

GEORGES COUTAGNE (1854-1928), BIOLOGISTE : DES MOLLUSQUES AUX VERS À SOIE

Cédric AUDIBERT¹ & Frédéric VIVIEN²

RÉSUMÉ

En 1871, Georges Coutagne, alors âgé de 17 ans, intégra la Société physiophile de Lyon et s'adonna pleinement aux Sciences naturelles. Ses études de polytechnicien achevées, il deviendra tour à tour ingénieur des poudres et salpêtres, agronome, exploitant viticole, chimiste, horticulteur... tandis que sa passion pour les Sciences naturelles l'amènera à étudier de nombreuses disciplines. La botanique, la malacologie, la sériciculture et la viticulture constitueront ses principaux domaines de recherche en biologie. Il s'en servira pour tenter de répondre aux grandes questions de biologie fondamentale qu'il se posait concernant l'évolution, l'hérédité et la notion d'espèce. Georges Coutagne fut l'un des premiers biologistes à réexpérimenter les lois de Mendel chez les Invertébrés et à combattre les excès du néolamarckisme. Sa très originale théorie des mnémons lui permettra une tentative de conciliation des idées weismanniennes, habituellement rejetées par la plupart des généticiens français de son époque, avec l'hérédité des caractères acquis. Dans l'environnement lyonnais de Locard et de Jordan, bien connus pour leur manière d'appréhender l'espèce, Georges Coutagne adopta un point de vue radicalement différent qui, en malacologie, devait conduire à l'abandon de la méthode locardienne.

Mots-clés : Georges Coutagne, malacologie, botanique, sériciculture, viticulture, polymorphisme, jordanisme, « Nouvelle École », notion d'espèce, biologie générale, génétique, mendélisme, néolamarckisme.

ABSTRACT

In 1871, Georges Coutagne, at the age of 17, joined the Société physiophile of Lyon and devoted himself to the natural sciences. After his studies at the École polytechnique, he was in turn powder and salpêtre engineer, vine-growing farmer, chemist, horticulturist, ... while his love for the natural sciences lead him to study many different subjects. Botany, malacology, sericulture, and viticulture were his main research fields in biology. He used them in his attempts to answer some of the big questions of fundamental biology regarding evolution, heredity, and the notion of species. Georges Coutagne was one of the first biologists to experiment Mendel Laws of Heredity on invertebrates, and to fight against the excess of neo-lamarckianism. His very original theory of *Mnémons* enabled him to try a reconciliation of Weismann's ideas, usually rejected by most of the French geneticists of his time, with the heredity of acquired traits. The most well-known figures in Lyon at the time were Locard and Jordan, both infamously known for their way of dealing with the notion of species. Georges Coutagne, however, adopted an opposite point of view which, in malacology, would put an end to Locard's method.

Keywords : Georges Coutagne, malacology, botany, sericulture, vine growing, polymorphism, Jordanism, "Nouvelle École", concept of species, general biology, genetics, Mendelism, Neolamarckism.

INTRODUCTION

Après avoir brièvement rappelé les grandes étapes de la vie professionnelle et scientifique de Georges Coutagne dans une biographie succincte, nous nous intéresserons à l'émergence de son intérêt pour les sciences naturelles et les divers domaines qu'il a explorés. La partie suivante sera consacrée à la malacologie et à sa rupture avec le concept d'espèce

soutenu par la « Nouvelle École ». La dernière partie présentera ses expérimentations sur les Vers à soie et les thèses qu'il a soutenues concernant les facteurs de l'hérédité, le mendélisme et l'origine des espèces.

Nous nous efforcerons tout au long de cette étude de comprendre la pensée de Georges Coutagne en retraversant avec lui les différentes disciplines qu'il a étudiées et les grandes questions qu'il s'est posées.

¹Muséum, Centre de Conservation et d'Étude des Collections, 13 A, rue Bancel 69007 LYON

²École Normale Supérieure de Lyon, Laboratoire de l'Informatique du Parallélisme, 46, allée d'Italie 69364 LYON

BIOGRAPHIE SUCCINCTE

Claudius Roux, bibliothécaire puis secrétaire général de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, prononçant l'oraison funèbre, le 22 août 1928, parlait de « son aîné et son maître » en termes élogieux : « Homme de science – homme de presque toutes les sciences, puisqu'il était ancien élève de l'École polytechnique, ingénieur des poudres et salpêtres, licencié ès sciences mathématiques, licencié ès sciences physiques et chimiques, docteur ès sciences naturelles, – il le fut pleinement, sans défaillance et sans bruit, hors de toute attache officielle [...] pendant presque soixante années, sans aucun répit jusqu'à ces derniers jours, car il est mort en pleine lucidité. » (ROUX, 1931). De la même manière, Henri Rigollot, président de l'Académie de Lyon, le proclamait « savant universel auquel rien n'était étranger » (RIGOLLOT, 1928). Georges Coutagne (Pl. 1) était, sans aucun doute, un authentique savant, respectable et respecté. Ancien élève de l'École Polytechnique (1874-1876), « exceptionnellement doué » (BEAUVÉRIE, 1931), il sera à la fois « mathématicien, chimiste, biologiste, naturaliste [...], agronome autant qu'ingénieur » (ROUX, 1931). Une biographie très complète a été réalisée par M. Jacques Tournier qui lui consacre 450 pages du tome II de *L'Arboretum* (TOURNIER, 2001).

Georges Coutagne naquit à Lyon le 20 septembre 1854.

Fils d'un médecin, il était le frère cadet d'Henry Coutagne³, le célèbre collaborateur d'Alexandre Lacassagne.

Sa jeunesse se passa à Lyon et durant plusieurs années, ses vacances se passèrent à Trémolin (Loire). C'est probablement dans les Monts-d'Or, tout près de Lyon, et dans la campagne à Trémolin, que son goût pour les choses de la nature émergea. Après son année de Rhétorique, il s'engagea, durant la Guerre franco-allemande de 1870, dans le Corps des Francs-Tireurs libres du Rhône et fut affecté à Dijon. Revenu à Lyon à l'issue de la guerre, en 1871, il se mit à l'étude des Sciences naturelles (géologie et botanique) qu'il découvrit pleinement au sein de la Société physiophile de Lyon. Il poursuivit ses études au Lycée Blaise Pascal, à Clermont (1873-1874), tout en effectuant des explorations géologiques et naturalistes autour de Clermont et de nouveau à Trémolin.

Reçu dans les premiers rangs de l'École normale supérieure qu'il ambitionnait, c'est cependant l'École Polytechnique qu'il intégrera en 1875, soucieux de pouvoir rapidement obtenir une situation

convenable qui lui permettrait d'épouser Adeline Million, aimée depuis de longues années.

Ses hautes études lui permirent d'acquérir un esprit scientifique d'une rigueur exemplaire qu'il gardera toute sa vie et qui se reconnaîtra aussi bien dans ses travaux que dans les importantes collections, qu'avec patience, il rassembla. Toutes ses expérimentations et recherches personnelles seront véritablement imprégnées de cette rigueur, tout comme le seront ses activités professionnelles.

De 1876 à 1878, il poursuivit ses études à Angoulême, en tant qu'élève-ingénieur à la Poudrerie de cette ville, puis entama sa carrière d'ingénieur des Poudres à la Poudrerie de Vonges (Côte-d'Or), tout en achevant une licence ès sciences physiques. Désormais nanti d'une situation plus confortable, il put épouser Adeline Million en 1879.

À peine furent-ils installés à Vonges et Georges Coutagne nommé sous-directeur de la Poudrerie, qu'il fut muté à la Poudrerie de Saint-Chamas (Bouches-du-Rhône) où il restera jusqu'en 1886. Il occupa une bonne partie de ses loisirs aux recherches malacologiques et rédigea sa première étude sur les mollusques du bassin du Rhône (COUTAGNE, 1881a) ainsi que ses premières recherches en taxinomie (COUTAGNE, 1884 ; 1886). On reconnaîtra l'ingénieur et le mathématicien dans plusieurs de ses travaux comme sa *Note sur l'emploi de cartes géologiques spéciales* (COUTAGNE, 1881b) ou *De l'influence de la température sur les végétaux* (COUTAGNE, 1882) où il modélisa la croissance des végétaux par des équations aux dérivées partielles.

En 1886, il acheta une grande propriété à Rousset dans les Bouches-du-Rhône, le domaine du Défends, où durant une douzaine d'années (de 1886 à 1898), devenu exploitant viticole, il réalisa nombre de ses travaux en Sciences naturelles. En viticulture, il s'intéressa aux hybrides porte-greffe, aux phénomènes de chlorose, à l'influence du calcaire sur les vignes ; en sériciculture, il sélectionna les Vers à soie en les hybridant dans le but d'obtenir des races améliorées, d'étudier les croisements et de prouver l'hérédité des caractères acquis ; enfin, il étudia de manière approfondie le polymorphisme des végétaux (COUTAGNE, 1893) et celui des mollusques (COUTAGNE, 1895b), ce qui l'amena à s'interroger sur la notion d'espèce à la fois chez les végétaux et les animaux. Ses *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France* (*idem*) constituent son œuvre principale.

Pour ses recherches en sériciculture, il créa une station séricicole au Défends et fut constamment en lien avec le Laboratoire de la Condition des Soies à Lyon, particulièrement entre 1891 et 1895.

³Henry Coutagne (1846-1895), médecin lyonnais. Il contribua à la création de la chaire de Médecine légale à Lyon, fut nommé chef des travaux de médecine légale de la Faculté et membre de l'Académie de Lyon. Rendu célèbre par ses travaux en criminologie et pour avoir été commis par le Juge d'Instruction au Tribunal de Lyon pour l'autopsie du Président Carnot, il publia également une œuvre considérable dans le domaine de l'histoire de la musique lyonnaise (lire TOURNIER, 2001).

Entre 1896 et 1899, Georges Coutagne intervint techniquement dans plusieurs missions, en Hongrie pour l'exploitation de mines d'or, en Tunisie pour des défrichements à la dynamite, en Russie pour le développement viticole et en Palestine pour des assèchements de marais.

En 1898, reconverti dans l'industrie de la houille blanche, alors en pleine expansion, il créa « la Volta lyonnaise », l'une des premières entreprises françaises d'électrochimie (CARRÉ, 1991) avec deux usines, à Moûtiers⁴ (Savoie) et à Pierre-Bénite (Rhône), marquant définitivement son « ancrage lyonnais » et son « enracinement alpin », après des années passées à Lyon, Vonges, Paris, Saint-Chamas, Rousset... (TOURNIER, 2001). C'est dans la région de Saint-Bon (Savoie) qu'il passa tous ses étés et étudia les mollusques de la Tarentaise (COUTAGNE, 1902a ; 1929), tandis qu'il administrait depuis Lyon ses installations d'électrochimie. À partir de l'énergie hydro-électrique, il produisit, en quantité industrielle, de l'acide chlorhydrique, de la soude et de la chaux avant de se lancer dans l'électrometallurgie avec la production de ferro-silicium et le transport de force à Lyon.

C'est en 1902 qu'il soutint sa thèse intitulée *Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie* (COUTAGNE, 1902b), signant l'aboutissement de ses expérimentations sur les Vers à soie concernant l'hérédité des caractères innés, tout en élaborant sa théorie des « mnémons » pour tenter d'expliquer les règles présidant à l'héritage des caractères dans la descendance. Cette thèse fut suivie d'une série de communications sur la génétique et l'origine du polymorphisme à l'Académie des Sciences (1903-1904). Georges Coutagne fut élu à l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon en 1909.

En 1915, il installa à Saint-Fons (Rhône) une usine d'explosifs, avec la production de binitrochlorobenzène, « qui rendit de grands services à la Défense nationale » (CHEVALLIER, 1929a), et qu'il transforma, à la fin de la guerre, en fabrique de produits chimiques et pharmaceutiques avec la création de la Société Lyonnaise des produits benzoïques. C'est la genèse des usines Coutagne qui, jusqu'en 1928, continueront à produire une trentaine de dérivés benzoïques, dont la béspirine (censée remplacer l'aspirine). Il déposa, par ailleurs, une quinzaine de brevets entre 1911 et 1914 principalement sur les procédés de fabrication et de décomposition du nitrure d'aluminium. Toutes les activités et recherches industrielles de Georges Coutagne ne peuvent être développées ici, mais nous pouvons retenir que ses recherches, aussi bien à Pomblière, à Saint-Fons, qu'à Pierre-Bénite, avaient pour objectif de mettre au point des procédés techniques nouveaux pour la synthèse de composés chimiques (binitrobenzène, acide sulfurique anhydre,

etc.), dont plusieurs n'avaient encore jamais été produits en France.

En 1917, il acheta une propriété à Saint-Genis-Laval qui lui servit de station horticole afin de poursuivre ses études sur les hybrides déjà entreprises au Défends et sur l'acclimatation des plantes tropicales. Il devint ainsi horticulteur à quelques kilomètres de Lyon. Les années suivantes, jusqu'à la fin de sa vie, resteront très liées à Lyon et à la Société linnéenne qu'il présida en 1925. Georges Coutagne effectuait néanmoins de très nombreux séjours au Défends et à Grimaud (Var) où, en 1924, il fonda une véritable station botanique, en collaboration avec Georges Couderc, montrant une fois encore son attachement à la région provençale. Cette station botanique avait pour but la culture de plantes calcifuges (plantes à parfum, espèces fourragères, etc.) qui faisaient l'objet de ses diverses recherches. Cette station devait également servir de comparaison avec le domaine du Défends en situation calcaire dans le cadre de ses recherches botaniques en acclimatation.

La parfumerie qu'il créa cette même année avec Georges Couderc (Société Vivax) n'eut qu'une vie très éphémère et fut le dernier projet qu'il réalisa. Sa mort, survenue le 18 août 1928, ne précéda que de quelques mois seulement celle de Georges Couderc (CHEVALLIER, 1929b).

Bilan d'une vie bien remplie

Comme nous le voyons, la diversité des activités de Georges Coutagne, tant sur le plan naturaliste que professionnel, – activités que nous n'avons d'ailleurs pas toutes énumérées –, est tout simplement stupéfiante. Nous citerons une phrase de M. Jacques Tournier : « il n'est pas inutile de narrer ce type d'activité [études viticoles en Ukraine] de Georges Coutagne en 1897, alors que nous le savons si occupé par ses propres problèmes viticoles et séricicoles, par la préparation de sa thèse de doctorat, par ses recherches en généalogie, son filon des Carpates, ses marais à assécher en Palestine, et sa Volta à mettre sur pied ! » (TOURNIER, 2001).

Il apparaît que la majeure partie de son activité s'est articulée autour de Lyon et de ses sociétés savantes, ainsi qu'autour de ses recherches en Provence dans son domaine du Défends, et dans les Alpes, en Tarentaise. Ses différents champs de recherche auront essentiellement pour objectif de répondre aux questions suivantes :

- en productivité économique (viticulture, sériciculture) : comment sélectionner et améliorer les races pour qu'elles produisent plus et de meilleure qualité ?

⁴L'usine de Pomblière, implantée dans la région de Moûtiers, a récemment fait l'objet d'un ouvrage qui en retrace l'histoire depuis sa création, en 1898, avec la Volta lyonnaise, jusqu'à aujourd'hui (GRINBERG, 1998).

- en biodiversité (malacologie, botanique) : comment délimiter le concept d'espèce au sein de groupes extrêmement polymorphes ? Ses études sur le polymorphisme des végétaux et des mollusques sont de première importance. Pour Bateson, l'étude sur le polymorphisme des mollusques ouvre la marche à suivre (MCOUAT, 2001).

- en biologie fondamentale (génétique) : les caractères acquis peuvent-ils être hérités ? Comment s'effectue l'hérédité des caractères ? Quels sont les facteurs à l'origine de la spéciation ?

Dans toutes ses activités, Georges Coutagne travaillait pour l'avancement des connaissances et des techniques et s'inscrivait dans les avancées les plus actuelles des domaines qu'il explorait. Il a toujours su saisir les occasions qui s'offraient à lui au cours de ses pérégrinations professionnelles. Comme le dit fort bien M. Jacques Tournier, « les tribulations de sa carrière lui ont toujours imposé les cadres où donner libre cours à ses hobbies » (TOURNIER, 2001 : 801) :

- la découverte des mollusques dulcicoles dans la Bèze, lorsqu'il était à la poudrerie de Vonges (Pl. 2a) ;

- celle des mollusques terrestres en Provence, lorsqu'il fut muté à Saint-Chamas (Pl. 2b) ;

- la sériciculture et la viticulture lorsqu'il s'installa au Défends, domaine planté de vignes, dont l'allée principale était bordée de mûriers (Pl. 3) et pourvu d'un bâtiment qui n'était autre qu'une ancienne magnanerie ;

- son retour à Lyon lui donnant l'occasion de découvrir l'horticulture alors en plein essor ;

- ses activités à Moûtiers lui offrant un cadre nouveau pour l'étude des mollusques (Pl. 4).

