <i>Cave faunas: the emergence of an unknown world</i>	145
LESEIGNEUR L. – Les Elateroidea (Coleoptera) de la Région Rhône-Alpes : les taupins ne manquent pas de ressort ! <i>Elaterid coleoptera of Rhône-Alpes: the click-beetles do not miss a spring!</i>	153
DODELIN B. – Les insectes saproxyliques, derniers maillons de la forêt <i>The saproxylic beetles, last links in the forest</i>	159
KAUFMANN B. – Les fourmis en France à l'heure de la biodiversité <i>Ants in France at the time of the biodiversity</i>	167

Partie 6 : des biocénoses sentinelles du changement global

LABRIQUE H. – Les Tenebrionidae de Rhône-Alpes <i>The Tenebrionidae of Rhone-Alpes</i>	174
PRUDHOMME J.-C. – Les Richards prospèrent en Rhône-Alpes <i>Jewel beetles thriving in Rhône-Alpes</i>	178
ALLEMANT R. & MARENGO V. – Les Clytini, un groupe de coléoptères longicornes à suivre (Coleoptera Cerambycidae) <i>The Clytini, a group of long-horned beetles to watch (Coleoptera Cerambycidae)</i>	181
COWLES T. – Les papillons de jour du département du Rhône, survivants dans un environnement incertain (Insecta, Lepidoptera : Rhopalocera) <i>Butterflies of the Rhone district surviving in an uncertain environment (Insecta, Lepidoptera: Rhopalocera)</i>	189
HUGONNOT V. – Les bryophytes, de précieux indicateurs encore trop peu connus en région Rhône-Alpes <i>The bryophytes, still under-studied indicators in Rhone-Alpes</i>	195

Partie 7 : synthèse sur la biodiversité rhonalpine en 2010

LÉVÊQUE C. – Faut-il avoir peur des introductions d'espèces ? <i>Should we be afraid of species introduction?</i>	201
Résumés des articles en français et en anglais	205
Conclusion	219

La leçon de Darwin : l'évolution est le moteur de la diversité. Le cas lyonnais

Christian Bange

Introduction : la connaissance des êtres vivants avant Darwin

Alors que l'Antiquité avait légué au Moyen Âge, à travers les œuvres d'Aristote, Théophraste, Dioscoride et Pline, la connaissance de quelques centaines d'animaux et de végétaux, les naturalistes de la Renaissance ont mis en œuvre non seulement la pratique renouvelée de l'observation attentive des êtres vivants, mais également le moyen de contrôler les résultats en recourant à des collections de plantes sèches et, dans certains cas favorables, à des dépouilles voire des spécimens naturalisés d'animaux. Leurs efforts ont abouti à l'identification d'êtres vivants que les anciens n'avaient pas connus, et le nombre des végétaux et des animaux européens connus s'est alors notablement accru ; ce mouvement a été amplifié par les voyages d'exploration, en particulier dans le Nouveau Monde. A partir de cette époque, aux ménageries et aux jardins établis près des demeures princières sont venus s'ajouter des cabinets possédés par des prélats, des grands seigneurs ou de simples particuliers, soucieux d'enrichir leurs collections par des échanges et des achats. La mise en ordre de ces matériaux a rendu de plus en plus nécessaire l'élaboration de méthodes de classement. Après plusieurs autres, le naturaliste suédois Linné (1707-1778) s'est attelé avec succès à cette tâche, et a fondé l'histoire naturelle sur quelques principes simples : procéder à la description systématique de tous les êtres vivants, sans en excepter aucun, les nommer de manière rationnelle au moyen d'un nom latin binaire, et les classer de façon hiérarchisée.

L'impulsion ainsi donnée à l'histoire naturelle, en même temps que la mise au point de procédés perfectionnés de naturalisation ou de conservation des spécimens, et la multiplication des grands voyages d'exploration scientifique au cours de la seconde partie du XVIII^e siècle, ont abouti au développement considérable des collections. Il est alors devenu évident que le nombre des espèces différentes était beaucoup plus considérable qu'on ne l'avait imaginé. Aux collectionneurs généralistes n'hésitant pas à embrasser toute l'histoire naturelle ont succédé au début du XIX^e siècle des chercheurs spécialisés dans un groupe ou dans un territoire limité. De grands musées ouverts au public ont alors été fondés, accueillant par achat ou donation les envois des naturalistes voyageurs et recueillant aussi les collections particulières parfois très importantes constituées par des amateurs passionnés. On ne s'est plus contenté de réunir des spécimens représentatifs, on a en outre souhaité dresser la carte de la répartition géographique des espèces, définir leurs rapports, établir les limites de leur variabilité naturelle.

En effet, si, jusqu'à Linné, les naturalistes tentaient, vaille que vaille, d'inventorier plus ou moins complètement les productions naturelles, en s'intéressant principalement à celles qui présentaient un intérêt d'utilité, d'agrément ou de curiosité, les recherches systématiques entreprises par Linné, ses élèves et ses continuateurs firent prendre conscience que la distribution géographique des êtres vivants pouvait obéir à des lois. Déjà Linné s'interrogeait sur les centres de création des espèces vivantes, et se demandait comment on pouvait

réconcilier avec les données bibliques les particularités de la présence localisée des animaux et des végétaux dans une contrée donnée. A Lyon, M. J. P. Mouton-Fontenille (1769-1839), qui fut le directeur du Muséum de 1816 à 1830, publia en 1798 un mémoire dans lequel il différenciait la végétation des Alpes selon l'altitude et la nature chimique du sol ; il montra ainsi la différence qui existe entre les plantes qui croissent sur les montagnes calcaires et celles qui vivent dans les montagnes granitiques (MOUTON-FONTENILLE, 1798). Humboldt, pour sa part, décrivit les zones de végétation telles qu'il les avait observées sur les flancs du Chimborazo au cours de son expédition en Amérique du Sud ; il illustra ses remarques au moyen d'une figure insérée pour la première fois en 1817 dans son ouvrage *De distributione geographica plantarum*, qui fut le premier traité raisonné de géographie botanique. Plus on découvrit l'étendue du monde vivant, plus le problème de la répartition géographique des êtres vivants et de leurs relations avec le milieu ambiant se posa. Nous allons voir qu'il fut déterminant dans la genèse de la théorie darwinienne.

Un autre problème s'imposa bientôt à l'attention des naturalistes : celui de l'espèce. Au fur et à mesure qu'ils poursuivirent leurs investigations dans les pays européens, que l'on croyait bien connus, les naturalistes remarquèrent à quel point l'inventaire linnéen se trouvait incomplet. Déjà, en 1778, Lamarck avait restitué à la flore de France un certain nombre de végétaux décrits par les auteurs antérieurs à Linné, mais qui avaient été ignorés ou méconnus par celui-ci ; il y avait ajouté des espèces que nul n'avait encore décrites. Ce faisant, il n'avait été ni le premier (ainsi, Hudson l'avait précédé en Angleterre dès 1763), ni le seul. D'autres les imitèrent, de plus en plus nombreux. Au début, nul ne s'étonna de cet afflux de plantes nouvelles, mais peu à peu l'inquiétude gagna les botanistes devant un tel déferlement, qui rendait de moins en moins facile la détermination des végétaux. Ces espèces nouvellement proposées étaient-elles aussi bien fondées que les plantes linnéennes ? Ne s'agissait-il pas de variétés, voire de simples variations, accidentelles ou fugaces ? Etait-ce rendre service aux botanistes herborisants que de les admettre dans les flores ? Sur quels critères devait-on se fonder pour les rejeter en tout ou partie ?