Nous observerons que ces changements en latitude et en altitude lui permirent d'étudier comparativement les faunes (influence de l'altitude chez les mollusques) et les phénomènes d'acclimatation, principalement chez les plantes, et à chaque fois d'agrandir le cercle de ses relations scientifiques ; Georges Coutagne était membre de nombreuses sociétés savantes et correspondait avec beaucoup de scientifiques de son époque. D'esprit indépendant, il effectua toutefois la plupart de ses recherches de manière entièrement autonome. La seule collaboration scientifique que

nous lui connaissons est celle qu'il eut avec son ami Georges Couderc, lors de la création de la station botanique de Grimaud (Pl. 5) et qui, exceptionnellement, ne fut pas liée à un cadre professionnel.

GEORGES COUTAGNE ET LES SCIENCES NATURELLES

La découverte des Sciences naturelles à la Société physiophile de Lyon

Les deux années qui suivirent l'engagement militaire lors de la guerre de 1870-71 de Georges Coutagne – qualifiées de sabbatiques par M. Jacques Tournier –, sont particulièrement importantes car c'est durant cette période que sa passion pour les sciences naturelles émergea véritablement. Dès sa libération, Georges Coutagne, âgé de 17 ans, rejoignit la Société physiophile où son nom apparaît dès le premier compte rendu de séance en avril 1871⁵. Cette Société avait été créée fin 1870 par Gabriel Roux⁶, Fernand de Montessus, Georges et Humbert Ducurtyl⁷ et Désiré Rhenter (TOURNIER, 2001 : 506), tous étudiants, mais sa véritable fondation fut ajournée du fait de la guerre et il est légitime de considérer que Georges Coutagne fut l'un des nouveaux membres-fondateurs de la Société physiophile telle que nous la connaissons à travers ses publications. En effet, nous pouvons lire dans les manuscrits et les annales⁸, le discours que prononça son Président, Gabriel Roux, et qui semblait marquer un véritable départ de la Société : « *La première idée de la Société physiophile, disait-il, est venu à ses membres fondateurs, dès l'année 1870 et ce sont les malheureux événements des derniers temps qui en ont retardé la fondation [...]* ». Georges Coutagne apparaîtra plus que présent au cours des séances qui suivirent et qui conduisirent progressivement à la mise en place des statuts de la Société⁹, son découpage en sections correspondant aux principales divisions des Sciences naturelles¹⁰, participant à la gestion des collections et à leur accroissement (en effectuant des dons variés notamment en fossiles), mettant à disposition des autres membres du matériel de laboratoire¹¹. Il occupera ses premières fonctions au

⁵La première séance générale de la Société physiophile inscrite au registre se tint le 30 avril 1871 cf. Registre de la Société linnéenne : Arch. SLL, Armoire 20, registre sans cote « Société Physiophile 1871 ».

⁶Gabriel Roux (1853-1914) fut membre de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon.

⁷Noté Ducurtyl dans l'ouvrage de Jacques Tournier.

⁸La Commission de rédaction était composée de Gabriel Roux, Georges Coutagne, Félix Chassignieux et Pierre Siméan.

⁹Séance du 14 mai 1871 : projet de règlement par G. Coutagne ; commission chargée d'élaborer un règlement composée de Gabriel Roux, Albert Peillon, Désiré Rhenter, Jean de Montessus, Georges Coutagne et Georges Ducurtyl ; séance du 24 juin 1871 : projet de règlement par G. Coutagne ; séance du 3 décembre 1871 : vote du règlement.

¹⁰Séance du 7 janvier 1872 : « *M. G. Coutagne lit et expose un projet de division de l'histoire naturelle en douze sections : les neuf premières attachées au règne animal, la dixième au règne végétal, la onzième au règne minéral et la douzième à l'histoire de ces trois règnes.* » in *Annales de la Société physiophile de Lyon* (séance du 7 janvier 1872)

¹¹Séance du 14 mai 1871.

sein de la Société en tant que Secrétaire¹², sera titulaire de l'Ichthyologie, des Crustacés et des Arachnides, la *Conchologie*¹³ étant dévolue à Georges Ducurtyl et la Géologie à Gabriel Roux. Plus tard, lors du nouveau découpage en sections de la Société proposé par Gabriel Roux, il s'inscrivit dans la *section 2 (Ostéozoaires)*, la *section 3 (Malacozoaires et Zoophytes)* qu'il partagea seul avec Georges Ducurtyl et la *section 6 (Géologie, Minéralogie, Paléontologie)*¹⁴. Lors de la parution en 1872 du premier volume des *Annales de la Société physiophile de Lyon*, il était officiellement inscrit dans la section Géologie... C'est bien, comme nous l'explique M^{me} Marie-Jeanne Coutagne (*in* TOURNIER, 2001 : 510), à partir de cette discipline dans laquelle il s'était spécialisé qu'il rayonna vers les autres disciplines naturalistes, en particulier la botanique. Ainsi ses excursions géologiques à Saint-Fonds et à Saint-Romain-au-Mont d'Or lui permirent de découvrir des espèces de fougères rares et peu connues dans la région lyonnaise, *Scolopendrium officinale* et *Asplenium halleri* (COUTAGNE, 1873a), la deuxième espèce n'ayant même jamais été signalée des Monts-d'Or, montrant ainsi tout le flair du jeune naturaliste (comm. pers. de M. Bange).

Ainsi, ces premières années étaient-elles marquées par un désir de tout découvrir et de tout connaître. À travers la trentaine de communications et conférences qu'il fit tout particulièrement de janvier 1873 jusqu'à son départ pour Clermont-Ferrand en octobre 1873¹⁵, apparaissaient des sujets qui devaient, plus tard, devenir les axes privilégiés de ses recherches comme la classification, l'hérédité ou le darwinisme.

La plupart des physiophiles étaient intéressés par le darwinisme et, comme nous l'a rappelé M. Christian Bange, ils formèrent avec Antoine Magnin¹⁶ un projet de « Société darwinienne » – sans doute par opposition à la Société linnéenne – qui devait aboutir à la création de la Société botanique de Lyon, à laquelle Georges Coutagne participa en tant que membre-fondateur. La découverte de Darwin (Georges Coutagne fit l'analyse d'un de ses ouvrages), avec la sélection naturelle, la fécondation des orchidées et l'hétérostylie, imprégnera tout particulièrement l'esprit de Georges Coutagne dans ses travaux ultérieurs.

On peut considérer que la géologie le porta *naturellement* à s'intéresser aux espèces (surtout botaniques), le conduisant tout aussi *naturellement* – pour un esprit aussi curieux que celui de Georges Coutagne – aux questions de l'évolutionnisme et du polymorphisme. Ajoutons que le climat et l'esprit de découverte qu'entretenait Gabriel Roux et ses condisciples physiophiles, était tout à fait propice à faire émerger chez le jeune Coutagne sa vocation tout à la fois de naturaliste éclectique, de biologiste et d'expérimentateur.

C'est encore au cours de ces années que Georges Coutagne acquit sa véritable indépendance d'esprit, « *cette volonté d'apparaître comme solitaire [...] et de se démarquer des autres sociétés savantes* » tout en restant au fait de l'actualité scientifique la plus récente (Marie-Jeanne Coutagne, *in* TOURNIER, *ibidem*). C'est en parfait solitaire qu'il suivra les traces de l'abbé Ducrost à quelques mois de distance, faisant du jeune Coutagne un pionnier modeste et parfaitement méconnu des recherches préhistoriques à Solutré¹⁷.

La botanique

C'est au contact d'autres botanistes, comme Pierre Siméan, que naquit chez Georges Coutagne l'attrait particulier pour la botanique (lire ses communications) : l'une des toutes premières concernait la symétrie chez les plantes et proposait une classification basée sur la symétrie observée dans les différentes parties végétales, tout en expliquant que c'était déjà là le choix effectué pour les grandes divisions de la classification en *monocotylédones*, *dicotylédones* et *acotylédones* (COUTAGNE, 1872). Plus tard, Gabriel Roux fera une conférence, en présence de Georges Coutagne, montrant qu'une telle classification était à éviter.

Georges Coutagne explorait les Monts-d'Or et fit, comme signalé plus haut, des découvertes floristiques tout-à-fait intéressantes pour la connaissance de la flore locale. Il poursuivit son exploration de la botanique à travers une étude de la fécondation des orchidées pour laquelle il entrepris le comptage des fleurs dont les pollinies avaient été enlevées par les insectes, de deux populations d'*Orchis laxiflora* qu'il compara (COUTAGNE, 1873b). On peut

¹²Du 3 décembre 1871 au 18 janvier 1873. Il occupa cette fonction pour la première fois, probablement en l'absence d'Albert Peillon, secrétaire, lors de la séance du 5 juillet 1871 et fut nommé officiellement en la séance du 3 décembre 1871 à 5 voix contre 4 (contre Georges Ducurtyl). Il fut réélu dans la séance du 18 janvier 1873 à 6 voix contre 4 (contre Désiré Rhenster) mais donnera sa démission immédiatement après, « *n'étant pas sûr de rester à Lyon jusqu'à la fin de l'année* » (séance du 18 janvier 1873).

¹³Ancien terme pour la conchyliologie (Séance du 17 mai 1871).

¹⁴Les autres divisions étaient : section 1 : Anatomie, Physiologie ; section 3 : Entomozoaires (Annelés) et section 5 : Botanique (Séance du 7 janvier 1872).

¹⁵En effet, la Société physiophile de Lyon (re)formée un an auparavant connu à nouveau une période d'inactivité entre fin juillet 1872 et la mi-janvier 1873 ; le président Gabriel Roux donna une nouvelle impulsion. À partir de cette date, Georges Coutagne présentera à la Société des communications régulières en Sciences naturelles.

¹⁶Antoine Magnin (1848-1926), botaniste, fondateur de la Société botanique de Lyon.

¹⁷Séances du 26 février et du 5 mars 1873.

s'aventurer à dire qu'il s'agit de sa toute première étude quantitative. Il conserva la même méthodologie (comparaison et comptages « massifs » pour des résultats mathématiquement significatifs) dans beaucoup de ses études ultérieures (Vers à soie, Mollusques, Lupins, etc.) et fera de l'expérimentation une garante de l'explication ; c'est ce que nous indique Georges Coutagne dans ses rapports, ses articles et ses communications comme la *Sélection des caractères fluctuants* (COUTAGNE, 1925). Dès la deuxième ligne de sa thèse (COUTAGNE, 1902b), il expliquait qu'« on [était] dans la nécessité d'étudier comparativement un grand nombre d'individus [...] », expression mise en italique par Georges Coutagne comme pour en souligner toute l'importance. Dans son étude sur le polymorphisme des mollusques de France, et toujours en italique, il énonçait clairement dès le premier chapitre : « La méthode que j'ai suivie est donc fort simple, et peut se résumer en quelques mots : récolter, pour chaque espèce, le plus grand nombre possible d'échantillons provenant du plus grand nombre possible de stations différentes ; comparer entre eux tous ces individus, et chercher les lois des variations qu'ils présentent. » (COUTAGNE, 1895b : 7).

Rapidement, il intégra la Société botanique de Lyon, puis la Société d'Agriculture, d'Histoire naturelle et des Arts utiles de Lyon, ce qui lui donna l'occasion de côtoyer de grands botanistes lyonnais, Antoine Magnin et Jean-Baptiste Saint-Lager¹⁸. Mais c'est surtout Alexis Jordan¹⁹, son « illustre devancier et confrère » (ROUX, 1931) qui marqua l'esprit de Georges Coutagne. Celui-ci ne rencontra probablement jamais Jordan mais l'importance du jordanisme à Lyon, à la Société botanique comme à la Société linnéenne, ne manqua pas d'influencer Georges Coutagne dans ses réflexions sur le concept d'espèce. C'est en référence à Jordan qu'il désigna les espèces de celui-ci sous le vocable de « jordanies » par opposition aux « linnéies », termes repris de LOTSY²⁰ (1916 : 27).

Il découvrit l'hétérostylie chez *Narcissus juncifolius* et *N. poeticus*, non encore signalée dans la famille des Liliacées (COUTAGNE, 1893 ; BEAUVÉRIE, 1931).

Parmi les nombreuses branches de la botanique qu'il étudia, l'acclimatation des plantes l'intéressa au plus haut point : sur un plan théorique pour étayer ses recherches sur l'hérédité des caractères innés et sur un plan pratique parce qu'il cherchait à

introduire des plantes susceptibles de couvrir les sous-bois de pins de la Provence siliceuse afin de les rendre moins combustibles. Il hybrida et sélectionna les Lupins les mieux adaptés à cette région et profita de l'occasion pour proposer une nouvelle taxinomie de ce groupe. Cette étude des Lupins, avant tout fondée sur la biogéographie, englobait toutes les espèces méditerranéennes, chacune étant définie comme une *linnée*, une *jordanie*, une *endémie*, ou une *mendélie* (BEAUVÉRIE, 1931). Georges Coutagne souhaitait aller plus loin dans la connaissance systématique, là où de nombreux botanistes ne tentaient pas de comprendre le polymorphisme, mais collectionnaient les noms. Si, par le passé, il fut en profond désaccord avec Jordan, surtout par la récupération hypervariétiste qui fut opérée en malacologie et en entomologie, Georges Coutagne resta très admiratif des expérimentations d'Alexis Jordan. Il reconnut finalement que la notion d'espèce devait être plus compliquée en botanique qu'en zoologie, cette complication justifiant l'existence des jordanies (« espèces affines » ou « jordanons »), définies comme des formes jugées distinctes entre elles, sur lesquelles la stabilité des caractères dans la descendance était expérimentalement vérifiée. Georges Coutagne considérait toutefois que tous les caractères étaient plus ou moins héréditaires et donc que l'hérédité pourrait toujours être étudiée de manière expérimentale (COUTAGNE, 1895b : 209). Les jordanies avaient une réalité biologique pour Georges Coutagne, à la différence de beaucoup de formes décrites chez les mollusques comme nous l'étudierons plus loin.

Se référant à SAINT-LAGER (1880), Georges Coutagne trouvait nécessaire de réformer complètement la nomenclature botanique (et zoologique), rejetant la nomenclature polynomiale²¹ (variétés et sous-variétés) qui supposait une connaissance parfaite des relations existant entre les espèces, les sous-espèces, les variétés pour assujettir les unes aux autres de manière objective, ce qui était rarement le cas : « les rapports réels de parenté, que doit exprimer la systématique, sont dans certains cas à peu près impossibles à deviner encore, vu le peu de connaissances précises que nous avons pour nous guider dans la recherche du sens de l'évolution » (COUTAGNE, 1923). La genèse des espèces et les questions d'hérédité restaient une préoccupation majeure de Georges Coutagne qu'il étudia le plus souvent de manière conjointe à partir de cas botaniques et zoologiques.

¹⁸Jean-Baptiste Saint-Lager (1825-1912), botaniste connu pour ses travaux portant sur la nomenclature, la floristique et l'histoire des sciences, et surtout sur l'influence de la composition chimique du sol sur la distribution des végétaux.

¹⁹Alexis Jordan (1814-1897), botaniste lyonnais.

²⁰Johannes Paulus Lotz (1867-1931), botaniste hollandais.

²¹Georges Coutagne utilisait une nomenclature binominale pour tous les taxons ; espèces, sous-espèces, variétés, sous-variétés étaient toutes mises au même niveau comme épithète du genre.

L'étude de son œuvre botanique aurait pu faire l'objet d'un article approfondi, notamment en ce qui concerne l'horticulture, l'amélioration et l'acclimatation des plantes, objets privilégiés des recherches de Georges Coutagne durant de nombreuses années, mais également en ce qui concerne les jordanies et la notion d'espèce en botanique avec les problèmes d'hérédité. « À ce titre, notre Ville, avec Alexis Jordan et Georges Coutagne, tient dans l'étude de cette question éminente de l'hérédité une place de premier rang, la place des précurseurs. Nous ne savons pas assez, nous Lyonnais, quelle est l'importance de l'œuvre d'un Alexis Jordan et d'un Georges Coutagne ; ce dernier ayant reçu du maître une profonde empreinte au cours de relations entretenues dans sa jeunesse²². » (BEAUVÉRIE, 1931).

La viticulture

C'est en 1886 que Georges Coutagne, nouvellement installé au Défends, devint viticulteur. Le Défends, situé en terrain calcaire, n'était pas propice à la culture de la vigne, et Georges Coutagne tenta d'en comprendre les raisons. Il étudia les sols et observa que le dépérissement des vignes était en corrélation directe avec le taux de calcaire (COUTAGNE, 1892b). Il rechercha, à défaut d'en pouvoir comprendre les mécanismes physico-chimiques, les moyens de lutter contre l'empoisonnement calcaire, souvent aggravé par les actions de chaulage utilisées dans le traitement antiphyllloxérique et la chlorose subséquente. Outre ce problème lié au calcaire, Georges Coutagne fut confronté, comme beaucoup de viticulteurs, au problème phylloxérique, en terrain jugé très phylloxérant (COUTAGNE, 1897d). Après avoir expérimenté durant sept années avec différents hybrides, il calcula pour chacun d'eux un « coefficient de résistance phylloxérique » permettant à chacun de se faire une idée de ces hybrides (*idem*). Il s'intéressa surtout aux porte-greffes américains, naturellement résistants au Phylloxéra, ce qui le conduisit à choisir les hybrides les plus résistants au calcaire, afin d'éviter les problèmes chlorotiques. Il fut, avec Georges Couderc²³, l'un des premiers à « préconiser l'emploi des Hybrides américains » (CHEVALLIER, 1929a).

Georges Coutagne, qu'une amitié liait à Georges Couderc depuis l'enfance, fut finalement amené à travailler, de manière indépendante, sur tous les thèmes de la viticulture traités par ce dernier

(Phylloxéra, vignes « calcifuges », porte-greffes, hybrides...).

Ses travaux viticoles vinrent en complément de ses recherches en sériciculture et en botanique concernant l'hérédité et la sélection des races.

La sériciculture

La tradition que Lyon entretenait pour la soie et son importance dans l'industrie de la seconde moitié du XIX^e siècle incita sans doute Georges Coutagne, lui-même lyonnais, à s'investir dans le domaine de la sériciculture, en proie à la pébrine, la flacherie et autres maladies. De même que les problèmes rencontrés en viticulture (Phylloxéra et chlorose notamment) suscitèrent des recherches particulières dans ce domaine, les problèmes rencontrés avec l'éducation des Vers à soie furent l'occasion pour Georges Coutagne d'effectuer des études au profit de l'industrie soyeuse. Il réalisa une mission de première importance concernant un insecte parasite nouveau, *Diaspis pentagona*, qui menaçait les activités séricicoles françaises. Georges Coutagne alla étudier l'insecte par deux fois en Italie et lui dédia un volumineux mémoire (COUTAGNE, 1892a). De manière générale, les problèmes rencontrés avec les Vers à soie (conditions d'éducation et facteurs limitants) suscitèrent ses recherches en amélioration des races par les croisements.

Parallèlement à ses recherches viticoles, il réalisa ses expérimentations sur les Vers à soie au Défends, véritable « station séricicole » (Photos 1 et 2), entre 1888 et 1897 à raison de deux mois par an. L'ancienne magnanerie du Défends, aménagée par Georges Coutagne, faisait 22 mètres de longueur. Un système de claies confectionnées en cannes d'1 mètre de longueur et qui, superposables (Photo 3), permettait une éducation des Vers à soie, sans prendre le risque de mélanger les lots. Afin de mesurer la richesse soyeuse, les cocons étaient pesés grâce à une balance spécialement conçue à cette occasion (Photo 4), réalisée avec l'aide de Trenta, constructeur lyonnais d'instruments de précision et fabriquée à Paris par Collot (COUTAGNE, 1902b)²⁴.

Georges Coutagne parvint, en hybridant et en sélectionnant soigneusement les vers de la race « Jaune Défends », à une amélioration de rendement de 20 % sur les six premières années (COUTAGNE, 1895c). Une grande partie des résultats obtenus fut publiée dans le *Bulletin du Laboratoire d'Études de la*

²²Comme nous l'a fait très justement remarquer M. Bange, il est bien peu probable que Georges Coutagne ait pu connaître Alexis Jordan. Celui-ci ne fréquentait plus du tout les sociétés savantes lyonnaises depuis la mort de son ami et collaborateur Pierre-Jules Fourreau pendant la guerre de 1870, alors que Georges Coutagne intégrait sa première société savante en 1871.

²³Georges Couderc (1850-1928), horticulteur français né à Aubenas (Ardèche). Il intégra l'École Polytechnique, tout comme Georges Coutagne, alors qu'il se destinait à l'École normale supérieure. Il consacra sa vie à l'hybridation des Rosiers et surtout des Vignes qui lui permit de découvrir des porte-greffes résistants au Phylloxéra, puis au Mildiou (Chevallier, 1929a).

²⁴A. Collot est l'inventeur de la première balance en aluminium, et sans doute du premier objet manufacturé en aluminium. Georges Coutagne indique L. Collot, sans doute par confusion avec Louis Collot, géologue avec qui il a aussi correspondu.



Photo 1-2 : Vue des deux grandes salles où ont été élevés de 1888 à 1898 tous les lots de vers à soie
Sur la photo 2 : "vue de 47 des 117 lots étudiés en 1896".
(photo Coll. familiale J. Coutagne - photo 2 reproduite dans la thèse de Georges Coutagne (1902) : planche II)

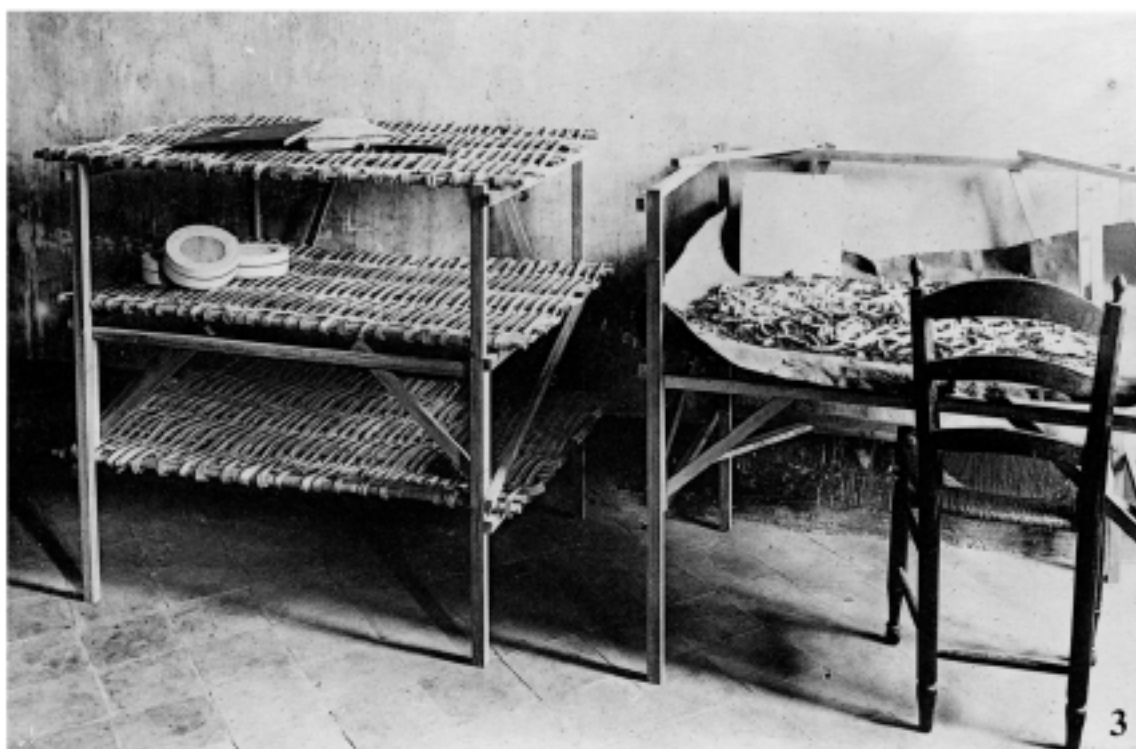


Photo 3 : " Matériel pour les éducations de vers à soie par lots rigoureusement isolés ; supports légers pour lots couvrant une, deux, ou trois canisses. Sur l'un des rapports se trouve le lot DO' de 1896. "
(Extrait de la thèse de Georges Coutagne (1902) : planche I)

Photo 4 : " Matériel pour la sélection des cocons les plus riches en soie : balance de Bergame pour séparer les sexes, casiers pour 20 cocons, balances spéciales pour peser rapidement les cocons et les coques, jetons pour inscrire les poids des cocons et des coques, barème pour calculer les richesses en soie, etc. "
(photo Coll. familiale J. Coutagne - reproduite dans la thèse de Georges Coutagne (1902) : planche III)

Soie à Lyon avec lequel Georges Coutagne entretenait des rapports étroits. Il poursuivit encore ses expériences durant quelques années, avant d'intégrer une synthèse des résultats dans ses *Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie* (COUTAGNE, 1902). Cette thèse aborde des problématiques beaucoup plus générales qui feront l'objet de la dernière partie.

La malacologie

L'attrait particulier des mollusques chez Georges Coutagne émergea avec la géologie, plus précisément avec la paléontologie, discipline souvent liée à la conchyliologie. Son ami Georges Ducurtyl, de la Société physiophile, s'occupait déjà de mollusques et rendait compte, à travers de courtes communications, de travaux comme les « Anodontes et Cyclades » (DUCURTYL, 1873), sujet que Georges Coutagne reprendra un peu plus tard (COUTAGNE, 1874).

Ses travaux malacologiques sont restés peu nombreux au regard des très prolifiques Bourguignat²⁵ (115 titres) et Locard²⁶ (177 titres) mais brillent par leur qualité et leur rigueur scientifique.

À côté de la problématique du polymorphisme des espèces, que nous étudierons avec plus amples détails, Georges Coutagne s'intéressa à la systématique des espèces comme dans sa *révision sommaire du genre Moitessieria* (COUTAGNE, 1884), à la répartition géographique des espèces (COUTAGNE, 1881a ; 1902a ; 1908b) et à l'effet altitudinal. Ses études lui permirent d'étayer ses idées sur la biogéographie des espèces, sur les aires fragmentées de certaines espèces (COUTAGNE, 1908a) et sur la découverte et l'extension d'espèces introduites comme *Helix obvia* (COUTAGNE, 1929 : 64-67).

Georges Coutagne ouvrit un nouvel aspect de la malacologie en faisant une approche zoocénétique (COUTAGNE, 1881), approche qu'on mettra en parallèle avec un ouvrage de Locard, écrit la même année, et qui présentait 21 faunules correspondant à 21 types d'habitats (LOCARD, 1881). Georges Coutagne défendait l'importance des inventaires régionaux : « On ne saurait trop encourager ces modestes travaux [flores ou faunes locales], qui constituent, lorsqu'ils sont consciencieusement faits, de précieux matériaux pour la géographie botanique ou la géographie zoologique [...] » (COUTAGNE, 1891b) ; tandis qu'il fustigera Locard de n'avoir « presque jamais récolté lui-même, et qui ne s'intéressait pas aux questions de géographie biologique » (COUTAGNE, 1908b).

Il faut donc comprendre que les recherches malacologiques de Georges Coutagne, loin de s'arrêter à la seule connaissance systématique, auquel il

participera activement (*Clausilia*, *Moitessieria*, *Unionoidea*) s'intégraient toujours dans un cadre plus vaste de biogéographie ou, comme nous le verrons plus loin, de biologie fondamentale ; ceci, dans un contexte de multiplication des espèces, particulièrement développé à Lyon, avec le jordanisme en botanique et le « locardisme²⁷ » en malacologie. Georges Coutagne rejoignit initialement cette « Nouvelle École », avant d'en être l'un des plus farouches opposants (voir la partie suivante).

Dans un premier temps, Georges Coutagne publia donc ses travaux de concert avec Bourguignat et Locard. Tandis qu'il publiait en 1881 ses *Notes sur la Faune malacologique de la partie centrale du Bassin du Rhône* (COUTAGNE, 1881), Arnould Locard faisait paraître ses *Études sur les Variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile de la partie centrale du bassin du Rhône* (LOCARD, 1881), sans que l'on sache comment ces auteurs s'influençaient l'un l'autre. Beaucoup des espèces nouvelles décrites par Georges Coutagne furent directement publiées dans les ouvrages de Bourguignat et de Locard alors que, progressivement, il exprimera des désaccords de plus en plus profonds avec les vues très personnelles des maîtres de la « Nouvelle École », pour aboutir, finalement, à une nouvelle définition de l'espèce.

LES MOLLUSQUES : LE POLYMORPHISME ET LA NOTION D'ESPÈCE

L'environnement lyonnais : du jordanisme au locardisme

Le botaniste lyonnais Alexis Jordan est bien connu pour avoir largement développé la méthode dite *analytique* (BANGE, 1997 ; 2000 : 61) ; celle-ci considérait comme espèce distincte toute forme présentant des caractères parfois imperceptibles mais constants et persistant dans la descendance. Alexis Jordan était fixiste et s'opposait donc à une vision transformiste des espèces ; il lui fallait montrer que la variabilité observée était le fait de l'existence de nombreuses « espèces critiques », aux caractères souvent très subtils. Cette méthode, fondée sur l'expérimentation par une mise en culture des plantes et l'observation de celles-ci sur plusieurs générations, suscita de vives réactions par le nombre de taxons qu'elle engendra. « Dieu créa les plantes le troisième jour ; Alexis Jordan, lui, crée tous les jours... » (DULAC, 1886). Les dérives d'une telle méthode furent inévitables ; NÆGELI et PETER (1885) dans leur monographie des *Hieracium* découpèrent, non sans méthodologie, le

²⁵Jules-René Bourguignat (1829-1892), malacologiste et botaniste, né à Brienne-Napoléon (Aude).

²⁶Arnould Locard (1841-1904), naturaliste, malacologiste et géologue français, né à Lyon.

²⁷On parle également de « bourguignatisme », en référence à J.-R. Bourguignat.

sous-genre *Pilosella* en 3 000 espèces, ce qui aurait porté à plus de 12 000 le nombre de *Hieracium* total s'il avait fallu appliquer cette méthode aux autres sous-genres ! Arvet-Touvet accueillit fort mal ce travail : « c'est une œuvre de secte entreprise bien plutôt pour étayer un système et servir de base aux opinions d'une école, que pour élucider un genre. » (ARVET-TOUVET, 1886). Cette assertion s'applique avec encore plus de légitimité à la très dogmatique « Nouvelle École » de Bourguignat, que nous allons maintenant étudier.

Après les travaux de Draparnaud²⁸, de l'abbé Dupuy²⁹ et de Moquin-Tandon³⁰ de la première moitié du XIX^e siècle, la malacologie continentale française prit un nouveau tournant avec Jules-René Bourguignat qui fonda une « Nouvelle École » par opposition à la malacologie devenue classique et dont il jugeait les conceptions désuètes. Les grandes espèces linnéennes ou draparnaldiennes n'étaient plus satisfaisantes pour rendre compte de la multiplicité des *formes* rencontrées.

La « Nouvelle École » fut révélée à travers la Société Malacologique de France, fondée en 1884 sous l'égide de Jules-René Bourguignat, secrétaire général à vie, et dont l'unique objectif était de promouvoir ses méthodes. On lira par exemple l'introduction aux *Bulletins de la Société malacologique de France* intitulée : *Aux malacologistes*, ainsi que l'article qui le suit : *De la valeur des caractères spécifiques en malacologie* (LOCARD, 1884). Bourguignat et ses adeptes faisaient de la « Malacologie », tandis que les autres n'étaient que de simples conchyliologues (CARRÉ, 1991 : 13). La *revue biographique de la Société malacologique de France* en est un autre exemple éloquent : d'imposantes (auto)biographies des membres de la Société trouvaient leur place aux côtés de celles de Draparnaud et de Lamarck. Ces biographies furent toutes rédigées par Georges Servain ou par Bourguignat, ce dernier n'hésitant pas à user de pseudonymes. M. Peter Dance écrivit un long article sur cette « Nouvelle École » dont le titre est très évocateur : « *Le Fanatisme du Nobis* » : *a study of J. R. Bourguignat and the « Nouvelle École »* (DANCE, 1970). Arnould Locard, malacologiste lyonnais et disciple de Bourguignat, fut directement inspiré par Alexis Jordan. Son importance dans la propagation des principes de la « Nouvelle École » fut considérable.

Selon la méthode de la « Nouvelle École », trois caractères légèrement différents suffisaient à justifier la création d'une nouvelle espèce. Cette démarche appuyée par des considérations (néo)lamarckiennes et positivistes conduira ces auteurs à créer une multitude

d'appellations spécifiques. Ainsi Locard martèlera plus que jamais que *le milieu fait l'espèce* ; il le clamait et le répétait dans beaucoup de ses ouvrages : « Cette influence des milieux sur les êtres peut être considérable » (LOCARD, 1892 : 9) ; « De la nature du milieu dépendra la nature de l'Espèce » (*ibidem* : 122). Bourguignat de la même manière proclamait que : « l'espèce est relative, sous la double influence du temps et des milieux » (BOURGUIGNAT, 1881). Ces auteurs, et plus particulièrement Locard, s'intégraient de manière opportuniste dans les courants philosophiques les plus porteurs. Ils énonçaient longuement ce qu'ils considéraient comme des lois universelles : lois des enchaînements, lois des causes, lois des espèces ou encore loi des corrélations des espèces avec leur milieu. C'est ainsi que la pensée positiviste, et notamment dans la recherche des causes et des corrélations, mais surtout en ce qu'elle permettait de justifier leur démarche taxinomique, était particulièrement développée chez eux. Leur méthode, présentée comme un parangon de science et de cohérence, était fondée sur des définitions et des règles claires et logiques qui masquaient en fait une grande subjectivité.