Déjà inquiétantes, ces questions allaient prendre une plus grande acuité lorsque les membres de « l'école analytique » allemande – notamment Wilhelm Koch (1771-1849) et H. G. Reichenbach (1793-1879) – multiplièrent les coupes spécifiques dans des genres aussi familiers que les roses, les ronces ou les saules. De science aimable, la botanique systématique risquait de devenir un cauchemar. Les amateurs s'inquiétaient, et certains professionnels s'empressèrent de les rassurer, invoquant la variabilité naturelle du monde vivant pour écarter ces multitudes importunes de nouveautés taxinomiques.

Le problème de l'espèce suscita d'âpres débats philosophiques : les espèces étaient-elles les filles de la nature, ou seulement celles du naturaliste ? Buffon avait déjà soutenu que la nature ne connaissait que des individus. Tout en faisant œuvre de naturaliste descripteur, Lamarck, qui avait poursuivi attentivement l'étude des Mollusques vivants, mais aussi fossiles, put conclure de ses travaux qu'il n'existait pas vraiment d'espèces tranchées : contrairement à ce que les naturalistes avaient admis jusqu'alors, les espèces n'étaient pas immuables ; elles n'étaient stables que si leur environnement ne se modifiait pas, et elles se transformaient dans le cas contraire.

La situation se compliqua lorsque le botaniste lyonnais Alexis Jordan (1814-1897), ardent partisan de la réalité des espèces vivantes et de leur fixité, se mit en mesure de démontrer, au moyen de cultures expérimentales poursuivies pendant plusieurs années dans des conditions contrôlées, que des végétaux que l'on ne distinguait que par des différences peu marquées se reproduisaient indéfiniment semblables à eux-mêmes, ce qui, d'après lui, prouvait qu'il s'agissait d'autant d'espèces affines, mais distinctes, telles qu'elles avaient été créées par Dieu

à l'origine. A leur tour, des malacologues multiplièrent les espèces affines : Jules Bourguignat (1829-1892), et son disciple lyonnais Arnould Locard (1841-1904), nettement influencé par Jordan, décrivent des centaines d'espèces d'escargots ou de moules d'eau douce.

Cependant, l'existence des espèces affines et leur répartition géographique amenaient Darwin à d'autres conclusions.

1. Darwin, voyageur « linnéen »

Charles Darwin (1809-1882) est un remarquable exemple de la catégorie des voyageurs fortunés admis à se joindre à une expédition maritime (c'est ainsi que Joseph Banks avait accompagné le capitaine Cook dans son second voyage autour du monde à bord de l'*Endeavour*). Il avait poursuivi des études secondaires sans éclat. Lorsqu'il eut seize ans, son père décida qu'il rejoindrait à Edimbourg son frère qui poursuivait des études médicales dans la célèbre université de cette ville. Charles passa deux ans à Edimbourg, suivit avec intérêt certains enseignements, en particulier les cours de chimie et ceux d'histoire naturelle ; en revanche, la géologie, professée par Jameson, le rebuta. Il fit la connaissance d'un certain Robert Grant, partisan de Lamarck, qui allait occuper peu après une chaire à Londres. Il se passionna pour l'entomologie et l'étude des animaux marins, et effectua quelques observations intéressantes qu'il s'empressa de communiquer à la *Plinian Natural History Society*, laquelle regroupait de jeunes étudiants naturalistes. Darwin passait ainsi agréablement son temps, mais il ne put se résoudre à devenir médecin, ce que voyant, son père lui proposa de s'engager dans les ordres sacrés : en effet, bien des révérends de l'Église anglicane consacraient leurs loisirs à l'histoire naturelle, et c'était donc une carrière à la fois honorable, satisfaisante au point de vue pécuniaire, et favorable pour satisfaire ses hobbies. Charles se rendit alors à Cambridge où il suivit les cours obligatoires d'humanités, de théologie et de mathématiques, et il assista en outre aux excursions et aux leçons dispensées hors programme par le titulaire de la chaire de botanique, le Révérend John Henslow (1796-1861). Il obtint la moyenne à ses examens, quoiqu'il ne prît que peu d'intérêt à l'étude de la théologie, et ne se souciait guère de solliciter une cure.

L'occasion se présenta à lui, sur la recommandation de Henslow, d'accompagner à bord du *Beagle* le capitaine Robert Fitz-Roy (1805-1865), chargé par la Royal Navy d'effectuer une mission géographique et météorologique en Amérique du Sud. Le capitaine cherchait un naturaliste de bonne compagnie pour se joindre à l'expédition. Bien qu'il ne fût pas marin, ni issu comme Fitz-Roy d'une vieille famille aristocratique (celle des ducs de Grafton), Darwin plut au capitaine et fut accepté à bord comme hôte payant, quoique sa formation scientifique fût encore peu avancée. Au cours de ce long voyage, qui dura près de cinq ans (décembre 1831-octobre 1836), il se livra avec ténacité à de multiples observations de géologie, de paléontologie, de zoologie, et abandonna peu à peu le projet de devenir pasteur.¹

En Amérique du Sud, où le *Beagle* opéra pendant plusieurs années, Darwin eut l'occasion pendant les périodes d'hivernage d'effectuer de nombreuses excursions aussi bien dans les terres australes que dans la pampa argentine et la Cordillère des Andes, en multipliant les observations géologiques et en recherchant particulièrement des fossiles qu'il recueillait sur le terrain ou dont il fit parfois l'acquisition. À plusieurs reprises il expédia ses récoltes en Angleterre, car il n'était guère capable de les identifier sur place, d'autant plus que plusieurs de ces fossiles de mammifères allaient s'avérer appartenir à des genres nouveaux, que les grands paléontologistes de l'époque, notamment Owen, se firent une joie de décrire, ce qui

¹ Sur la vie de Darwin, on peut consulter notamment BOWLBY 1995 ; BOWLER, 1994 ; BROWN, 1995.

suffit déjà à assurer la réputation de leur inventeur, avant même son retour. Il ne négligea pas pour autant ni les collectes botaniques, ni les observations sur les mœurs des habitants, et les réflexions que celles-ci lui inspiraient au sujet de l'homme en général². Et il s'intéressa aussi très activement à la zoologie. En outre, Darwin accompagna le capitaine Fitz-Roy et les officiers du *Beagle* dans leurs expéditions de relevés cartographiques, et acquit à leur contact le sens de la rigueur scientifique.

Puis, le *Beagle*, ayant terminé sa mission cartographique, prit en septembre 1835 le chemin du retour à travers le Pacifique et l'Atlantique, en passant par les îles Galapagos, Tahiti, l'Australie, les îles Mascareignes, le Cap, Sainte-Hélène, et, après un crochet au Brésil, revint à Plymouth en octobre 1836. Chemin faisant, Darwin effectua de nouvelles observations sur la géologie, la faune et la flore des îles visitées, notamment les Galapagos, où il eut la possibilité d'explorer quatre des îles de l'archipel, seul ou accompagné par des officiers du *Beagle* qui s'intéressaient à l'histoire naturelle et ne manquèrent pas de prélever, eux aussi, des échantillons. Darwin consacra une bonne partie du long temps passé en mer à la mise en ordre de ses notes et de ses matériaux. La bibliothèque du bord contenait un bon contingent de récits de voyage et d'ouvrages scientifiques de base, lui permettant d'amorcer un début d'identification et de classement de ses récoltes. Celles-ci s'avéraient abondantes, bien que pendant tout le voyage, Darwin se fût comporté en bon naturaliste linnéen : ce qui comptait alors était de recueillir un petit nombre bien choisi de spécimens caractéristiques de chaque espèce, sans trop se soucier de multiplier les prélèvements ni de noter leur provenance de façon détaillée. En ce temps là, tous les voyageurs naturalistes procédaient de la même manière ; dans les herbiers ou les collections zoologiques de cette époque, on trouve des spécimens qui ne portent comme seule mention d'origine que « Tahiti » ou « Amérique du Sud ».

2. Naissance d'une théorie

A son retour en Angleterre, Darwin confia la détermination de la plus grande partie de ses matériaux à de bons spécialistes, Richard Owen (1804-1892) pour les fossiles sud-américains, John Gould (1804-1881), l'un des meilleurs ornithologues anglais, pour les Oiseaux, ainsi que Georges Robert Waterhouse (1810-1888) pour les Insectes et Joseph Dalton Hooker (1817-1911) pour les végétaux (ces deux derniers ne lui remirent leurs rapports qu'en 1845).

Au fur et à mesure qu'il prit connaissance des déterminations que lui transmettaient les spécialistes auxquels il avait confié les spécimens qu'il avait recueillis, Darwin se trouva confronté au problème de l'espèce lié à la répartition géographique. Dès mars 1837, Gould lui signala que les *Geospiza* provenant des îles Galapagos appartenaient à plusieurs espèces distinctes, bien que voisines et affines d'espèces sud-américaines du même genre. Sur place, Darwin n'en avait distingué que deux, et se trouva fort embarrassé pour préciser de quelle île provenaient ses spécimens ; les échantillons de ses compagnons, étiquetés plus précisément, parce que ceux-ci ne pratiquaient pas les usages des naturalistes, furent d'un précieux secours pour établir que chaque espèce occupait, semble-t-il, un territoire propre (SULLOWAY, 1982a ; SULLOWAY, 1982b). Darwin signala le fait dans son récit du voyage, mais l'imprécision de ses données personnelles lui interdit d'en faire état dans l'*Origin of species* – contrairement

² Sur les collections botaniques de Darwin (actuellement conservées à Cambridge et à Kew), voir PORTER, 1980 ; sur ses collections entomologiques, voir SMITH, 1987 ; les autres Invertébrés (ainsi que les échantillons de roches et minéraux) sont conservés à Oxford : voir CHANCELLOR *et al.*, 1988.

à ce que rapporte une légende qui s'est formée autour des « pinsons de Darwin »³ Puis ce furent les spécimens végétaux (moins sélectionnés, plus abondants et moins sommairement étiquetés, parce que Darwin connaissait mal la botanique à cette époque) qui, confiés à Hooker, s'avérèrent riches en espèces endémiques. Il en alla de même pour les Insectes. À la même époque, Gabriel Bibron (1806-1848), un éminent spécialiste français des Reptiles, établit que les tortues géantes des Galapagos appartenaient à plusieurs sous-espèces distinctes, ce qui confirmait un propos tenu par un administrateur local que Darwin avait noté au passage sans toutefois se soucier de rapporter des spécimens de ces animaux (les tortues embarquées à bord du *Beagle* avaient servi à varier le menu de l'équipage).

Dès le mois de juin 1837, alerté par les premiers faits de cette nature communiqués par Gould, Darwin ouvrit un cahier de notes qu'il n'hésita pas à intituler « Transmutation Notebook » spécialement consacré à ce problème de distribution géographique, et se préoccupa de recueillir dans la littérature scientifique des données sur l'espèce, la variabilité, la transmutation. Le travail de lecture qu'il entreprit de mener méthodiquement nous est connu par d'autres carnets qui contiennent l'inventaire des lectures faites ou à faire (VORZIMMER, 1977). C'est dans le cadre de ces lectures que Darwin se mit à lire l'*Essai sur le principe de population* du Révérend Thomas Malthus (1766-1834). Il sembla à Darwin que, de même que certaines vues relatives aux animaux étaient susceptibles de s'appliquer à l'homme, certaines idées de Malthus concernant l'homme pouvaient s'appliquer à l'ensemble du monde vivant. Tel était notamment le cas du concept de lutte pour l'existence. Finalement, à partir des deux problèmes surgis à propos de ses observations sur le terrain et surtout de ses récoltes – d'une part, la relative continuité existant entre les faunes de mammifères fossiles et vivantes dans un même continent, d'autre part la répartition géographique d'espèces voisines et manifestement apparentées, problèmes dont Darwin sentit qu'ils étaient tous les deux liés à une seule et même question, celle de l'origine des êtres vivants – il se mit à réfléchir sur la variabilité des formes vivantes et la possibilité de la transmutation des espèces.⁴ En même temps, il publiait le journal du voyage et la partie des résultats scientifiques relative à l'histoire naturelle, ce qui assura sa réputation de naturaliste (DARWIN, 1859).

Au cours d'un travail d'analyse et de réflexion poursuivi pendant plus de vingt ans, alimenté par de patientes investigations dans la littérature scientifique, par des enquêtes auprès de collègues naturalistes, par des recherches expérimentales, ainsi que par un minutieux travail d'étude monographique des anatifes (ou bernaches, ce sont des Crustacés appartenant à l'ordre des Cirripèdes) qui le mit en contact étroit avec les pièges du labeur taxinomique, Darwin élaborait peu à peu une théorie susceptible d'expliquer le mécanisme de la transformation des espèces vivantes au cours du temps.

La théorie est fondée sur l'existence de petites variations spontanées, très fréquentes chez les animaux domestiques et les plantes cultivées (et mises à profit par les éleveurs et les agronomes grâce à la sélection), mais présentes aussi chez les espèces sauvages, où elles peuvent faire l'objet d'une sorte de « sélection naturelle », liée à la lutte pour l'existence, ce qui aboutit, à la longue, à la différenciation de variétés puis d'espèces distinctes. Cette théorie

³ Le terme « Darwin's Finches » est dû à David Lack qui, dans une série de recherches menées sur le terrain dans les années 1930-1940, a définitivement établi les aires de répartition, les habitats et les habitudes alimentaires des *Geospizae* des Galapagos, et montré pour la première fois, en 1947, qu'il existe une relation entre la forme du bec et le régime alimentaire ; cette bonne illustration de la théorie darwinienne est devenue classique, à tel point que maints historiens et biologistes n'ont pas hésité à l'attribuer à Darwin ! (voir SULLOWAY, 1982a).

⁴ Sur les débuts de l'élaboration de la théorie, voir OSPOVAT, 1981 ; SULLOWAY, 1982a ; 1982b ; BECQUEMONT, 2009.

propose ainsi un mécanisme susceptible d'expliquer la transformation des espèces vivantes au cours du temps. Une telle hypothèse avait été soutenue précédemment par Lamarck et Geoffroy Saint-Hilaire, mais le plus souvent rejetée faute d'éléments convaincants quant à la réalité du phénomène de transformation et à la nature des processus mis en œuvre, notamment la notion d'usage et de manque d'usage avancée par Lamarck et ridiculisée par ses adversaires.