Si nous étudions de près leur définition de l'espèce, à savoir : « considérer l'Espèce malacologique [de Bourguignat] comme une chose abstraite, et élever, néanmoins, au niveau spécifique, pour le besoin zoologique, toute forme caractérisée par trois signes distinctifs, nets et constants » (SERVAIN, 1885), nous savons, qu'en réalité, la manière de choisir ces trois caractères différentiels était très subjective et les caractères tenus et peu distinctifs : il s'agissait le plus souvent de « galbe », de « tailles » plus ou moins grandes, de forme générale, etc. ; les intermédiaires étaient systématiquement supprimés, sauf s'ils pouvaient être reconnus suffisamment distincts pour être décrits ; les schémas forcés pour accroître la *crédibilité* du caractère ; les descriptions rendues longues et confuses, inaccessibles au profane de par leur subtilité : « seul comptait en définitive le "coup d'œil" du Malacologue » (CARRÉ, 1991 : 13). C'est tout ce qui différenciait l'espèce jordanienne, qui avait une définition plus objective et s'appuyait sur le résultat d'expériences, de l'espèce locardienne qui correspondait davantage à une impression personnelle, comme nous le verrons plus loin en détail. C'est donc en apparence seulement que la « Nouvelle École » de Bourguignat et Locard semblait si proche de « l'École Analytique » révélée par Jordan. Locard ne parlait-il d'ailleurs pas de « méthode analytique à la connaissance de notre faune » pour décrire celle qu'il utilisait pour nommer les espèces ? (LOCARD, 1892 : 6).

²⁸Jacques Philippe Raymond Draparnaud (1773-1833), naturaliste, malacologiste et botaniste montpelliérain.

²⁹Abbé Dominique Dupuy (1812-1885), botaniste et malacologiste né dans le Gers.

³⁰Horace Bénédicte Alfred Moquin-Tandon (1804-1863), médecin, zoologiste et botaniste montpelliérain.

Si le concept d'espèce de Linné, trop large, ne convenait pas à Jordan, tous deux cherchaient à distinguer les espèces créées originellement par Dieu³¹. En revanche, Bourguignat et Locard, également opposés aux types linnéens et draparnaldiques auxquels il aurait été dommage de s'en tenir, élevaient au rang d'espèce la moindre variation, sans préoccupation aucune de la stabilité des caractères dans la descendance ou la possibilité de cohabitation de dizaines de formes très proches dans un même lieu. Quoi qu'il en soit, ces « écoles » ont donné lieu à une frénésie descriptive qui produisit des milliers de noms inutiles. Jordan décrit quelque 1685 espèces, Bourguignat plus de 2450 espèces (et 112 nouveaux genres) dont l'immense majorité ne sont que des variétés, sans compter tous les naturalistes qui ont, chacun dans leur discipline, suivi leurs pas.

Un détachement progressif vis-à-vis de la « Nouvelle École »

On peut aisément supposer que l'environnement lyonnais, avec ceux qui furent ses maîtres, Alexis Jordan (en botanique) et Arnould Locard (en malacologie), incita Georges Coutagne à entreprendre des recherches sur le polymorphisme.

Si l'on repositionne ses œuvres avec celles de ses contemporains et qu'on étudie l'évolution de la pensée de Georges Coutagne, nous remarquons dans un premier temps qu'il suivit complètement la démarche des chantres de la « Nouvelle École ». Georges Coutagne est « passé par l'école des multiplicateurs d'espèces, il a fréquenté les plus célèbres parmi les pulvérisateurs de caractères » (DOLLFUS, 1896). Georges Coutagne avoua avoir « suivi systématiquement la méthode de Bourguignat, parce que c'est à vrai dire le meilleur moyen d'analyser minutieusement et consciencieusement le polymorphisme » (COUTAGNE, 1895b : 56, cité in CARRÉ, 1991 : 16) ; il fut l'un des membres fondateurs de cette fameuse Société Malacologique de France dont nous avons parlé plus haut et il décrit des espèces dont beaucoup furent publiées dans les travaux de Locard et de Bourguignat.

Mais progressivement les doutes s'installèrent. Georges Coutagne fut de plus en plus amené à reconsidérer la valeur des caractères spécifiques utilisés par les malacologistes et finit par appeler *forme* ce que beaucoup appelaient *espèce* (COUTAGNE, 1884). Dans sa *Révision sommaire du genre Moitessieria*, il définit 11 *types* reconnus distincts mais correspondant, « il est à peine besoin de le dire, à de simples formes » dont quatre seulement devaient réellement avoir une valeur d'espèce (*idem*).

En particulier, la question qui se posait, en présence de deux formes proches, était de savoir si elles étaient ou non de la même espèce. L'étude des formes intermédiaires et leur statut de métis ou d'hybride devait pour Georges Coutagne répondre à cette question. C'est vraisemblablement l'observation de ces formes dites intermédiaires, très abondantes en malacologie, qui éveilla son sens critique.

Georges Coutagne consacra une bonne partie de sa vie à étudier le polymorphisme des espèces et à se poser la question de leur réalité et, par suite, de l'utilité ou non de leur appliquer un nom. Il aborda la malacologie essentiellement du point de vue de la variabilité qu'il étudia dès sa jeunesse en récoltant les variétés nombreuses de *Cepaea* à Lyon et à Vonges, ces mêmes *Cepaea* qui devaient lui servir à définir l'espèce (voir plus loin). L'œuvre majeure de Georges Coutagne commençait par ces mots : « c'est en 1872, il y a plus de vingt ans, que j'ai abordé l'étude du polymorphisme des mollusques français » (COUTAGNE, 1895b : 1). En 1883 paraissait une première étude « de la variabilité de l'espèce chez les mollusques terrestres » dans laquelle il montrait comment les caractères morphologiques de la coquille étaient corrélés avec certains facteurs du milieu et que les variations engendrées n'étaient pas suffisantes pour justifier la création de nouvelles espèces. Dans le même temps, LOCARD (1883) publiait un volumineux mémoire aboutissant à des conclusions contraires.

Plus tard, complètement éclairé sur les abus de la « Nouvelle École », Georges Coutagne se détachera d'elle et renverra ses propres taxons au rang de synonymes : « Il me reste dans ma collection [...] quatre *Locardi* Coutagne, trois *Ararisana* Coutagne, trois *dorsuosa* Drouet et une *elongata* Holandre. [...] Or tous ces échantillons étiquetés *dorsuosa*, *Locardi*, *Ararisana* et *elongata* sont certainement de la même espèce ; ces quatre formes sont reliées par tous les intermédiaires. » Georges Coutagne écrira à propos de l'*Hyalinia crystallina* pulvérisée en de multiples espèces par Bourguignat : « Moi-même n'ai-je pas commis, en 1881, un *Zonites pseudodiaphanus* ! C'est un de mes péchés de jeunesse ; j'en ai une douzaine de cette sorte sur la conscience » (COUTAGNE, 1929). Il reconnut avoir suivi et encouragé, dans une sorte d'aveuglement, les méthodes de la « Nouvelle École » : « ces déterminations avaient été faites, bien entendu, dans le but unique de satisfaire aux intentions formelles de M. Locard ; je m'étais momentanément substitué à lui, et j'avais opéré suivant sa méthode » (COUTAGNE, 1895b : 136-137).

³¹Linné, fixiste à ses débuts, accepta l'idée de formation des espèces à partir d'un nombre réduit de types créés par Dieu, contrairement à Jordan qui s'en tint à une définition biblique de l'espèce « Dieu créa des herbes portant de la graine, chacune suivant son espèce ».

³²L'œuvre paraît inachevée car les 14 chapitres qui composent ce livre constituent la première partie « Signification, importance relative, classification et nomenclature des groupes taxinomiques d'ordre inférieur (espèces, sous-espèces, races, sous-races, variétés, modes, etc.) ». En quoi pouvait consister son projet de seconde partie ? Une révision des mollusques de France ? (Ses carnets manuscrits avaient aussi pour but de servir d'éléments à une faune de France). Les questions de génétique ? Sa note infrapaginale p. 172 « Je ne veux pas examiner ici, car cela nous entraînerait beaucoup trop loin, la théorie de Weismann [...] » indique peut-être qu'il envisageait un développement des idées weismanniennes dans un second volume.

Le polymorphisme des mollusques ou comment sortir de la « Nouvelle École »

Les *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*³² constituent un ouvrage impressionnant à tout point de vue : la rigueur du travail, la méthodologie utilisée, le nombre et la diversité du matériel étudié (4 239 lots, soit 30 000 coquilles environ, provenant de la France entière), l'étude approfondie de la notion d'espèce chez les mollusques, de la biogéographie, de la génétique présidant au polymorphisme, et de la nomenclature dont il a été fait si mauvais usage et par laquelle tout est arrivé, font de cet ouvrage l'un des meilleurs écrits de la malacologie française. MCOUAT (2001) a bien montré le caractère fondamental de cette étude sur le polymorphisme des mollusques, en citant William Bateson³³, selon qui toute la démarche scientifique était présentée dans l'ouvrage de Georges Coutagne qu'il suffisait de suivre³⁴.

Dans le contexte de la « Nouvelle École », Georges Coutagne travailla « seul contre tous », récoltant lui-même et n'utilisant que ses propres collectes. « J'ai donc été réduit, dès le début de ces recherches, à mes propres ressources, c'est-à-dire que j'ai dû me borner à l'étude des seules coquilles que j'avais recueillies moi-même. [...] J'espère donc que, en raison de l'isolement dans lequel j'ai dû travailler jusqu'à ce jour, on voudra bien excuser l'insuffisance, et les imperfections si nombreuses, de ce premier essai. » (COUTAGNE, 1895b : 5). En particulier, il dénonçait la manière dont ses collègues considéraient la notion de type, en excluant volontairement les formes intermédiaires trop dérangementes. Selon lui, la plupart des échantillons rassemblés et échangés par les auteurs de la « Nouvelle École » étaient « des échantillons triés, choisis ; tous les intermédiaires entre les formes qui ont été spécifiées [étaient] soigneusement éliminés » (*ibidem*). Il étudia donc de longues séries d'exemplaires provenant de nombreuses localités en ne présélectionnant pas le matériel, en n'écartant pas les formes intermédiaires problématiques ou supposées gênantes.

Georges Coutagne prit une dizaine d'exemples bien caractéristiques afin d'illustrer les différents aspects du polymorphisme et montra que le choix des caractères, ce qu'il appela les *modes*, ainsi que leur nombre, étaient parfaitement arbitraires dans les études des malacologistes de la « Nouvelle École ».

La liste des cas étudiés est la suivante :

- *Helix lapicida* (chapitre II) : cas d'une espèce peu variable et largement répartie ;

- *Bulimus detritus* (chapitre III) : cas d'une espèce un peu variable en forme et en couleur qui a pourtant donné lieu à de nombreuses descriptions ;

- *Helix striata* (chapitre IV) : cas d'une espèce vraiment polymorphe ;

- *Helix acuta* et *ventricosa* (chapitre V) : cas d'inversion de caractères différentiels (chaque espèce est susceptible d'avoir les 2 modes d'un même caractère de telle sorte que le mode *major* de l'une soit confondable avec le mode *minor* de l'autre et inversement) ;

- *Helix nemoralis* et *hortensis* (chapitre VI) : cas de deux espèces très polymorphes considérées à tort comme conspécifiques ;

- *Helix cespitum* (chapitre VII) : cas de localisation des caractères (certains modes ne sont localisés que dans certaines régions) ;

- *Pseudanodonta spp.* (chapitre IX) et *Anodonta spp.* (chapitre X) : cas de groupes très polymorphes, aux multiples formes décrites, réduites à 1 ou 2 espèces seulement.

À l'aide de ces exemples bien choisis, il mit en évidence l'existence d'un polymorphisme « diffus ou monotaxique » (variations intraspécifiques avec un nombre infini de formes intermédiaires) et d'un polymorphisme « condensé ou polytaxique » (lorsque ces formes constituaient plusieurs groupes distincts), à l'origine de la variété des formes observées.

Georges Coutagne montra que parmi les *modes* habituellement retenus, par exemple *major*, *medius* et *minor* ; *depressus*, *normalis* et *elongatus* ; *rugosus*, *subrugosus* et *laevigatus*, certains, et suivant les groupes, pouvaient recevoir un nom, d'autres pas. En outre, de nombreuses espèces étaient nommées sur la base de la combinaison de plusieurs de ces modes sans que les autres formes aient reçu pour autant une dénomination. Georges Coutagne tenta de classer dans des tableaux les combinaisons de caractères censées présider à la création de nouveaux noms, dans le but de démontrer l'absurdité de ces choix et l'absence totale de logique.

Ainsi les formes *Tolosana*, *Heripensis*, *Diniensis*... de l'*Helix striata* pouvaient se formuler respectivement de la manière suivante : {a1, b1, c3, d2, e2, f1, g1}, {a2, b2, c1, d3, e2, f2, g2} et {a3, b3, c2, d3, e3, f2, g2}, chacun des caractères {a, b, c, d, e, f} étant approximatif et apprécitif ; mais pourquoi les autres combinaisons n'étaient-elles donc pas nommées ? Plusieurs fois, il donna algébriquement le nombre total de combinaisons possibles à partir du

³³William Bateson (1861-1926), généticien anglais.

³⁴La citation complète est la suivante : "Bateson favourably cited the practice of one systematist who was beginning to see the light. The French naturalist George[s] Coutagne had studied polymorphism in molluscs in France and discovered that some species (such as *Helix lapicida*) showed little variation throughout their distribution, while others (such as *Bulimus detritus*) are much more variable in form (Coutagne, 1895). Through breeding experiments, Coutagne found that various independent variations in colour, form and size formed at least 18 different combinations. Coutagne labelled these variations 'modes' and used a primitive factorial analysis to understand their potential distribution within the species. For Bateson, this was the way to go."

nombre de modes donnés par Locard, ce nombre restant tout aussi suspect que la teneur toute relative des critères choisis : pourquoi 27 critères, et non 29 ou 144, se demandait encore Georges Coutagne ! Et comment pouvait-on raisonnablement parvenir à distinguer 20 modes différents seulement à partir du « galbe général » de la coquille, du plus aplati au plus globuleux en passant par le subdéprimé-convexe, le subconique-déprimé ou le subdéprimé-globuleux³⁵ ?

L'exemple de l'*Helix heripensis*, dont Locard reconnaissait pas moins de « 27 espèces qui ne [différent] du type que par des caractères sans importance » (DOLLFUS, 1896) auquel il fallait encore adjoindre toutes les formes, variétés et modes de l'*Helix striata*, était particulièrement éloquent : Georges Coutagne calcula ainsi pas moins de « 16 777 216 combinaisons mathématiques d'espèces » possibles, le nombre des Pseudanodontes possibles étant nettement plus faible avec « seulement » 43 740 espèces. Georges Coutagne remercia toutefois Locard de ne pas avoir nommé chacune de ces combinaisons, réalisant « le pendant malacologique aux trois mille « espèces » de *Hieracium* » de Nægeli et Peter (COUTAGNE, 1895b : 52).

Georges Coutagne s'attarda particulièrement sur les mollusques aquatiques (Unionoidea) dont la taxinomie était devenue indébrouillable ; en 1892, Locard reconnaissait pour la France 893 espèces aquatiques contre 869 terrestres (LOCARD, 1892) tout en affirmant que « ce chiffre des espèces aquatiques croîtra encore plus rapidement que celui des terrestres ». Cette vision, loin de faire l'unanimité (excepté pour les adeptes de la « Nouvelle École »), n'était même pas partagée par Isaac Lea³⁶, auteur d'un très grand nombre d'espèces d'Unionidés, mais qui ne reconnaissait pour l'Europe qu'un seul Anodonte (HAAS, 1969).

C'est donc sans surprise que Georges Coutagne réduisit les 27 « espèces » de Pseudanodontes françaises à seulement deux provisoirement nommées *Ps. Ararisanus* et *Ps. occidentalis*, en concluant sur la possible réunification de ces deux taxons, tandis qu'il estimait entre 19 683 et 43 740 le nombre de formes possibles s'il avait fallu poursuivre jusqu'au bout avec la logique descriptive de la « Nouvelle École ». À l'heure actuelle, un seul Pseudanodonte est reconnu en France.

En ce qui concerne les Anodontes, les deux espèces de Linné furent longtemps les deux seules

admises. Au moment où Georges Coutagne rédigeait son étude du polymorphisme, en 1893, on en connaissait plusieurs centaines dont cinq avaient été décrites par lui-même quelques années auparavant. Après avoir étudié les caractères « discriminants » des différents groupes de Locard, il ne reconnaîtra comme vraiment distinctes, que *cygnea* et *anatina*, les deux espèces linnéennes, correspondant au concept d'espèce mixiologique (voir plus loin), tout en leur redonnant une diagnose précise et qui correspond au découpage actuel du genre *Anodonta* pour la France. Il ajouta néanmoins, car n'ayant pas à sa disposition tous les éléments pour en juger, sept espèces douteuses dont quatre très douteuses et aujourd'hui non reconnues. On saluera au passage l'honnêteté intellectuelle d'Arnould Locard qui confia sa collection complète d'Anodontes à Georges Coutagne, en sachant pertinemment les conclusions qu'il en tirerait !