La théorie proprement dite se trouve énoncée dans les premiers chapitres de l'*Origin of species*.⁵ Après avoir examiné comment les éleveurs et les horticulteurs ont recours à la sélection pour créer des races dotées de certains attributs particuliers apparus chez les animaux domestiques en raison de leur forte variabilité, Darwin transpose ce mécanisme sélectif pour les espèces sauvages : elles aussi sont variables, et les variations spontanées peuvent conférer à certains individus un avantage par rapport à leurs congénères lorsqu'ils se trouvent soumis aux aléas du milieu et à la concurrence des autres êtres vivants. Ils sont dominants grâce à cette modification. « C'est, ajoute Darwin, la doctrine de Malthus appliquée aux règnes animal et végétal, luttant avec toute sa puissance, et dont les effets ne sont mitigés ni par un accroissement artificiel de nourriture, ni par des entraves restrictives apportées à la reproduction. » Dans cette compétition, la victoire n'est pas le fruit du hasard ; elle revient aux individus les mieux doués. En 1869, dans la 5^e édition, Darwin reprendra au philosophe Herbert Spencer (1820-1903) une expression qui lui paraît plus appropriée que sélection naturelle : c'est « la survivance du plus apte ». (DARWIN, 1873, p. 89). Un facteur complémentaire est constitué par la sélection sexuelle

Modifiés et dominants, avec ces deux termes nous voici au cœur de la théorie darwinienne : « Comment, écrit Darwin, les variétés ou espèces naissantes, comme je les appelle, finissent-elles par se convertir en espèces distinctes qui, dans la plupart des cas, diffèrent évidemment plus entre elles que ne le font les variétés d'une même espèce ? Comment surgissent ces groupes d'espèces qui constituent ce que nous nommons des genres distincts, et qui diffèrent plus entre eux que les espèces d'un même genre ? Tous ces résultats [...] sont la conséquence de la lutte pour l'existence. » (DARWIN, 1873, p. 89). Les phénomènes de compétition entre les espèces aboutissent à établir entre elles des liens insoupçonnables de prime abord, et Darwin montre, exemples à l'appui, qu'il existe à l'état de nature des rapports complexes entre tous les animaux et les plantes – par exemple entre les trèfles rouges et les bourdons qui assurent leur fécondation. (DARWIN, 1873, p. 78).

La divergence des caractères se combine avec la sélection naturelle pour la production de nouvelles espèces. Darwin l'illustre dans un graphique de descendance (DARWIN, 1873, tableau face à la page 121) qu'il commente abondamment : sur onze espèces au départ (qui sont désignées par des lettres de l'alphabet de A à L), on obtient au bout de quatorze étapes – chacune d'une longueur temporelle considérable – quinze espèces provenant des variations de trois des espèces initiales et surtout de deux d'entre elles qui sont à elles seules à l'origine de quatorze des espèces nouvelles, cependant que sept autres espèces ainsi que leurs dérivés se sont éteintes au cours du temps. En raison de l'extinction des espèces intermédiaires, « on aura donc à considérer comme formant des genres très distincts, ou même des sous-familles, les six nouvelles espèces dérivant de I et les huit provenant de A. » (DARWIN, 1873, p. 127).

Certains points de la théorie darwinienne, tels que l'importance accordée à l'influence du milieu, l'effet de l'usage et du non-usage, la lenteur considérable des processus évolutifs,

⁵ La première édition anglaise a été publiée en 1859 (DARWIN, 1859) et plusieurs fois rééditée, avec des additions ; trois traductions françaises ont vu le jour ; Darwin a approuvé celle de L. Molinier (DARWIN, 1873), à laquelle j'emprunterai les citations qui suivent.

offrent tant de ressemblance avec les vues de Lamarck qu'elles ont souvent masqué l'originalité du point de départ, qui est d'abord, fondamentalement, constitué par la variabilité spontanée et la sélection naturelle. C'est bien celle-ci qui, selon l'expression de Darwin, « n'agissant que sur des variations successives et légères, ne peut avancer que par pas lents et peu considérables, mais sûrs, et ne peut jamais faire de saut brusque. » (DARWIN, 1873, p. 214).

Les chapitres suivants de l'ouvrage montrent comment la théorie permet de rendre compte de nombreuses données de distribution géographique, par exemple les particularités des faunes des îles océaniques, dépourvues de batraciens, pauvres en mammifères, dont la flore et la faune sont souvent affines de celles des continents voisins. Darwin étudie les affinités des espèces éteintes entre elles et avec les formes vivantes, et il explique pourquoi on ne peut guère espérer trouver des intermédiaires dans les archives géologiques. Fréquemment il s'attache à montrer la supériorité de la sélection naturelle comme moyen explicatif par rapport à la théorie des créations séparées qui avait eu cours jusqu'alors. Et pour finir il propose de ramener la taxinomie à une enquête généalogique dont Haeckel se fera l'artisan et le défenseur parfois outrancier.

Alors que les tenants du fixisme ont présenté les doctrines transformistes comme aboutissant à la négation de l'espèce et par là même à l'anéantissement de la zoologie et de la botanique systématique – et le célèbre aphorisme de Buffon (« dans la nature, il n'y a que des individus ») semblait leur donner raison – il est tout à fait remarquable de noter que Darwin prenait les espèces en considération : le titre et l'objet de son ouvrage suffisent déjà à le démontrer. Il a consacré plusieurs années de travail à l'étude monographique des Cirripèdes, et s'il n'a pas écrit lui-même de faune ou de flore régionale, il a fait un large usage de ce genre d'ouvrages, et les a exploités attentivement afin de dresser des tableaux comparatifs des familles les plus riches en genres et en espèces, ou des cartes de dispersion géographique. Il n'est donc pas étonnant que ce soit avec l'encouragement de Darwin et grâce à un legs pécuniaire institué à cette fin que le célèbre *Index kewensis*, qui recense toutes les espèces végétales décrites, ait vu le jour à partir de 1893.⁶

Au cours des années qui suivirent la publication de l'*Origine*, Darwin développa dans différents ouvrages ses idées tant en ce qui concerne l'origine de l'homme que sur l'importance de la sélection sexuelle et l'expression des émotions chez l'homme et les animaux, et il consacra plusieurs volumes à l'exposé de ses recherches expérimentales, menées en partie avec la collaboration de son fils Francis, sur les modalités de la reproduction chez les végétaux.

3. L'influence du darwinisme sur le développement des recherches taxinomiques et biogéographiques – L'exemple de Lyon

La fécondité de la théorie darwinienne a exercé un attrait considérable sur bien des naturalistes, notamment parmi les jeunes. C'est du reste à ceux-ci que Darwin avait lancé un appel dans la conclusion de l'*Origine*, en écrivant :

« Quelques naturalistes, déjà disposés à mettre en doute l'immutabilité de l'espèce, peuvent être influencés par le contenu de ce volume, mais c'est aux jeunes naturalistes nouveaux, qui pourraient considérer impartialement les deux côtés de la question, que je m'adresse avec confiance. Quiconque est conduit à admettre que les espèces sont changeantes,

⁶ C'est l'ami de Darwin, Sir John Dalton Hooker, directeur du Jardin botanique de Kew, qui avec son successeur B. D. Jackson, s'est chargé de publier ce répertoire (HOOKER et JACKSON, 1893-95) ; des suppléments ont régulièrement vu le jour depuis 1901 pour tenir compte des nouveautés.

rendra service en exprimant consciencieusement sa conviction, car ce n'est qu'ainsi qu'on pourra débarrasser le sujet de tous les préjugés qui l'habitent. » (DARWIN, 1873, p. 506).