Nous citerons ce passage où, paraphrasant Duval-Jouve à propos des « partisans de la trituration indéfinie... », Georges Coutagne nous montre jusqu'à quel point il désavoua les Anodontes de Locard :

« [...] peut-être alors sera-t-on assez sage pour ne point qualifier « d'absurde et immorale doctrine » la timidité de ceux qui s'arrêteront en route, et n'oseront voir deux espèces distinctes, que dis-je, deux sections génériques, dans de pauvres petites plantes qui, identiques dans l'ensemble, ont, les unes la légère disgrâce de n'offrir que : « *pili omnes vel fere omnes simplices, furcatis rarius immixtis*³⁷ », les autres le douteux privilège de présenter : « *pili omnes vel fere omnes bifidi, simplicibus rarioribus immixtis*³⁸ ». »

« Duval-Jouve fait très spirituellement allusion, dans ce passage, aux cinquante-trois « espèces » que M. Jordan avait démembrées en 1864 de la *Draba verna* de Linné, et qu'il avait classées en deux sections ne différant, comme l'indiquent les deux caractéristiques latines textuellement citées, que par le degré de fréquence des poils simples, ou des poils bifides. Les deux sections des Érophiles jordaniennes, établies sur un caractère des plus futiles, mais du moins héréditaire, c'est-à-dire doué de quelque fixité, sont encore plus naturelles, et mieux justifiées, que les sections d'Anodontes dont nous avons parlé au chapitre 10, et qui ne diffèrent entre elles, par exemple, en ce que le « galbe » de la coquille est « écourté-ventru », tandis que dans celle-là, il est au contraire « allongé-ventru ». » (COUTAGNE, 1895b : 213-214).

Georges Coutagne évoquait ainsi la récente et si discutable dissection des Anodontes en 19 groupes décrits dans la *Conchyliologie française* et qui faisait état de 251 espèces (LOCARD, 1893).

Ainsi, poursuivit-il, « les 251 noms d'anodontes de M. Locard, ne correspondent pas du tout à des espèces, mais tout simplement à des combinaisons de caractères, combinaisons que l'on peut même

³⁵La série complète pour le « galbe général » est la suivante : très déprimé, déprimé, subdéprimé, un peu déprimé, déprimé-convexe, subdéprimé-convexe, subdéprimé-globuleux, subglobuleux-déprimé, subconvexe, déprimé-globuleux, subdéprimé-conique, subconique-déprimé, subconique-convexe, conique-globuleux. Il procédait de même avec le « galbe du dessus » et de nombreux autres critères.

³⁶Isaac Lea (1792-1886), malacologiste américain, auteur entre 1828 et 1874 de 838 nouvelles espèces dont 236 étaient reconnues par Haas.

³⁷Tous les poils ou presque tous les poils simples, plus rarement mélangés à des (poils) fourchus

³⁸Tous les poils ou presque tous les poils bifides, mélangés à des (poils) simples plus rares/clairsemés

rencontrer chez plusieurs espèces différentes » (COUTAGNE, 1895b : 153). Des formes de l'*Helix dantei*, par exemple, auraient tout aussi bien pu être regroupées avec des formes de l'*H. neglecta*, pourvu qu'elles eussent la même forme. « En réalité, l'*H. Dantei* de Bourguignat n'est pas une espèce ni une variété, mais une manière d'être, une « forme de coquille » » (*idem* : 93). Georges Coutagne utilisera encore le terme de « nuances » pour désigner les variétés de Locard ! (*idem* : 52).

Dans l'analyse qu'il fera de son ouvrage, publiée dans le 1^{er} tome de l'*Année biologique*, il conclut « que les noms spécifiques créés depuis une vingtaine d'années, et au nombre de plusieurs milliers, par BOURGUIGNAT et son école, pour les mollusques terrestres et d'eau douce, doivent être pour la plupart abandonnés. Les meilleures de ces prétendues espèces sont des races stationnelles ou régionales ; et le plus grand nombre ne sont que de simples combinaisons des modes de caractères variables, combinaisons arbitrairement choisies parmi les autres combinaisons analogues, innombrables le plus souvent, qu'on peut distinguer, et même définir brièvement, comme je l'ai fait, au moyen de notations algébriques appropriées » (COUTAGNE, 1897c : 300).

Nous voyons une nouvelle évolution de la pensée de Georges Coutagne, mettant d'abord au même niveau taxons locardiens et taxons jordaniens, puis avec l'exemple des Anodontes, en les considérant moins justifiés que les taxons jordaniens, pour finalement regretter cette mise en comparaison. « J'aurais à ajouter aujourd'hui, à l'ouvrage que je viens d'analyser, et sous forme de critique, quelques observations complémentaires. Dans la partie théorique qui forme la matière des quatre derniers chapitres, j'ai eu le tort de mettre en parallèle, plusieurs fois, la variabilité des espèces végétales et la variabilité des espèces animales, et aussi les « espèces » de l'école de JORDAN avec les espèces de l'école de BOURGUIGNAT. » (*idem* : 301).

L'espèce selon Georges Coutagne

« En biologie, il n'est pas de plus formidable problème que celui de l'*espèce* », disait Jean Piaget. À l'instar de nombreux biologistes, une définition précise de l'espèce s'est rapidement imposée à Georges Coutagne que la multiplicité des espèces jordaniennes ou locardiennes ne manquait pas d'étonner. De nombreuses « espèces » étaient créées à partir d'une seule espèce polymorphe en sélectionnant certaines combinaisons de modes, tandis que des espèces différentes étaient regroupées sous un même nom, parce qu'elles partageaient des combinaisons de modes communes ! C'est le cas avec les très variables *Cepaea*

nemoralis et *hortensis* que certains auteurs crurent devoir réunir. Les inversions de caractères fréquentes chez ces deux espèces et parfois leur cohabitation dans une même zone furent l'objet de nombreuses études et l'occasion de nombreuses dénominations nouvelles. Georges Coutagne étudia 62 populations de *Cepaea*, populations qu'il nommait *colonies* : « Une colonie est un ensemble d'individus de même genre qui habitent une même station, et qui sont assez peu différents pour que le croisement de ces individus entre eux puisse être considéré comme possible, et que ce croisement puisse être supposé fécond » (COUTAGNE, 1895b). En étudiant de proche en proche les colonies de *Cepaea*, il observa qu'il était toujours possible de caractériser les colonies comme appartenant sans ambiguïté à l'une ou l'autre espèce. Mais dans une station particulière (bords de l'Yvette, à Orsay) où les deux espèces cohabitaient, il se trouva en présence d'intermédiaires ; ces intermédiaires étaient-ils des *métis* ou des *hybrides* ? Georges Coutagne fit le raisonnement suivant : s'il y avait métissage des deux colonies, au bout de trois générations, la plupart des individus présenteraient cette forme métissée intermédiaire ; au contraire, si les produits de l'hybridation étaient stériles, alors la fréquence de ces hybrides devraient rester faible. En 1878 et en 1880, Georges Coutagne dénombra 9% d'hybrides, ce qui l'amena à conclure à l'existence d'une « *barrière généalogique* entre ces deux hélices » et à considérer ces deux populations comme appartenant à deux espèces distinctes.

Georges Coutagne donna sa définition de l'espèce, après avoir tiré des exemples aussi bien de la botanique que de la zoologie, et cette définition de l'espèce lui servit de conclusion à ses *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France* :

« On appelle colonie, race, ou espèce, un groupe d'individus contemporains, plus ou moins et souvent très peu semblables entre eux, étant ou pouvant devenir parents les uns des autres par des unions fécondes et à produits indéfiniment féconds, et ayant acquis, à la suite de l'odyssée plus ou moins dramatique de leurs ancêtres à travers les continents ou les mers, une véritable autonomie : soit simplement géographique, pour les colonies ; soit d'une part géographique, et d'autre part physiologique ou morphologique pour les races ; soit géographique, physiologique, morphologique et mixiologique³⁹, pour les espèces.

Très exceptionnellement, toutefois, pendant cette condensation en groupes distincts et de plus en plus distincts, à tous les points de vue, malgré une différenciation considérable quant aux caractères morphologiques et physiologiques, l'appareil sexuel, si sensible en général aux influences de milieu, a conservé au contraire toute son élasticité fonctionnelle. On donne encore le nom d'espèce à ces groupes, sans autonomie mixiologique, mais qui ont les autonomies géographique, morphologique et physiologique aussi fortement caractérisées que les autres espèces, autonomes aux quatre points de vue. On peut appeler ces espèces exceptionnelles : espèces à hybrides féconds, tandis que les autres, qui forment l'immense majorité, sont des espèces à hybrides inféconds. » (COUTAGNE, 1895b : 226).

³⁹ Ce terme fut inventé par Georges Coutagne en 1896 (de $\mu\iota\chi\tau\iota\varsigma$, union) pour désigner ce qui est relatif aux croisements entre des races ou espèces voisines.

Cette pensée était donc relativement originale, et se rapprocherait des notions plus récentes de métapopulation telle que la définit plus tard LEVINS (1969). Mais c'est avec Theodosius Dobzhansky et Ernst Mayr⁴⁰ qu'il se rapproche le plus : la définition donnée en 1942 par le célèbre biologiste allemand présente d'étonnantes similitudes avec celle donnée un demi-siècle plus tôt par Georges Coutagne.

La taxinomie en crise

Jean Piaget, le célèbre biologiste et philosophe suisse, fit une conférence fort intéressante intitulée : « *La vanité de la nomenclature*⁴¹ » qui fut retranscrite par Fernando VIDAL (1984). Elle fut prononcée le 26 septembre 1912 à l'occasion de la 350^e séance du Club des Amis de la Nature, association de naturalistes neuchâtelois dont il était un éminent membre. Jean Piaget partageait avec Georges Coutagne la passion de la malacologie et de la taxinomie. Pour Jean Piaget, la démarche de « l'école française de Bourguignat, qui tend à faire le plus d'espèces possibles et à appeler spécifique le plus petit caractère », était complètement opposée à sa conception nominaliste de la taxinomie. Dans sa conférence, il situait d'emblée le problème en France et mettait l'accent sur sa nature lamarckienne caractérisée :

« Un jeune Français, pressé de se faire un nom dans la science, élève quelques bassets, leur coupe la queue et observe que la progéniture de ces animaux a une queue bien plus courte par hérédité que celle d'un autre couple à qui il aurait laissé toute la queue. Immédiatement il fait une nouvelle espèce, *Canis curvicaudis*, qu'il fait suivre de son nom. [...] Mais supposez – c'est précisément ce qui se produit actuellement – que quelques centaines de naturalistes /de ce genre/ eiusdem farinae rivalisent de zèle pour créer de nouvelles espèces, non parmi la gente canine, mais parmi des plus petits animaux, des mollusques par exemple. Vous voyez ici l'inextricable confusion qui peut en résulter et le travail du nomenclateur consciencieux qui croit devoir tenir compte de tous ces nouveaux noms ! »

Et plus loin, de conclure :

« Puisse cette constatation décourager le nomenclateur à l'esprit étroit qui ne voit partout que des noms, des noms, des noms, véritable fléau pour la science et les savants. Sans certains botanistes, que la botanique serait belle ! Sans ce génie malfaisant de Bourguignat, que les malacologistes auraient moins de travail ! Certains de ces /auteurs créateurs/ maniaques sont arrivés à un tel point /dans leur passion malade et délétère/ qu'il est presque impossible de tenir compte de leurs ouvrages et des quantités formidables de nouvelles espèces qu'ils ont créées. »

C'est bien à ce constat qu'était arrivé Georges Coutagne vingt ans auparavant.

HAAS (1969) dénombrait pour l'*Anodonta cygnea* de Linné, 549 synonymes *junior*, la plupart issus de l'école de Bourguignat-Locard.

« Nous ne serions peut-être pas encombrés de ces centaines, de ces milliers de prétendues espèces nouvelles, qu'il nous faut étudier péniblement, pour y découvrir quoi ? le plus souvent une infime variation, une coquille un peu plus allongée, ou un peu plus globuleuse, un ombilic un peu plus ouvert, ou un peu plus fermé, caractères insignifiants qui sont noyés d'autre part au milieu d'une longue diagnose latine de plus d'une page, diagnose qui est en elle-même un véritable trompe-l'œil pour quiconque ne prend pas la peine de l'éplucher minutieusement. » (COUTAGNE, 1895b : 192).

Nous voyons bien, dans cette citation, jusqu'à quel point Georges Coutagne avait décelé tout le *charlatanisme* de ces auteurs. Les adeptes de la « *Nouvelle École* », davantage motivés par la possibilité de graver leur nom à côté d'un binom linnéen ou par la possibilité d'avoir de nouvelles espèces à échanger⁴², étaient plus que tout autre susceptibles de faire appel à l'intuition et au subjectivisme que ces auteurs masquaient par un énoncé trompeur. « Le collectionneur qui échange, ou qui vend, ayant intérêt à posséder le plus grand nombre possible d'« espèces différentes », c'est-à-dire, plus exactement, le plus grand nombre possible de *noms différents* à mettre sur les coquilles qu'il adresse à ses correspondants. » (COUTAGNE, 1895b : 5). Cette assertion parfaitement justifiée et si applicable encore aujourd'hui, l'était peut-être encore davantage au tournant du XX^e siècle où la « collectionnisme » était à son acmé. La revue *L'Échange, Revue Linnéenne* rendait bien compte de l'effervescence des activités des collectionneurs, vendeurs, échangeurs dits scientifiques où l'on ne distinguait même plus ce qu'il y avait lieu de considérer comme véritablement scientifique, d'énoncés aux contours tout aussi sérieux mais dont la substance était réduite à rien. Georges Coutagne l'avait bien compris et dans cette atmosphère où c'est toute la science malacologique qui lui était contemporaine qui distillait le faux, dénonçait sans détours les nouveaux noms publiés quotidiennement, dans des objectifs souvent peu louables :

« Un nom scientifique, une trentaine de mots latins qu'on dispose d'une façon un peu différente dans chaque diagnose, *striato-costulata* dans une, *costulato-striata* dans l'autre... et voilà une espèce nouvelle ! (1).

Certains auteurs, même, décrivent au hasard, sous des noms nouveaux bien entendu, tout ce qu'ils rencontrent : « dans la quantité, disent-ils, il y aura bien quelques espèces vraiment nouvelles... je pourrais, certes, étudier consciencieusement les sujets que j'ai dans ma collection. Mais que de temps perdu ! Pendant que j'étudierais convenablement un insecte, pour reconnaître le plus souvent qu'il a déjà été décrit, j'aurai le temps au contraire de faire plus de vingt diagnoses latines d'espèces nouvelles... dans le nombre je serais bien malheureux s'il n'y en a pas deux ou trois de vraiment nouvelles : il y a donc tout bénéfice pour moi. » [...]

[b. p.] (1) Je n'invente rien : voyez la description des *Helix*

⁴⁰ Ernst Mayr (1904-2005), biologiste et généticien allemand. Sa définition de l'espèce donnée en 1942 était la suivante : "Species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups". Celle de DOBZHANSKY (1935) : "a species is a group of individuals fully fertile inter se, but barred from interbreeding with other similar groups by its physiological properties (producing either incompatibility of parents, or sterility of the hybrids, or both)".

⁴¹ ms. n°583

⁴² Ce phénomène se poursuit aujourd'hui avec la nouvelle liste des mollusques de France proposée par FALKNER *et al.* (2001) qui a permis d'enrichir considérablement la liste des desiderata de nombreux collectionneurs français et étrangers.

Heripensis et *Solaciaca*, dans le *Bull. de la Soc. zool. de France*, 1877. – Ces deux hélices, soit dit en passant, sont rapprochées par l'auteur [Jules Mabille⁴³] de l'*H. Terveri* de Michaud : une pareille erreur est inconcevable ! ». (*idem* : 193).

Plus loin, il prit l'exemple de deux « *nouvelles espèces* » d'insectes fraîchement décrites pour lesquelles son auteur, Maurice Pic, expliquait sans la moindre gêne apparemment :

« Je pense que mes collègues ne m'accuseront pas d'avoir décrit trop inconsidérément, même si ces insectes sont déjà connus (il ne faut jurer de rien). Sans doute, il aurait été bien d'étudier beaucoup, mais dans l'étude je perdais un temps précieux, je pouvais être devancé par un autre, et adieu cette fortunée priorité. L'honneur de cette fameuse priorité, voilà donc le coupable, si coupable il y a, car je l'avoue humblement, ce n'est qu'à la priorité (peut-être m'a-t-elle aveuglé) que j'ai songé dans cet article ; et où est le mal, puisque maintenant la priorité est tout ? ».

Et Georges Coutagne de conclure après ces lignes pour le moins éloquentes et « qui méritent vraiment d'être relevées, et de recevoir une large publicité » – à quoi nous nous employons – : « Peut-être, cependant, M. Pic, le signataire de cet article est-il un homme d'esprit, et a-t-il précisément voulu montrer l'absurde et le ridicule de ce qu'il appelle plaisamment « l'honneur de cette fameuse priorité » ? ».

En s'attaquant ainsi au plus fécond des entomologistes, directeur de *l'Échange* – est-ce un hasard ? – il dénonçait la tendance généralisée qui tant en botanique, en entomologie qu'en malacologie était en train de transformer la vraie science en un magma de noms « tous plus ou moins partiellement synonymes entre eux », de descriptions tantôt longues et fastidieuses, souvent confuses et contradictoires, tantôt brèves et imprécises comme des signifiants sans signifié, où la vanité et parfois les rancœurs⁴⁴, absorbaient complètement l'authenticité de la recherche en Histoire naturelle, altéraient son esprit et ne laissaient en définitive qu'un borborygme dont on peinait à sortir. « *L'histoire naturelle traverse actuellement une crise, si je puis m'exprimer ainsi, tout à fait analogue à celle qu'à traversée la chimie à la fin du siècle dernier* », c'est ainsi que se résumait la sensation de Georges Coutagne dans le chapitre « *Nomenclature* ».

HAAS (1969) reconnaissait, pour le groupe des Unionoïdes, seulement 12 espèces valides sur les quelque 311 « nouveautés » de Bourguignat et seulement 1 parmi les 339 espèces locardiennes. Il fallait donc s'armer de beaucoup de courage pour trouver, dans cette pléthore de noms, les seuls véritables... C'est à cette tâche fastidieuse de synonymiseur que s'attela Louis Germain avec toute la sincérité qu'on lui connaissait : « *J'ai essayé – et la tâche était particulièrement ingrate – de discerner les véritables espèces et de délimiter leur polymorphisme [...]* » (GERMAIN, 1930). Georges Coutagne, en effet, qui

préférerait employer son temps à des choses plus utiles qu'au catalogage des synonymes que nécessitait la révision un à un de chacun des « types », proposera une nouvelle nomenclature dont les épithètes spécifiques étaient toutes liées à la géographie, faisant table rase de l'existant jugé inextricable (COUTAGNE, 1895b : 154 ; 200-202 ; note infrapaginale p. 125) : *Armoricana*, *Rhodanica*, *Sequanica*, *Ligerica*... Ces noms provisoires résultaient d'un souci de regrouper les nombreuses espèces ou formes semblables, sans chercher lequel des noms avait priorité parmi les centaines disponibles. Par ailleurs, ceux-ci étaient jugés d'un emploi trop délicat pour pouvoir être appliqués avec une acception différente et nouvelle (*idem* : 154). Ce sera le seul reproche de Gustave DOLLFUS (1896), en strict nomenclateur, concernant l'étude sur le polymorphisme de Georges Coutagne : proposer des nouveaux noms alors que d'anciens restaient disponibles.

Georges Coutagne prôna l'abandon de cette fameuse règle de priorité, « en contradiction flagrante avec la notion philosophique du rôle du langage et de celui de l'histoire » (COUTAGNE, 1895b : 190). Il s'appuya sur un exemple tiré de *l'Essai sur la nomenclature des êtres organisés* par Gustave Dollfus qui nécessitait sept dénominations à la place du trinôme habituel genre-espèce-descripteur : « *Cerithium (Cerithiopsis) scabrum*, Olivieri, sp. (*Murex*), var. *Jadertianum* Brusini » et qu'il se contenta de nommer *Cerithium jadertianum* Brusina. Georges Coutagne conclut sur les dérives qu'entraîneront nécessairement cette méthode (*ibidem*) :

« Il faudrait même en arriver à un tableau, comme dans le suivant :

Genre *Odontostoma*, Fleming, 1828 (*Odostomia* corrigé en *Odonstostoma* en 1829 par Turton) ; non *Odontostoma* d'Orbigny, 1841. Sous-genre *Ondina*, de Folin, 1870.

Espèce *insculpata*, Montagu, 1808 (*Turbo*).

Variété *Monterosatoi*, Bucquoy Dautzenberg et Dollfus, 1883 (mais considéré comme espèce par ces auteurs) ».

Georges Coutagne conclut :

« les inconvénients, le ridicule même, de cette méthode ne sautent-ils pas aux yeux de tout naturaliste ? Est-ce que les chimistes, quand ils nomment le sulfate de potasse, ajoutent aussitôt : Lavoisier ? Est-ce qu'ils se préoccupent des dix à douze noms par lesquels on désignait autrefois ce sel (1) ?

Enfin ne voit-on pas que *l'histoire de la science*, et la science, sont deux choses distinctes, et que l'on en vient peu à peu à négliger les faits, pour l'étude des livres, et qu'au lieu de faire de la science on ne fait plus que de l'*érudition* stérile ?

[b. p.] (1) *Panacea duplicata*, *panacea holstiaca*, *holstistica*, *sal duplicatum*, *arcanum duplicatum*, *arcanum holsteiniense tartarus vitriolatus*, *nitrum vitriolatum*, *sal polychrastum Glaseri*, *vitriolum potassinatum*... ».

Georges Coutagne choisit cet exemple utilisant des noms issus des alchimistes pour montrer que les anciennes dénominations spécifiques ne devaient guère avoir plus d'avenir que ces termes latins

⁴³ Jules François Mabille (1831-1901), conchyliologiste français.

⁴⁴ On ne lira pas sans une certaine délectation la fameuse lettre de Bourguignat à Gassies à titre d'exemple ou bien les entrefilets de M. Pic dans *l'Échange* qui sont comme de véritables règlements de compte.

surannés. Il en est de même des scientifiques : « Dans un siècle ou deux, parmi les naturalistes de notre temps, quelques grands noms survivront seuls : Cuvier, Lamarck, Darwin, ... et peut-être deux ou trois encore. Mais il ne faut pas se faire d'illusion, les noms de tous les autres seront oubliés, qu'ils le veuillent ou non, et seuls les érudits, c'est-à-dire ceux qui s'occuperont alors de l'histoire de la science, parleront de temps à autre à nos descendants, de tous ces noms inconnus » (COUTAGNE, 1895b : 188).

Le catalogage systématique des anciennes dénominations présumées synonymes était d'autant moins justifié que la plupart des auteurs les reprenaient, sans même avoir consulté les ouvrages qui les citaient : « Sur cent naturalistes qui citent Linné, combien, de bonne foi, possèdent la dixième édition du *Systema naturae* ? [...] Pourquoi dès lors faire étalage de recherches qu'on n'a pas pris la peine de vérifier ? » (*ibidem*).

Pour Georges Coutagne, la meilleure solution était de s'en tenir aux noms proposés ou conservés dans la révision la plus récente, en citant son auteur « comme garantie d'identité » (*ibidem*) ; autrement dit, l'auteur ayant consulté et étudié de près le groupe auquel il s'intéressait restait le plus autorisé à être cité en référence. Cette manière de voir permettait de faire l'économie de cette fameuse règle de priorité, cette « préoccupation de « rendre justice à ses devanciers », c'est-à-dire plutôt, la préoccupation de faire étalage d'érudition » (COUTAGNE, 1895b : 194).

Tous les thèmes abordés par Georges Coutagne dans ses *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France* se tiennent logiquement entre eux : avant de nommer, il faut prendre soin de savoir *quoi* nommer, donc de définir précisément ce qui vaut d'être nommé, ce qui gagne à être distingué, en d'autres termes : où se définit l'espèce ; celle-ci ne s'appréhende qu'après avoir jeté un regard combiné sur les questions touchant la géographie, la morphologie, la physiologie et l'hérédité (*cf.* sa définition de l'espèce), et dont elle peut finalement se voir comme le point de concours de ces différentes perspectives.

Nous voyons bien aujourd'hui encore en malacologie, tous les enseignements que l'on aurait à tirer des idées d'un Georges Coutagne ou d'un Jean Piaget : les dommages causés par exemple à la taxinomie des *Anisus* récemment revisitée (FALKNER *et al.*, 2002 : 99) auraient sans doute été amoindris.

Vers un déclin de la malacologie française ?

L'ouvrage de Georges Coutagne fut particulièrement applaudi par la direction du *Journal de*

Conchyliologie – Hippolyte Crosse⁴⁵ et Henri Fischer⁴⁶ –, depuis longtemps opposée aux méthodes de Bourguignat et de Locard. Gustave Dollfus, qui reprit ce journal avec Fischer et Dautzenberg⁴⁷, le défendit avec beaucoup de pugnacité. Dans un assez long article, Gustave DOLLFUS (1896) présenta l'ouvrage de Georges Coutagne, – « œuvre sincère, où les faits sont exposés sans qu'un mot y puisse blesser les adversaires les plus susceptibles » – tout en mesurant l'impact que ses idées pourraient avoir dans le contexte de la « Nouvelle École », marquant l'achèvement de son déclin amorcé depuis bien longtemps par ses adversaires tels Hippolyte Crosse (DANCE, 1970). Gustave Dollfus conclut sur cette sévère diatribe : « la période de jugement critique est ouverte, la réaction commence contre la pulvérisation stérile et aussi bien en botanique, qu'en entomologie et en malacologie ; il est temps de porter au bûcher les œuvres sèches ». Il va de soi que Gustave Dollfus partageait pleinement les idées de Georges Coutagne, et c'est avec beaucoup d'enthousiasme qu'il accueillit la sortie de cet ouvrage. En effet, depuis plusieurs années, Dautzenberg, Crosse et lui-même multipliaient, dans le *Journal de Conchyliologie*, les critiques envers les « auteurs qui se plaisent à encombrer la nomenclature sans aucun profit pour la science » (DAUTZENBERG, 1899) ; personne cependant n'avait entrepris de produire une étude aussi acérée et de s'en prendre aux protagonistes de la « Nouvelle École » avec autant de vivacité.

D'un point de vue historique, et comme Gustave DOLLFUS (1896) l'écrivait, « il est intéressant de constater que ce travail a été publié à Lyon, et que c'est cette ville depuis si longtemps adonnée aux Sciences naturelles où le Jordanisme, avec tous ses travers, s'est donné le plus libre cours et a porté ses plus tristes fruits, que nous voyons surgir la critique la plus vive et la plus serrée qui ait encore jamais paru sur la création inutile d'espèces innombrables, impossibles à distinguer sérieusement les unes des autres ».

Si en botanique et en entomologie, la science naturelle a été notablement gênée par la prolifération de ces noms qui ajoutaient à la confusion générale aussitôt qu'un nouvel article, une nouvelle révision ou un travail d'envergure venait s'adjoindre aux longues bibliographies déjà existantes, elle n'a pas pour autant été entravée au point de disparaître ; une activité scientifique continue jusqu'à aujourd'hui a produit l'entomologie et la botanique que nous connaissons. Ce n'est pas le cas, en malacologie, avec la « Nouvelle École » de Bourguignat qui donna lieu d'abord à un bouillonnement d'activité et une surproductivité jamais égalée dans ce domaine, avant de s'étioler brusquement et de sombrer dans un long sommeil qui durera trois-quarts de siècle.

⁴⁵ Joseph Charles Hippolyte Crosse (1826-1898), conchyliologiste français.

⁴⁶ Paul Henri Fischer (1835-1893), conchyliologiste français.

⁴⁷ Philippe Dautzenberg (1849-1935), conchyliologiste belge.

Car loin de donner une nouvelle impulsion à la malacologie continentale française, les travaux d'épuration de Georges Coutagne et plus encore ceux de Louis Germain avec la parution de sa faune de France (GERMAIN, 1930 ; 1931), marquèrent au contraire l'arrêt presque immédiat de l'étude des mollusques en France. « Si la Faune de France de GERMAIN constitue une étape décisive, [...] elle a marqué non un point de départ mais un coup d'arrêt à l'étude systématique, faunistique et biogéographique de la malacofaune continentale sur le territoire métropolitain ; tout » (CARRÉ, 1991 : 18).

C'est que la motivation de décrire de nouvelles « espèces » ou celle encore de se voir dédié un mollusque avait certainement gâché l'intérêt voire le leitmotiv de bien des collectionneurs. DOLLFUS (1896) attendait de « M. Coutagne, comme un véritable service scientifique, [qu'il donnât] un catalogue réel des Mollusques terrestres et fluviatiles qu'il y a lieu de distinguer en France ». Si c'est Louis Germain qui s'attela à cette tâche ardue et délivra une faune de France expurgée d'un grand nombre de *locardies*, il faut considérer la *faune malacologique de la Tarentaise* de Georges Coutagne comme un avant-goût de cette faune, non pas dans l'étendue de la dition, forcément restreinte, mais dans son esprit et dans la manière d'appréhender l'espèce et la biogéographie ; en effet, les considérations nombreuses accompagnant ce mémoire, paru trente ans après son étude sur le polymorphisme, sont en quelques sortes une application directe de sa théorie.

Nous devrions admettre que la science malacologique moderne doit autant à Georges Coutagne qu'à Louis Germain dont l'œuvre était aussi ambitieuse que remarquable si l'on considère l'effort de synonymie engagé par lui (voir la synonymie d'*Anodonta anatina* : p. 756-759 in GERMAIN, 1931) et par l'approche synthétique qui intégrait l'anatomie des parties molles, la systématique des catégories supraspécifiques et des éléments d'écologie. Louis Germain admettra que « les vues de cet auteur [G. Coutagne] sont souvent ingénieuses et [que] ses conclusions sont généralement à retenir ». Pourtant Louis Germain n'admit pas complètement les idées de Georges Coutagne, comme sa vision des Unionoïdes – peut-être eussent-elles été considérées comme trop brutales et qu'il fallût conserver un certain nombre de taxons au statut plus ou moins bien défini, pour effectuer une sorte de transition vers une *malacologie moderne*. « Si l'esprit de COUTAGNE ne lui est pas étranger, il ne réussit pas toujours pour certains groupes très polymorphes, à se dégager de l'influence de BOURGUIGNAT, LOCARD, SERVAIN... » (CARRÉ, 1991 : 18).

On pourrait dire en réalité que les pages sur les Pseudanodontes et les Anodontes par exemple constituent même un retour en arrière par rapport aux deux chapitres de Georges Coutagne consacrés à ces genres dans son étude sur le polymorphisme (GERMAIN, 1931 : 745-774). Dans une lettre datée de 1904 de Paul Pallary⁴⁸ à Georges Coutagne⁴⁹, on pouvait encore lire : « Je suis de votre avis en ce qui a trait à M. Germain ; il avoue certains points mais conserve ses opinions locardiennes avec ferveur ».

C'est pourquoi nous aimerions rendre un juste hommage à Georges Coutagne dont l'œuvre est restée dans l'ombre au regard du travail de Louis Germain et dont on pourrait, si l'on voulait bien se donner la peine, y puiser encore aujourd'hui des indications précieuses à la connaissance systématique de certaines espèces comme les *Arianta arbustorum*, les *Chilostoma fontenillii*, encombrées aujourd'hui encore d'inutiles sous-espèces. Comme nous le rappelle François Carré, les *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France* de Georges Coutagne, « n'auraient jamais dû quitter le bureau de bien des malacologues ultérieurs... et méritent toujours une place accessible dans la bibliothèque d'un naturaliste » (CARRÉ, 1991 : 16). « L'œuvre de Coutagne est sans doute le premier travail scientifique français en malacologie continentale » conclura-t-il (*idem* : 17).

LES VERS À SOIE : LES CARACTÈRES ACQUIS ET LA GÉNÉTIQUE MENDELÉIENNE

Le contexte « Weismann contre Lamarck » et la position de Georges Coutagne

C'est en 1883, avec la parution de son ouvrage *Über die Vererbung (De l'hérédité)* et sa théorie de la continuité du plasma germinatif (Keimplasmatheorie), qu'August Weismann⁵⁰ réfuta la thèse alors bien ancrée de l'hérédité des caractères acquis ; celle-ci soutenait que les caractères acquis par un individu sous l'influence du milieu pouvaient se transmettre à la descendance. Au contraire, Weismann, en séparant les lignées germinales et somatiques, ne laissait plus aucune place aux potentialités novatrices qu'on attribuait aux « facteurs lamarckiens », la lignée germinale étant seule responsable de l'hérédité et les éventuelles modifications du soma n'étant pas transmissibles au plasma germinatif et donc à la descendance. Les idées weismanniennes constituaient

⁴⁸Paul Maurice Pallary (1869-1942), malacologiste franco-algérien, né à Mers-el-Kébir (Algérie).

⁴⁹Arch. CCEC, cote « GC », Lettre de P. Pallary à G. Coutagne, 19 mars 1904.

⁵⁰August Weismann (1834-1914), biologiste et médecin allemand.

une véritable rupture avec l'hérédité des caractères acquis toujours considérée comme vraie, particulièrement en France, pays de Lamarck (BURIAN, 1995). L'influence du milieu, si chère aux (néo)lamarckiens, était anéantie : pour August Weismann, la génétique était suffisante pour expliquer l'hérédité en faisant l'économie de l'influence du milieu (GOUYON, 2002).