Aussi, bien que la théorie de Darwin ait été contestée lors de son apparition, en France comme en Angleterre, il s'est trouvé un certain nombre de jeunes naturalistes pour l'accueillir avec enthousiasme. Lyon en est un bon exemple (BANGE, 2010). En 1871, un groupe d'étudiants (principalement scientifiques et médecins) animé par Antoine Magnin (1848-1926), envisagea d'établir une Société darwinienne. Ce projet trop audacieux n'aboutit pas sous cette dénomination, mais donna naissance à une Société botanique de Lyon, rapidement prospère parce que les fondateurs eurent la sagesse de renoncer à leur trop voyante bannière, ce qui permit l'adhésion de tous les botanistes lyonnais, y compris Alexis Jordan. Quant à Magnin, il œuvra activement au sein de la Société botanique, à laquelle il présenta, en 1874, des observations personnelles sur des irrégularités notables dans la longueur des étamines et du style chez des Primevères, tout en rappelant les recherches expérimentales effectuées par Darwin à ce sujet (MAGNIN, 1874-1875).⁷ Après avoir achevé ses études scientifiques et médicales et soutenu sa thèse de médecine sur le paludisme en Dombes, Magnin se tourna définitivement vers la botanique et il consacra à l'étude de la végétation du Lyonnais sa thèse de doctorat ès sciences, soutenue à Montpellier en 1879 ; il fut alors chargé d'enseignement à la Faculté des sciences de Lyon et directeur du Jardin botanique, mais ayant déplu à quelques professeurs lyonnais influents, pour des motifs que nous ignorons, il fut peu après obligé d'accepter un emploi de maître de conférences à la Faculté des sciences de Besançon, dont il devait plus tard devenir doyen.⁸

L'un des premiers soins de la Société botanique fut de dresser un *Catalogue des plantes du bassin du Rhône* dont la rédaction fut confiée au Dr Saint-Lager, qui se tenait à distance du darwinisme autant que du jordanisme, et qui prétendait expliquer la distribution géographique des végétaux sur la base de la constitution chimique du sol. Ce catalogue s'inscrivait dans un programme national d'inventaires floristiques dont l'initiative revenait à Charles Naudin, bien connu pour ses travaux sur les hybrides et partisan pour sa part d'un transformisme limité. La question des délimitations spécifiques fut amplement discutée à cette occasion. Finalement, le rédacteur du *Catalogue* décida « d'admettre sans discussion toutes les formes végétales qui (lui) ont été signalées », partant du principe qu'« il est avantageux au progrès de la science d'enregistrer, sous bénéfice d'inventaire, tous les faits signalés par de bons observateurs, et de laisser à nos successeurs le soin de faire le triage des matériaux qui auront été accumulés et de construire avec ceux-ci un édifice solide et bien ordonné. » (SAINT-LAGER, 1872-1873, p. 4-5). Un certain nombre d'espèces jordanienues furent donc incluses dans le *Catalogue*. Cette attitude médiane ne mécontentait personne, mais elle revenait en quelque sorte à mettre entre parenthèses la recherche taxinomique. Les données de répartition rassemblées dans le *Catalogue* furent ensuite intégrées à la dernière édition de l'*Etude des Fleurs* de l'abbé Cariot donnée par le Dr Saint-Lager au nom de la Société botanique de Lyon, légataire des droits de l'auteur. Au cours des éditions successives de son ouvrage, dont le tome 2 constituait une véritable flore régionale englobant neuf départements constituant l'actuelle Région Rhône-Alpes ainsi que les Hautes-Alpes, Cariot avait incorporé un choix d'espèces décrites par Jordan et par ses émules (Reuter ou Boreau, par exemple), retenant celles qui lui paraissaient les mieux caractérisées en les plaçant sur le même pied que les espèces linnéennes. Saint-Lager conserva cette formule, tout en les subordonnant le plus souvent à un type linnéen, ou

⁷ La Société botanique accueillit également dans les premiers volumes de ses *Annales* plusieurs articles consacrés à l'analyse ou à la traduction de certains travaux botaniques de Darwin (GRENIER 1875-1876 ; MAGNIN, 1876-1877).

⁸ Sur Magnin, voir BEAUVERIE, 1927.

même en les réduisant à l'état de variétés. Ce fut également cette solution qui fut retenue par Rouy lorsqu'il publia sa grande *Flore de France*, avec une hiérarchie de sous-espèces, races, variétés, sous-variétés, ce qui témoignait de l'embarras où se trouvaient placés les botanistes lorsqu'il leur incombait d'apprécier la valeur taxinomique de ces diverses formes. Tels qu'ils étaient, le *Catalogue* et l'*Etude des fleurs* apportaient une utile contribution à l'inventaire des végétaux supérieurs dans la région lyonnaise (largement comprise), mais se situaient dans la perspective classique de ce genre d'ouvrage.

Il en alla tout autrement des travaux de géographie botanique de Magnin, qu'ils aient trait à la végétation de la région lyonnaise ou à celle des lacs du Jura (MAGNIN, 1879 ; 1886 ; 1904).⁹ Tout en prêtant attention aux espèces affines et en rendant hommage à Jordan¹⁰, il adopta une approche qui fait place aussi bien à l'influence des facteurs du milieu ambiant qu'aux processus de concurrence vitale. Il remarque que la végétation subit des transformations, des plantes adventices s'installent, alors que des plantes autrefois communes disparaissent. Il fit cependant preuve d'une grande prudence dans son ouvrage sur la végétation du Lyonnais, et il ne fit aucune mention de Darwin, même lorsqu'il montra la place importante qui revient aux Composées dans le contingent des plantes introduites et envahissantes (MAGNIN, 1886, p. 267 sq.). Or l'on sait que Darwin avait insisté dans l'*Origin of species* sur le dynamisme de ce groupe qu'il considérait, à la suite des travaux d'autres botanistes, comme le plus évolué et le plus récent des dicotylédones. Faut-il voir dans cette omission l'effet d'une autocensure recommandée à un candidat malchanceux dans sa carrière professionnelle ?

Dans les *Lacs du Jura*, publié vingt ans plus tard, Magnin remarqua, en conclusion de ses nombreuses observations que la composition de la flore lacustre subit des changements au cours du temps, et certaines des modifications constatées sont liées à la concurrence vitale : « Des plantes observées une année ne se retrouvent plus les années suivantes pour réapparaître plus tard, d'autres semblent disparues pour toujours ; au contraire, certaines prolifèrent d'une façon anormale et se substituent à la végétation primitive. Ces modifications se produisent sous l'influence de causes diverses, variations de niveau du lac, températures anormales, sécheresse ou pluies abondantes, etc., et enfin sous l'effet de la concurrence vitale. » (MAGNIN, 1904, p. 161-162). Cherchant à expliquer l'origine de certaines espèces végétales endémiques présentes dans les lacs situés dans des bassins fermés, sans communication directe avec d'autres stations aquatiques, dont « le peuplement ne peut avoir lieu que d'une façon indirecte, grâce à des graines transportées par le vent, ou mieux à des graines et des débris de plantes transportées par les oiseaux aquatiques migrateurs », Magnin exclut la persistance de plantes relictas dans ces lacs, et considère qu'il s'agit d'une formation nouvelle, un néomorphisme ; il écrit :

« C'est dans ces lacs fermés que le curieux et intéressant phénomène de production de formes nouvelles s'est manifesté dans le Jura ; on sait, du reste, que l'isolement, la ségrégation, sont des conditions favorables à la cénomenèse, à la conservation de caractères nouveaux ; si donc, sous l'influence de conditions biologiques particulières à ces microcosmes isolés que sont nos petits lacs jurassiens, une tendance à la variation apparaît chez une espèce introduite, cette variation s'accusera de plus en plus, se fixera et arrivera à constituer une colonie présentant tous les caractères de la forme nouvelle (MAGNIN, 1904, p. 160). »

⁹ Ces trois ouvrages sont en fait des tirés à part de travaux publiés dans les *Annales de la Société botanique de Lyon*.

¹⁰ Parmi les aperçus nouveaux auxquels donnait lieu, selon lui, l'étude des végétaux, Magnin citait « l'étude approfondie de ces formes ou espèces critiques, laquelle, grâce aux travaux de notre illustre compatriote M. A. Jordan, sera la plus belle page de l'histoire de la botanique lyonnaise. » (MAGNIN, 1879, p. 11).

Dans son ouvrage sur les lacs du Jura, Magnin décrit des associations végétales bien caractérisées qui entrèrent telles quelles dans les répertoires d'associations végétales décrites par l'école zuricho-montpelliéraine, et à ce point de vue il peut figurer parmi les pionniers des recherches écologiques. Il est tout à fait remarquable que sa petite-fille, Marie-Antoinette Reynaud, née Beauverie, alors préparatrice à la Faculté des sciences de Lyon, ait été l'auteur du premier manuel de phytosociologie publié en France (REYNAUD-BEAUVERIE, 1936).

Non seulement Magnin étudiait la variabilité du monde végétal, mais il s'intéressait au problème de la variabilité en général, et il ne manqua pas d'entrainer dans les rangs transformistes, et même darwiniens, Arnould Locard, lorsque celui-ci publia ses premiers ouvrages monographiques sur les Mollusques terrestres actuels, écrivant dans un compte rendu bibliographique :

« Ainsi qu'on a pu le voir par cette bien incomplète analyse d'un ouvrage si riche en documents, M. A. Locard s'est inspiré d'un excellent esprit dans l'étude qu'il a faite des problèmes les plus difficiles de la malacologie ; on aura beau dire dans une certaine école, la grande et féconde hypothèse de l'évolution, les lois de l'adaptation des organismes aux milieux, de la sélection naturelle, doivent servir de base à toutes recherches sérieuses sur quelque point que ce soit des sciences biologiques. On ne peut que féliciter M. Locard de s'être pénétré de ces idées et d'en avoir fait hardiment l'application à l'étude des particularités si remarquables que présente l'histoire des Mollusques du Lyonnais dans leur ordre d'apparition, leurs migrations, la variabilité extrême de leurs formes ; il y a certainement là des hypothèses, mais ces hypothèses sont toujours données pour ce qu'elles sont et dans ses conclusions l'auteur ne s'est généralement pas départi de la plus stricte rigueur scientifique. » (MAGNIN, 1881).

On a certes du mal aujourd'hui à ranger Locard parmi les transformistes, tant, dans son approche de la systématique des Mollusques, il s'est montré manifestement inspiré par le jordanisme (il avait d'ailleurs communiqué des plantes à Jordan). Et pourtant, Locard fit bel et bien une profession de foi nominaliste : « Faut-il voir, écrivait-il dans l'introduction de ses *Etudes sur les variations malacologiques*, dans toutes ces appellations, malheureusement si multiples, de véritables espèces ? c'est précisément ce dont nous doutons encore. La notion de l'espèce, de la variété, de l'individualité même, nous semblent aujourd'hui trop souvent confondues en histoire naturelle. Pour nous, si dans ces formes il en est quelques-unes qui constituent réellement, incontestablement ce qu'on appelle des espèces nouvelles, le plus grand nombre ne représentent que le résultat des modifications qu'éprouve nécessairement tout être donné, quel qu'il soit, suivant qu'il est appelé à vivre dans des conditions biologiques différentes. » (LOCARD, 1880, t. 1, p. vi). Locard s'inscrit en fait dans une perspective néo-lamarckienne, c'est-à-dire que, pour lui, le milieu façonne l'espèce ; il ne fait aucune mention de la sélection naturelle.

Locard décrit très consciencieusement plusieurs centaines d'espèces d'*Helix* sans vouloir préjuger de leur rang taxinomique exact : selon lui, certaines étaient sans doute de bonnes espèces, alors que d'autres ne représentaient que des variétés ou des formes stationnelles. (LOCARD, 1880, t. 2, p. 538). Ainsi, les désignations spécifiques recouvrent des statuts très divers, et Locard redoutait que la notion d'espèce ne fût mise à mal dans une telle situation. Il reconnut « qu'admettre au rang d'espèce toute forme nouvelle, c'est [...] multiplier sans limite une nomenclature déjà trop complexe [...] En résumé, multiplier la notion de l'espèce avec une trop grande prodigalité, c'est s'exposer à la perdre ou à la confondre avec celle de l'individualité. » (LOCARD, 1880, t. 2, p. 536). Il n'en demeure pas moins qu'il décrit dans certains genres (*Helix* ou *Unio*) des dizaines d'espèces nouvelles

dont bien peu ont survécu aux révisions entreprises par la suite par Coutagne, par Germain, et par la plupart des malacologues modernes.

En effet, le lyonnais Georges Coutagne, qui avait d'abord imité Locard et qui décrit en 1881 un certain nombre d'*Helix* nouvelles, adopta dès l'année suivante un point de vue différent, en refusant de donner des dénominations à de simples variations liées aux conditions stationnelles (formes qu'il appela par la suite des locardies, en les opposant aux linnéies). Il constata lui aussi que certaines particularités morphologiques, telles que la couleur, la forme globuleuse ou déprimée de la coquille ou le nombre de tours de spires, qui ont amené les malacologues à élever au rang spécifique des formes que l'on retrouve en fait à l'intérieur de nombre d'espèces reconnues par les anciens naturalistes, ne constituent que des variétés, qui se retrouvent souvent analogues d'une espèce à l'autre et qui témoignent simplement de la variabilité naturelle de ces espèces. Cette variabilité, on peut la mettre en évidence à condition de récolter, non pas uniquement les spécimens extraordinaires, mais le plus grand nombre possible d'individus de chaque station, sans faire de choix particulier. Selon Coutagne, de telles formes sont en rapport avec les caractéristiques de l'habitat : les Hélices qui vivent en Provence sont plus vivement colorées que celles du Nord de la France appartenant à la même espèce, les Hélices à coquille déprimée sont les formes dominantes de la faune rupicole alpestre, etc. Il s'efforça de montrer que ces particularités dépendent des conditions de vie, et sont avantageuses pour l'animal qui les possède ; par exemple, dans le Vercors, *Helix repellini* se réfugie pendant la saison sèche dans des fentes de rochers : « une forme déprimée devient bien plus avantageuse au mollusque qu'une forme globuleuse, en ce qu'elle lui permet de se retirer plus profondément. » De même, la striation des coquilles, ou bien sa coloration chez des formes de *H. lapicida*, *H. cornea* et *H. urgonensis*, assure leur ressemblance avec les rochers sur lesquels ils vivent. Il conclut son étude en recourant à une explication strictement darwinienne : « La théorie de l'adaptation au milieu par sélection naturelle (lutte pour l'existence et survivance du plus apte) nous permet d'expliquer, en général, d'une façon assez satisfaisante, la genèse des formes variées, qui ont été si souvent considérées comme des espèces distinctes. Dans le travail de différenciation morphologique qui donne naissance aux races, il ne semble donc pas, comme on l'a dit quelquefois, que la sélection naturelle soit moins puissante que la sélection artificielle. » (COUTAGNE, 1882). Il poursuivit ses recherches sur la question du polymorphisme chez les Mollusques et les publia en 1894 dans un gros mémoire (COUTAGNE, 1894-95).