Le néolamarckisme apparut, dès 1883, comme une riposte à Weismann et à la parution de *De l'hérédité*. Ce courant est classiquement présenté comme très éclectique et la légitimité de son appellation en tant qu'école fort discutée (CONRY, 1993), en particulier comme le souligne M. Laurent Loison, du fait de l'absence de tout texte fondateur.

LOISON (2008) a rappelé les trois grandes idées partagées par la plupart des néolamarckiens :

- l'influence du milieu dans la construction organique, jamais réduite à un simple crible sélectif comme chez les darwiniens ;
 - l'hérédité des caractères acquis ;
 - la critique du hasard weismannien ;
- auxquelles sont ajoutées deux spécificités françaises ;
- le paradigme physico-chimique ;
 - une attitude positiviste.

Avec tous ces éléments, nous constatons par exemple qu'Arnould Locard était un néolamarckien « complet », qui puisait allègrement dans l'hérédité des caractères acquis, l'influence du milieu et le positivisme pour défendre, comme nous l'avons vu précédemment, sa définition de l'espèce et ses inventions de taxons.

Si de très nombreux français furent, et parfois avec violence, opposés aux idées weismanniennes, Georges Coutagne faisait figure d'exception semble-t-il puisqu'il acceptait bon nombre d'entre elles et qu'il n'hésitait pas à les incorporer à sa théorie très personnelle de l'hérédité. Sa principale opposition aux idées weismanniennes résidait surtout en ce qu'elles étaient purement spéculatives : « la théorie de Weismann comprend en réalité toute une chaîne d'hypothèses successives, dont chacune implique la précédente sans impliquer la suivante » (COUTAGNE, 1902b : 183), admettant ainsi que certains maillons pouvaient être vrais, d'autres non. *A contrario* de beaucoup de néolamarckiens, il ne rejeta pas l'hypothèse du continuum du plasma germinatif qui impliquait, *a priori*, une nécessaire impossibilité de l'hérédité des caractères acquis. Georges Coutagne alla plus loin pour tenter de rendre compatible la thèse weismannienne de la continuité du plasma germinatif avec l'hérédité des caractères acquis. Comme beaucoup de Lamarckiens, il refusait, au moins dans un premier temps, d'attribuer une importance trop grande à la sélection naturelle, à l'instar de Weismann et des

ultradarwinistes. En revanche, s'opposant fermement sur ce point à Le Dantec et à ses partisans, il refusait catégoriquement de réduire la vie à une suite de réactions physico-chimiques, l'hérédité, selon lui, étant une spécificité de celle-ci (comme nous le verrons plus loin) : « La théorie exclusivement physico-chimique de la vie est grossière et insuffisante » (COUTAGNE, 1895d). Il défendait la thèse du hasard weismannien invoqué dans la répartition des déterminants dans la descendance et qui, comme Weismann le déclarait, devait aboutir à accroître la diversité (LOISON, 2008) ; comme le rappelait COPE (1896), ou bien les variations observées devaient apparaître au hasard où seules les plus avantageuses seraient sélectionnées et les autres éliminées (sélection naturelle), ou bien l'Évolution reposait sur l'hérédité des variations, celles-ci apparaissant en suivant des directions définies. Georges Coutagne s'attacha à distinguer l'hérédité des *taxies*, congénitales et dont « les tendances héréditaires [semblaient] invariables, comme les [supposait] Weismann » (COUTAGNE, 1902b : 185) et les *petites variations cumulatives* dont les « *tendances héréditaires [étaient] elles-mêmes variables d'une génération à une autre génération, et [variaient] dans le même sens que la sélection* » (*ibidem*), ce qui l'opposait à Weismann. Nous verrons plus loin que c'est l'expérimentation qui convainquit Georges Coutagne de maintenir comme vraie et nécessaire cette distinction⁵¹ (COUTAGNE, 1925 : 335) et même de soutenir la thèse de l'hérédité des caractères acquis.

Enfin, si la pensée de Georges Coutagne était empreinte de positivisme (il avait fait Polytechnique comme Auguste Comte et de nombreux polytechniciens étaient plus ou moins inspirés par le positivisme), on ne saurait la comparer à la pensée d'un Locard ou d'un Perrier⁵² pour qui les lois découlaient des résultats expérimentaux et des observations avec une simplicité évidente. Comme beaucoup de biologistes de son époque, tel Lucien Cuénot, il jugeait l'expérience comme seule suffisante pour aboutir à des résultats réellement utiles (GAYON & BURIAN, 2000), c'est-à-dire « la mise en évidence des faits généraux, ou lois, qui doivent être la conclusion synthétique de ce genre de recherches » (COUTAGNE, 1902b : 1).

L'hérédité des caractères acquis

Georges Coutagne acheva en 1895 une étude que M. Richard Burian qualifia d'« extraordinaire étude préliminaire » (BURIAN, 1995) ; il s'agit de ses *Remarques sur l'hérédité des caractères acquis* (COUTAGNE, 1897b), dans lesquelles Georges Coutagne proposa en premier lieu des définitions claires de ce qu'on appelait à cette époque *caractère acquis* et *caractère innés* (*idem*), les caractères acquis

⁵¹Sous les termes de *variabilité continue* et *variabilité discontinue*.

⁵²Jean Octave Edmond Perrier (1844-1921), zoologiste français, né à Tulle (Corrèze).

étant « des caractères qui ont pour cause les influences extérieures du milieu, pendant l'évolution individuelle des sujets considérés »⁵³. Dans le premier volume de l'Année biologique, DELAGE & POIRAULT (1897), soulignaient l'importance de bien distinguer ces deux notions en reprenant les définitions de Georges Coutagne et faisaient remarquer qu'en dépit des efforts de Weismann, Galton, Lankester et Coutagne, on continuait à « appeler *acquis* des caractères innés ». Tout comme Yves Delage⁵⁴ et Lucien Cuénot⁵⁵, Georges Coutagne s'opposa vivement aux lamarckiens qui n'établissaient pas cette distinction, et aux très nombreux auteurs qui prétendaient démontrer l'hérédité des caractères acquis depuis 1883 (DELSOL, 1998). « Il est bien vrai, effectivement, qu'un grand nombre des faits qui ont été invoqués en faveur de l'hypothèse de l'hérédité des caractères acquis, peuvent assez facilement s'expliquer sans l'aide de cette hypothèse » (COUTAGNE, 1897b : 32). Il critiqua ainsi Saint-Loup et ses expériences de formation de doigts supplémentaires chez le Cochon-d'Inde (COUTAGNE, 1897a), Bonnier, pourtant son président de thèse, et ses expériences de transplantation de plantes alpines en plaine, ou encore Jordan et Nægeli et leurs expériences de transformation des Épervières alpines invoquées par Weismann (COUTAGNE, 1897b) : pour tous ces cas, « on ne [pouvait] rien conclure ni en faveur, ni contre l'hérédité des caractères acquis » (*ibidem*). Sur ce point, il était donc en plein accord avec Weismann : « *Des caractères acquis qui se transmettent*, voilà la proposition qu'ils défendent, et dont ils devraient fournir la preuve [...] *Jusqu'à présent on n'a pas encore une seule expérience capable de faire la preuve de cette hypothèse*. Il faudrait donc produire cette preuve, il faudrait invoquer des *expériences ne pouvant être interprétées que dans ce sens*. » (WEISMANN, 1892, cité par COUTAGNE, *ibidem*). Cette inversion de la charge de preuve constituait pour les biologistes une situation nouvelle, la réalité de l'hérédité des caractères acquis étant largement admise comme une évidence et cela depuis la nuit des temps (bien avant Lamarck). Georges Coutagne qui prit à la lettre les allégations de Weismann, proposa un schéma d'expérience théorique qui prouverait « même à la satisfaction de Weismann, qu'un caractère acquis est hérité⁵⁶ » (BURIAN, 1995 : 188), ou si ce n'est hérité, du moins héritable : « nous aurions enfin *une expé-*

rience établissant bien nettement que des caractères acquis se transmettent » (COUTAGNE, 1897b : 34).

Georges Coutagne avait constaté dans ses expériences de 1896 et 1897 avec les Vers à soie que les « longues éducations, peu ou pas chauffées, donnaient des cocons plus pesants, et amélioraient la richesse en soie » (COUTAGNE, 1902b). Fondée sur ce constat, l'expérience proposée le 25 janvier 1895 par Georges Coutagne aurait consisté, sur plusieurs années, à comparer la qualité en soie de deux lots de Vers à soie éduqués dans les mêmes conditions, sauf à partir du 4^e âge où l'un aurait été chauffé à 18°C, l'autre à 25°C, *toutes autres choses égales*. Une expérience encore plus probante aurait été d'éduquer ces Vers encore une année supplémentaire, à la même température cette fois, pour vérifier que l'amélioration observée sur l'un des lots fut bien l'effet d'une acquisition (« hypertrophie acquise des glandes »). Mais l'expérience, avait précisé Georges Coutagne, aurait encore été plus concluante si un élevage simultané servant de témoin était réalisé dans les mêmes conditions de température pendant toute la durée de l'éducation. Cette expérience ne fut jamais réalisée : Georges Coutagne ne disposait pas des équipements matériels lui permettant de régler et de maintenir constants tous les paramètres ; en revanche, il la soumit à la Société d'Agriculture, en cette séance du 25 janvier 1895 (COUTAGNE, 1897b), afin qu'elle fût réalisée dans le pavillon du Parc de la Tête d'Or, pourvu depuis un an, « de canalisations d'eau et de gaz, de thermorégulateurs et de thermomètres enregistreurs » qui auraient parfaitement convenu. Ce projet d'expérience qui devait répondre à l'une des questions les plus fondamentales de la biologie se posant à cette époque, fut bien accueilli, même par les non-tenant de l'hérédité des caractères acquis. Ainsi, Yves Delage, directeur de l'Année biologique, « appréciait tellement la manière avec laquelle Coutagne avait planifié à l'avance son expérience décisive, qu'il utilisa de longues citations de l'article de Coutagne sur l'expérimentation de l'héritage des caractères acquis, dans son introduction au chapitre de l'hérédité du premier volume de l'Année biologique⁵⁷ » (BURIAN, 1995 : 189).

À défaut de pouvoir expérimenter lui-même l'hérédité des caractères acquis, Georges Coutagne entreprit d'étudier la sélection des caractères innés, dans un but d'amélioration des races.

⁵³Ici « évolution » a le sens de développement, comme il était d'usage à l'époque.

⁵⁴Yves Marie Delage (1854-1920), zoologiste français, généticien, classiquement rattaché au néolamarckisme mais dont les idées, à l'instar de celles de Georges Coutagne, étaient bien différentes. Il fonda (1895) et dirigea la revue l'Année biologique, actuellement nommée *Biofutur*. Lire LOISON (2006).

⁵⁵Lucien Cuénot (1866-1951), biologiste français qui s'occupa essentiellement des questions de génétique. Il fut l'un des rares généticiens français à adhérer à la thèse de Weismann et à s'opposer énergiquement à la transmission des caractères acquis.

⁵⁶“In this study he [Georges Coutagne] specifies what it would take to prove, even to Weismann's satisfaction, that an acquired character is inherited”.

⁵⁷“Delage was so pleased with the manner in which Coutagne set forth his decisive experiment in advance that he quoted from Coutagne's paper on testing inheritance of acquired characters at great length in his introduction to the chapter on heredity in the first volume of *L'Année biologique*”.

L'hérédité des caractères innés

Georges Coutagne procéda de 1888 à 1897 à l'éducation et à la sélection de Vers à soie, à partir d'un lot A de 1888 qui servit de point de départ, jusqu'au lot QX de 1897, soit un total de 487 lots différents (Fig. 2 : Race jaune Défends). Les conditions d'éducation étaient les mêmes pour tous les Vers (nature et heure des repas, hygrométrie, température). Chaque année, les individus issus des cocons les plus soyeux étaient gardés, les autres éliminés. L'abondance du matériel, la variété des croisements et le fait que l'expérience ait été menée durant dix années consécutives permit à Georges Coutagne de rassembler un très grand nombre de notes, d'observations, de mesures qu'il consignait, chaque été, presque quotidiennement dans ses cahiers. Le caractère choisi par Georges Coutagne sans équivoque comme un caractère inné, était la richesse soyeuse des cocons, obtenue de la manière suivante :

La *richesse en soie* est le rapport, r , existant entre le *poids de la coque*, p , et le *poids du cocon*, P , celui-ci pesé au centigramme près. 4 585 cocons firent l'objet d'une double mesure, l'une pour la grandeur p , l'autre pour la grandeur P . Entre ces deux pesées, l'opération de décoconnage consistait à extraire sans l'endommager la chrysalide, afin de mesurer le poids de la coque vide ; ensuite la chrysalide était réintégrée dans son cocon, de façon à pouvoir éventuellement sélectionner le papillon qui en sortirait (COUTAGNE, 1891a).

Les résultats furent présentés à la Commission des Soies, année après année ; au terme de la septième, un premier bilan très positif concernant l'amélioration du rendement en soie par la sélection artificielle des caractères innés (richesse soyeuse) fut donné à l'Académie des Sciences, le 21 décembre 1894 : « M. Coutagne a, en sept ans, amélioré de cinquante pour cent le rendement en soie de la race qui lui a servi de point de départ ; sa race améliorée est présentement de vingt-cinq pour cent environ supérieure aux races les plus soyeuses actuellement exploitées par les sériciculteurs français [...] M. Coutagne [...] ne désespère pas de réaliser, d'ici huit ou dix ans, une amélioration de cent pour cent, c'est-à-dire [un] doublement de la richesse en soie » (COUTAGNE, 1895a), les calculs étant effectués sur la moyenne des 5 meilleurs mâles et des 5 meilleures femelles rencontrés chaque année. En 1902, Georges Coutagne put conclure victorieusement que le caractère « richesse

en soie » était passé en dix ans de 15,2 % à 23 % (COUTAGNE, 1902b) (Fig. 1), soit 66% d'amélioration, résultat supérieur à celui obtenu en botanique par Louis de Vilmorin⁵⁸, dans les années 1850, avec la teneur en sucre des Betteraves qu'il améliorait.

ANNÉES	RICHESSE EN SOIE MOYENNE DES :		
	5 meilleurs mâles	5 meilleures femelles	10 meilleurs cocons 5 de chaque sexe
1888.....	17,1 p. 100	14,0 p. 100	15,2 p. 100
1889.....	18,0 —	15,2 —	16,7 —
1890.....	19,8 —	16,1 —	17,6 —
1891.....	18,6 —	16,0 —	17,3 —
1892.....	20,8 —	16,7 —	18,5 —
1893.....	21,0 —	17,5 —	18,9 —
1894.....	22,5 —	18,4 —	20,2 —
1895.....	23,9 —	20,3 —	21,8 —
1896.....	22,2 —	18,1 —	19,8 —
1897.....	24,6 —	21,9 —	23,0 —

Fig. 1 - Tableau d'amélioration de la race Jaune-Défends, entre 1888 et 1897. Extrait de la Thèse (1902).

Il semble qu'à la lumière des résultats qu'il obtint, Georges Coutagne soit parvenu à une contradiction avec August Weismann. Georges Coutagne affirmait que si les *tendances héréditaires*⁵⁹ étaient immuables et que seule variait leur combinaison, alors et quel que fut le nombre de ces tendances, l'amélioration d'un caractère donné devait avoir une valeur limite correspondant au maximum donné pour la race non améliorée. D'autre part, une augmentation de la valeur moyenne du caractère était attendue, de sorte que les générations devenaient de plus en plus homogènes, avec une amplitude de variation moindre que celle observée dans la population initiale (Fig. 3). Or il observa une moyenne pour le caractère mesuré supérieure à celle attendue dans le cas d'un simple croisement des meilleurs producteurs entre eux, avec une amplitude de variation inchangée : « la sélection augmente progressivement la valeur moyenne de part et d'autre de laquelle oscille la valeur du caractère sur lequel est porté la sélection, sans que, d'autre part, la variabilité de ce caractère, par rapport à cette valeur moyenne, semble notablement diminuée » (COUTAGNE, 1902b : 187 ; 1925 : 335). Sur la base de quoi, il put affirmer que « la sélection des caractères innés [modifiait] les tendances héréditaires, et par suite, la variabilité des caractères [n'était] pas simplement le résultat de combinaisons différentes entre

⁵⁸Louis de Vilmorin (1816-1860) faisait partie d'une grande famille de producteurs de graines qui énonça, en 1856, sa méthode de sélection généalogique, dont les résultats inspirèrent largement Georges Coutagne.

⁵⁹Il est difficile de comprendre ce que représentaient ces « tendances héréditaires » qui ne correspondent pas forcément aux facteurs génétiques, sans doute à quelque chose d'intermédiaire entre le génotype et le phénotype. L'absence de définition claire de ces tendances héréditaires permettait d'échapper à la distinction claire entre génotype/phénotype.

Néanmoins, nous conservons la terminologie de Georges Coutagne pour une meilleure compréhension de ses idées.