Qui était Coutagne ? Lyonnais d'origine, combattant volontaire à l'âge de 16 ans en 1870, Georges Coutagne (1854-1928) avait accompli après sa sortie de l'École polytechnique une carrière industrielle et déposé un grand nombre de brevets, tout en obtenant plusieurs licences scientifiques ; chercheur perspicace, il soutint en 1902 sous la présidence de Giard (titulaire de la chaire d'évolution des êtres organisés à la Sorbonne) une thèse en vue du doctorat ès sciences naturelles rassemblant ses recherches expérimentales sur l'hérédité des caractères acquis chez les vers à soie.¹¹ Dès ses premières publications, Coutagne avait montré ses inclinations darwinistes et, à peu près en même temps qu'il rassemblait ses observations sur le polymorphisme des Mollusques, il effectua un travail comparable sur la variabilité des

¹¹ Dans ce travail, il s'efforça d'examiner si les caractères somatiques acquis par un individu au cours de sa vie, en réponse aux conditions particulières du milieu auxquelles il se trouvait exposé, pouvaient être transmis à sa descendance, ce que tout le monde (y compris Darwin) avait communément admis jusqu'à Weismann ; le plan d'expérience paraissait simple au départ, mais les résultats expérimentaux s'avèrent irréguliers ; sur Coutagne, voir notamment BURIAN, 1995 ; AUDIBERT et VIVIEN, 2007.

végétaux, en examinant chez les Narcisses l'hétérostylie (c'est-à-dire les différences dans la longueur du style), thème typiquement darwinien (COUTAGNE, 1891-92). Par la suite, bien que partagé entre ses activités industrielles en tant que chimiste et ses recherches biologiques, Coutagne continua de s'intéresser à l'étude de la variabilité chez les Mollusques jusqu'à la fin de sa vie, et prépara à ce sujet un mémoire qui ne fut publié qu'après sa mort (COUTAGNE, 1928). Pour chaque espèce, Coutagne a noté avec la plus grande précision la localisation exacte des récoltes (en particulier l'altitude), l'habitat quand il est connu, les caractères morphologiques liés à telle localité ou à telle station. Il affine ses remarques sur la variabilité des Mollusques, montrant que l'altitude peut affecter certaines espèces (par exemple *Helix sylvatica* ou *H. arbustorum*), alors que d'autres (comme *H. nemoralis*) ne changent ni de grosseur, ni de forme. Bien plus, si la coquille de l'*Helix arbustorum* devient de plus en plus grande et de plus en plus déprimée lorsqu'on s'élève dans le Haut-Queyras – c'est l'*Helix repellini* – elle devient de plus en plus petite et de plus en plus globuleuse lorsqu'on s'élève dans la Haute-Maurienne et la Haute-Tarentaise – c'est l'*Helix alpicola* ; il appelle à étudier de nouveau la distribution géographique des différentes formes en procédant à l'examen comparatif d'un très grand nombre de coquilles provenant d'un grand nombre de stations différentes (COUTAGNE, 1928, p. 57 sq.).

Conclusion

Les historiens des sciences et les philosophes ont souvent relevé (et parfois jugé sévèrement) les prises de positions hostiles au darwinisme, ou plus simplement réservées, d'un certain nombre de naturalistes français des XIX^e et XX^e siècles parmi les plus marquants.¹² S'il est exact que les zoologues parisiens ont fermé à plusieurs reprises devant Darwin les portes de l'Académie des sciences – il fut élu finalement membre correspondant par les botanistes après six candidatures infructueuses auprès de la section de zoologie – il convient d'être très nuancé dans l'appréciation correcte de l'impact réel du darwinisme en France. A Lyon, la théorie de Darwin a été prise au sérieux tant par de jeunes chercheurs que par plusieurs professeurs des Facultés des sciences et de médecine (BANGE, 2010). L'étude que nous venons d'esquisser nous montre comment ses vues théoriques ont orienté des travaux qui ont anticipé sur les recherches contemporaines relatives à la biodiversité. Ainsi, qu'il s'agisse de Magnin ou de Coutagne, nous les voyons soucieux de préciser ce qu'est la variabilité naturelle et d'en définir les limites, de rendre compte des interactions entre les espèces, de prendre en considération les adaptations aux conditions du milieu et de les expliquer en terme de sélection naturelle. Dans la conclusion de son tout dernier mémoire, Coutagne insiste sur le fait qu'il convient de mener de pair l'étude des variations morphologiques et la distribution géographique exacte : « Ces deux études ne doivent jamais être séparées », souligne-t-il, et il précise un peu plus loin : « En définitive, chaque espèce a une façon spéciale de réagir sous les influences des milieux, et par suite chaque espèce est limitée dans son extension, soit altitudinale, soit méridionale, par des facteurs spéciaux qui doivent être analysés chaque fois d'une façon spéciale. Cette analyse ne peut être faite que d'une façon sérieuse et que si l'on dispose au préalable de documents nombreux et très exacts sur la distribution actuelle des espèces considérées. » (COUTAGNE, 1928, p. 78).

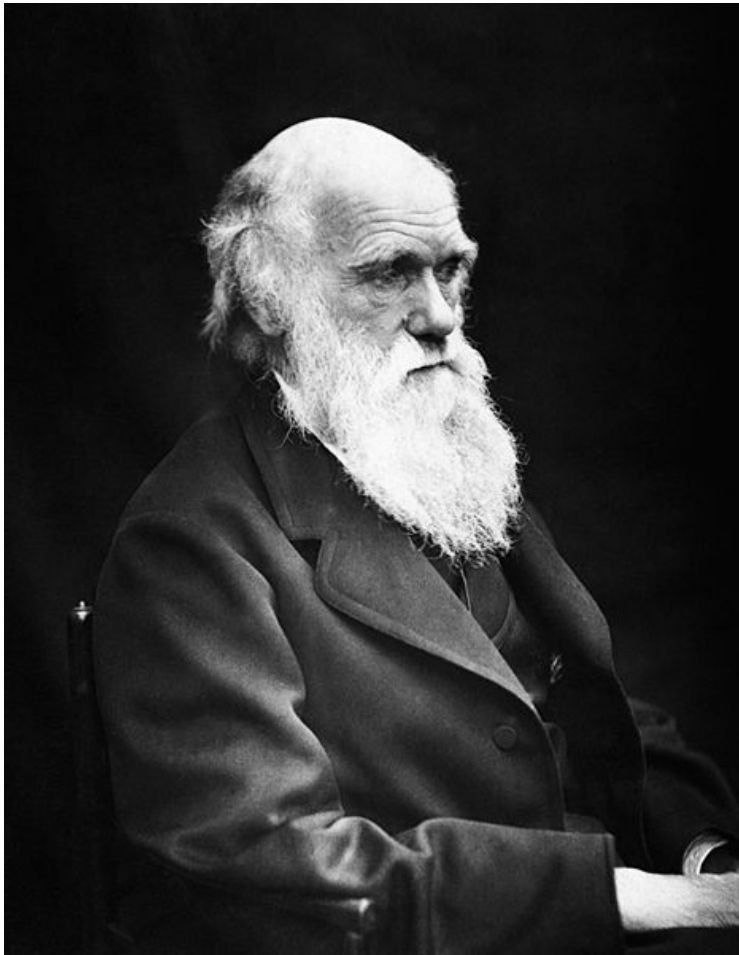
La leçon de Darwin a donc bien été entendue par les naturalistes lyonnais, et certaines de leurs remarques sur la biodiversité peuvent encore inspirer notre réflexion.

¹² Voir notamment CONRY, 1974 ; CORSI, 1985 ; MOLINA, 1996.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUDIBERT C. et VIVIEN F., 2007. – Georges Coutagne (1854-1928), biologiste : des Mollusques aux Vers à soie. *Cahiers scientifiques du Centre de conservation et d'étude des collections*, Musée des Confluences, Lyon, 13 : 11-71.
- BANGE C., 2010. – Darwin et sa théorie, vus par les naturalistes lyonnais. *Mém. Acad. Sci., B.-L. Arts Lyon*, 2009 [2010], 4^e série, 9 : 37-47.
- BEAUVERIE J., 1927. – *Dr Antoine Magnin, 15 février 1848-15 avril 1926*. Nemours, Impr. Nemourienne (extrait de *Rev. Gén. Bot.*, t. 39).
- BECQUEMONT D., 2009. – *Charles Darwin 1837-1839 ; aux sources d'une découverte*. Paris, Kimé.
- BOWLBY J., 1995. – *Ch. Darwin, une nouvelle biographie*. Traduit de l'anglais par P. E. Dauzat, Paris, PUF.
- BOWLER P. J., 1994. – *Darwin. L'homme et son influence*. Traduit de l'anglais par D. Becquemont et F. Grembert, Paris, Flammarion.
- BROWN J., 1995. – *Charles Darwin voyaging. A biography*. New York, Alfred A. Knopf.
- BURIAN R. M., 1995. – Coutagne, Delage and the reception of Weismann in France. *Bull. hist. épistém. Sci. Vie*, 2 (2) : 182-192.
- CARIOT A., SAINT-LAGER J. B., 1897. – *Botanique élémentaire, descriptive et usuelle*, tome 2. *Flore descriptive du bassin moyen du Rhône et de la Loire*. Lyon, E. Vitte.
- CHANCELLOR G., DI MAURO A., INGLE R. et KING G., 1988. – Charles Darwin's Beagle Collections in the Oxford University Museum. *Arch. Nat. Hist.*, 15 (2) : 197-231.
- CONRY Y., 1974. – *L'introduction du darwinisme en France au XIX^e siècle*. Paris, Vrin.
- CORSI P., 1985. – Recent studies on French reactions to Darwin. In D. Kohn, *The Darwinian Heritage*, Princeton, Princeton University Press : 698-711.
- COUTAGNE G., 1882. – De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce. *AFAS, C. R. 11^e session (La Rochelle)* : 540-551.
- COUTAGNE G., 1891-92. – Première note sur le polymorphisme des végétaux. *Ann. Soc. Bot. Lyon*, 18 : 163-174.
- COUTAGNE G., 1894-95. – Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. *Ann. Soc. Agric., Sci. Ind. Lyon*, 7^e série, 2 : 396-460 ; 3 : 290-452.
- COUTAGNE G., 1928. – La faune malacologique de la Tarentaise. *Ann. Soc. Linn. Lyon*, 74 : 7-79.
- DARWIN C., 1839. – *Journal of researches into the Geology and Natural History of the various countries visited during the Voyage of H. M. S. 'Beagle' round the World*. London.
- DARWIN C., 1859. – *On the Origin of species by means of natural selection*. London, Murray.
- DARWIN C., 1873. – *L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*. Traduction française par J.-J. Moulinié d'après les 5^e et 6^e éditions anglaises, Paris, Reinwald.
- GRENIER L., 1875-76. – Analyse de l'ouvrage de M. Ch. Darwin sur les plantes insectivores. *Ann. Soc. Bot. Lyon*, 1875-76, 4 : 96-114.
- HOOKE J. D. et JACKSON B. D., 1893-95. – *Index Kewensis : an Enumeration of Genera and species of Flowering Plants from the time of Linnaeus [...] compiled at the expense of the late C. R. Darwin...* Oxford, 2 vol.
- LOCARD A., 1880. – *Etudes sur les variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile du bassin du Rhône*. Lyon, Georg ; Paris, Baillière, 2 vol.
- MAGNIN A., 1874-75. – Sur l'hétérostylie chez les primulacées. *Ann. Soc. Bot. Lyon*, 3 : 65-67.
- MAGNIN A., 1876-77. – Revue bibliographique. Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal, par M. Ch. Darwin, 1 vol. in-8°, 500 p. Traduit de l'anglais par le Dr Heckel, professeur de botanique à la Faculté des sciences de Marseille. *Ann. Soc. Bot. Lyon*, 5 : 226-231.
- MAGNIN A., 1879. – *Recherches sur la géographie botanique du Lyonnais*. Paris, Baillière.
- MAGNIN A., 1881. – Bibliographie. Malacologie lyonnaise. Etudes sur les variations malacologiques [...] par Arnould Locard [...]. *Lyon sci. ind.*, 3 (6) : 193-200.
- MAGNIN A., 1886. – *La végétation de la région lyonnaise*. Lyon, Georg.
- MAGNIN A., 1904. – *La végétation des lacs du Jura*. Paris, Klincksieck.
- MOLINA G., 1996. – Darwinisme français. In P. Tort (éd.), *Dictionnaire du darwinisme*, Paris, PUF : 909-954.
- MOUTON-FONTENILLE, 1798. – *Tableau des Systèmes de Botanique généraux et particuliers [...] suivis de deux Mémoires, [...] le second renferme des Observations sur les différentes espèces de végétaux propres aux montagnes calcaires et granitiques des environs de Grenoble*, Lyon, chez l'Auteur, An VI de la République Française.
- OSPOVAT D., 1981. – *The development of Darwin's Theory*. Cambridge, Cambridge University Press.
- PORTER D. M. 1980. – Charles Darwin's plant collections from the voyage of the Beagle. *J. Soc. Bibliog. Nat. Hist.*, 9 (4) : 515-525.
- REYNAUD-BEAUVERIE M.-A., 1936. – *Le milieu et la vie en commun des plantes*. Paris, Lechevallier.

- SAINT-LAGER J. B., 1872 sq. – *Catalogue des plantes du bassin du Rhône*. Lyon, Société botanique de Lyon.
- SMITH K. G. V., 1987. – Darwin's Insects. Charles Darwin's entomological notes. *Bull. Brit. Mus. (N. H.), Hist. Ser.*, 14 (1) : 1-143.
- SULLOWAY F. J., 1982 a. – Darwin and his Finches: the evolution of a legend. *J. Hist. Biol.*, 15 (2) : 1-53.
- SULLOWAY F. J., 1982 b. – Darwin's conversion: the Beagle voyage and his aftermath. *J. Hist. Biol.*, 15 (3) : 325-396.
- VORZIMMER P. J., 1977. – The Darwin reading notebooks (1838-1860). *J. Hist. Biol.*, 10 (1) : 107-153.



Charles Darwin en 1869, par J. Cameron

15 €

ISSN 0366-1326 - n° d'inscription à
la C.P.P.A.P. 1114 G 85671
imprimé par l'Imprimerie Brailly
69564 Saint-Genis-Laval
n° d'imprimeur 2403
imprimé en France
Dépôt légal : Janvier 2011
Copyright 2010 SLL
ISBN 978-2-9531930-1-5
Tous droits réservés pour tous pays
sauf accord préalable

GRANDLYON
communication braille



9 782953 193015