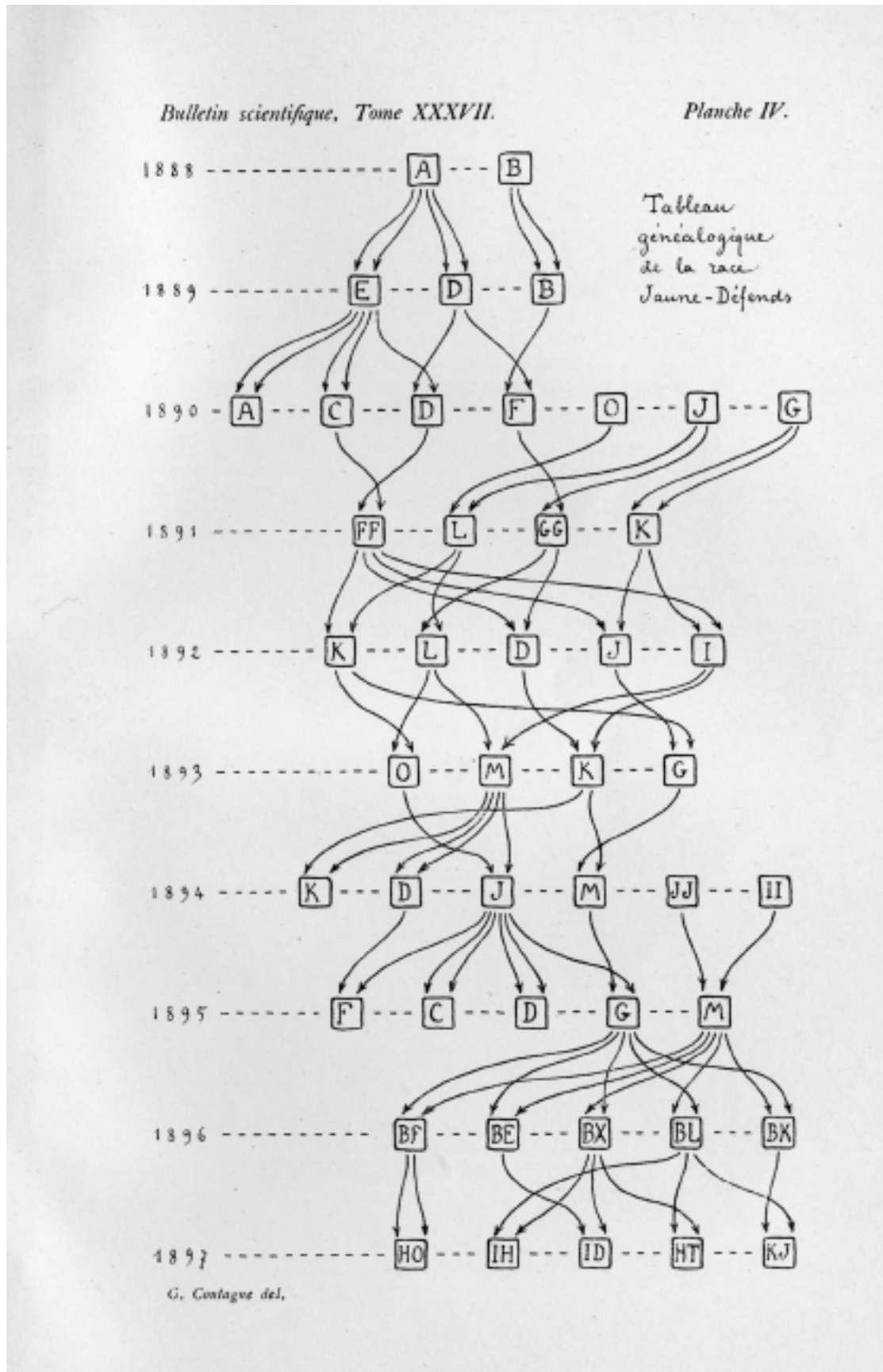


Fig. 2 - « Tableau généalogique de la race Jaune-Défends ». Extrait de la Thèse (1902).

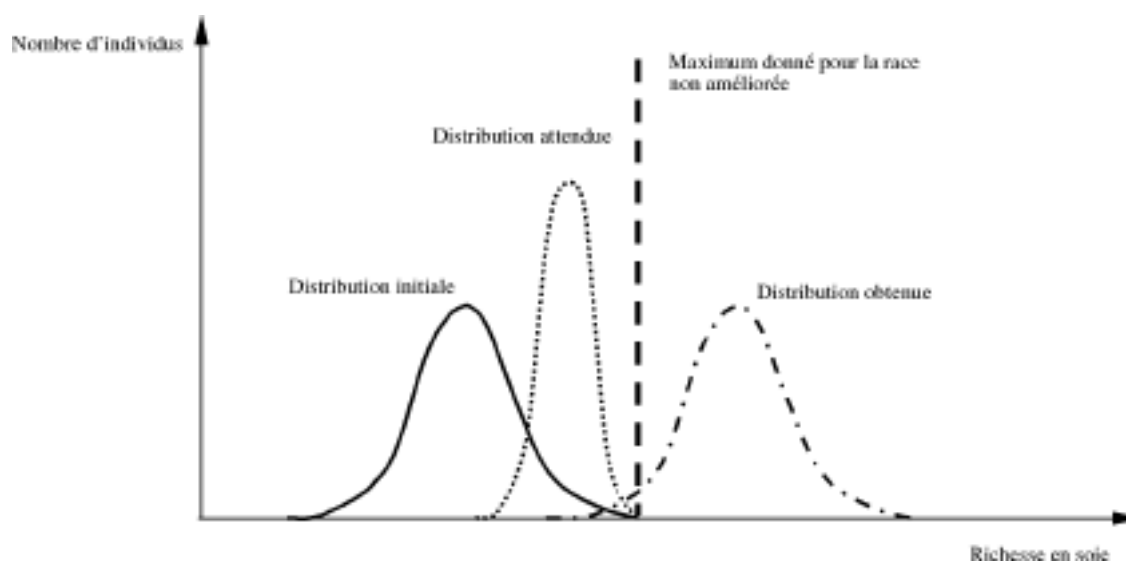


Fig. 3 - Courbes de distributions en fonction de la richesse en soie, chez une race non améliorée (d. initiale) et améliorée (d. obtenue). En théorie, on attend une augmentation des valeurs approchant le maximum théorique et un resserrement de la courbe (d. attendue) ; en pratique, la variabilité garde la même amplitude, mais la distribution obtenue dépasse le maximum donné pour la race non améliorée (d. obtenue).

un certain nombre de tendances héréditaires invariables » (*ibidem*)⁶⁰ ; ces résultats et leur interprétation expliqueront pourquoi Georges Coutagne ne sera jamais complètement weismannien.

D'autre part, il est probable que ce résultat ait amené Georges Coutagne à se convaincre que des caractères acquis sous l'effet de conditions mésologiques particulières pouvaient se transmettre à la descendance.

La thèse de Georges Coutagne

Ce n'est certainement pas un hasard si Georges Coutagne choisit le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, revue présentée par GAYON & BURIAN (1999) comme un bastion du néolamarckisme, pour publier sa thèse intitulée *Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie* (COUTAGNE, 1902b). Elle aurait été supervisée par Alfred Giard⁶¹, grand zoologiste, qui présentera les deux années suivantes, et au nom de Georges Coutagne, plusieurs communications de ce dernier sur les questions de génétique (darwinisme, mendélisme, etc.) à l'Académie des Sciences à Paris.

Le choix des Vers à soie ne fut justifié que pour des raisons méthodologiques :

« Ces petits animaux fournissent un matériel excellent. Chaque ponte donne 400 à 500 œufs. Les conditions externes n'ont presque pas d'influence sur le caractère richesse en soie, ou du

moins il est facile de réaliser pour tous les Vers dérivés d'une même ponte une similitude presque complète des conditions de milieu. Enfin, le caractère sélectionné, rapport du poids de la glande soyeuse au poids total de la chrysalide, fluctue largement, et il n'est pas question, comme pour les Haricots de Johanssen, de mesurer au microscope des dixièmes ou des centièmes de millimètres, mais simplement de peser des centigrammes, ce qui est bien autrement facile » (COUTAGNE, 1925 : 333).

Malheureusement, comme le remarquera Lucien Cuénot, le choix des Vers à soie, dont la variabilité est très forte, n'était pas le mieux approprié pour mener à bien cette expérience : « l'hérédité chez les Vers à soie est évidemment d'une complication beaucoup trop grande pour qu'il soit profitable de croiser des races mal connues et trop nombreuses » (CUÉNOT, 1911). MAILLOT & LAMBERT (1906) observèrent aussi que le traitement de décoconnage que devaient subir les Vers pouvaient être traumatisant et les affaiblir. D'autre part, comme le remarqua GUYÉNOT⁶² (1930 : 132), l'absence d'information sur le lot initial A (1888), l'amoindrissement de la qualité soyeuse observé deux fois en 1891 et 1896 (= « retours en arrière »), l'ajout de sang nouveau en 1889, en 1890 et en 1894 sont autant de circonstances ou de problèmes non résolus qui ont notablement affaibli la portée scientifique de ses expérimentations. Les problèmes rencontrés par Georges Coutagne étaient attribués à des soins imparfaits et les effets de la consanguinité liée à l'hybridation et à la sélection justifiaient cet

⁶⁰En 1925, Georges Coutagne, tout en reprenant sa citation, la nuancera dans ses conclusions : « Si je crois toujours devoir maintenir cette différence essentielle entre la variabilité continue et la variabilité discontinue [...], je reconnais que les innombrables recherches expérimentales provoquées par le mendélisme ont apporté une correction importante à mon ancien point de vue » (COUTAGNE, 1925 : 335).

⁶¹Alfred Giard (1846-1908), zoologiste français, généticien néolamarckien transformiste. Il dirigea le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, dès 1888. Il fut l'auteur de plusieurs centaines de publications dont une quarantaine en malacologie.

⁶²Émile Guyénot (1885-1963), biologiste français, professeur de zoologie à l'Université de Genève. Il s'occupa essentiellement de génétique et de physiologie expérimentale.

apport de sang nouveau. Malgré ces défauts, les résultats de Georges Coutagne en matière d'amélioration présentés dans sa thèse étaient très concluants.

Loin de s'arrêter aux questions d'hérédité des caractères acquis et innés et d'amélioration des races par la sélection artificielle que nous avons discutées précédemment, la thèse de Georges Coutagne intègre d'autres aspects plus fondamentaux : la nature des éléments porteurs d'hérédité, les causes de la variation, les facteurs qui stimulent la cœnogénèse (spéciation), la part de hasard dans la répartition des caractères dans la descendance, les lois qui président aux croisements et qui devaient le conduire sur les pas de Mendel et de Galton... sont autant d'éléments développés tout au long de son ouvrage. Fondée sur l'expérimentation, la thèse de Georges Coutagne se veut une étape préliminaire à une théorie synthétique capable d'expliquer la question primordiale de l'origine des espèces en intégrant tous les aspects liés à la reproduction sexuée et au polymorphisme.

Des biophores aux mnémons

C'est en 1900 que De Vries⁶³ redécouvrit les lois de Mendel⁶⁴ énoncées en 1865. Il fit appel à des corpuscules, les « pangènes » comme support de l'hérédité. Peu avant lui, pour étayer ses thèses, August Weismann, faisait intervenir ses « biophores », eux-mêmes structurés en entités plus petites, les « déterminants » – corpuscules « impossibles à vérifier » selon Georges Coutagne – et qu'il situait dans le noyau des cellules (tout comme les pangènes de De Vries) (PICHOT, 1999).

De nombreux biologistes, zoologistes ou botanistes proposèrent tour à tour des corpuscules théoriques pour expliquer le support de l'hérédité et, à partir de 1900, la disjonction des caractères observés dans la descendance.

M. Pichot ne signale pas les *mnémons* de Coutagne dans son ouvrage *Histoire de la notion de gène*, sans doute sont-ils restés peu connus et plébiscités uniquement par quelques biologistes comme Lucien CUÉNOT⁶⁵ (1903b) et plus tard John HALDANE⁶⁶ (1956). Pourtant, comme nous le rappellent M. Henri-Claude Coutagne et M. Georges Noachovich (*in*

TOURNIER, 2001 : 877-878), mais aussi Haldane, le généticien anglais, la prévalence du terme « gène » (1909) sur le terme « mnémon » (1902) ne trouve aucune justification particulière. « Il faut donc relativiser ici l'importance de Johannsen, sans pour autant majorer celle de Georges Coutagne généralement ignoré des historiens du gène [...] » (*ibidem*).

Néanmoins, comme le rappelle M. Pichot, il serait complètement anachronique de considérer les « idioplasmes » de Nägeli ou les « Pangènes » de De Vries comme des précurseurs de la notion de gène. Ainsi « le plasma germinatif de Weismann et le génome actuel nous paraissent très apparentés – au point qu'on peut parfois se demander quels ont été les progrès de la génétique au cours du siècle qui les sépare –, alors qu'en fait il s'inscrivent dans des sciences tellement différentes qu'on ne peut même pas les comparer » (PICHOT, 1999 : 9). Les « gènes » de Johannsen et les « mnémons » de Coutagne, tout conceptualisés qu'ils soient (voir ci-après), n'échappent pas à cette règle.

La prolifération des noms pour désigner les facteurs génétiques, suscita de vives réactions du fait de leur indémontrabilité ; qu'ils fussent appelés biophores, plasomes, pangènes, protomères ou idioplasmes⁶⁷, pour ne citer que les plus notoires, tous étaient fruits d'une grande spéculation et leur existence ne pouvait être prouvée d'aucune manière. « La multiplicité des théories concurrentes y sont autant de symptômes de la difficulté qu'il y eut à élaborer une notion de gène » (PICHOT, 1999). Les « mnémons » de Georges Coutagne se heurtèrent immédiatement à la critique : aussitôt proposés, aussitôt rejetés. « L'auteur [Georges Coutagne] a la fâcheuse idée d'imaginer un nouveau facteur matériel des caractères : le *mnémon* (n'avions-nous pas assez de tant d'autres qui n'ont pas fait faire un pas à la question). » (DELAGE, 1903 : LVII). Pourtant, si les *mnémons* n'étaient pas une découverte en soi et correspondaient bien à une nouvelle manière de nommer les « facteurs » de l'hérédité, ceux-ci avaient l'avantage, dans leur définition, de ne se prévaloir d'aucune substance ou forme particulière et de ne correspondre qu'à un concept et d'être définis uniquement par leur capacité à porter des « tendances héréditaires différentes » (COUTAGNE, 1902b : 184) et,

⁶³Hugo De Vries (1848-1935), botaniste hollandais qui, en voulant vérifier les résultats d'Alexis Jordan, redécouvrit les lois de Mendel, en même temps que Carl Correns et dans une moindre mesure Erich von Tschermak-Seysenegg. Il est également connu pour avoir élaboré une théorie basée sur les mutations. La question de la redécouverte des lois de l'hérédité par De Vries, qui a pu avoir ou non connaissance des travaux de Mendel, n'est toujours pas tranchée malgré différentes études à ce sujet (comm. pers. de M. Bange).

⁶⁴Johann Gregor Mendel (1822-1884), moine et botaniste, né en Moravie, considéré comme le père de la génétique par la découverte des lois qui portent son nom.

⁶⁵Il semble toutefois que Lucien Cuénot ait plus tard récusé les « théories mnémoniques » d'inspiration néolamarckienne (Henri-Claude Coutagne *in* TOURNIER, 2001)

⁶⁶John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964), généticien britannique, né à Oxford.

⁶⁷Pour bien montrer cette diversité, nous signalons ici une liste plus complète avec leurs auteurs (liste non exhaustive) : biogènes (Verworn), bioplastes (Altmann, Beale et Pfluger), biophores (Weismann), chondra (Rohde), déterminants (Weismann), gemmae (Haacke), gemmules (Darwin), gènes (Johannsen), idioblastes (Hertwig), idioplasmes (Nägeli), idiosomes (Whitman), inotagmata (Engelmann), microsomes (divers auteurs), micelles (Nägeli), mnémons (Coutagne), pangènes (De Vries), plasomes (Wiesner), plastidules (Elsberg et Haeckel), protomères (Heidenhain), somacules (Foster), tagmata (Pfeiffer), unités physiologiques (Spencer).

par suite, à expliquer la disjonction méiotique des caractères.⁶⁸ Les mnémons ne reposent pas sur des hypothèses qui feraient « résider les facteurs de l'hérédité dans des « particules représentatives ». » (COUTAGNE, 1903a). En réalité, les *mnémons* ont une définition tellement large qu'elle englobe avec elle tous les autres facteurs génétiques créés jusqu'ici, pour peu qu'on les ait débarrassés de leurs attributs hypothétiques et superfétatoires : « Les *Faisceaux de Micelles* de Nægeli, les *Pangènes* de De Vries, d'une part, les *Gemmules* de Darwin et les *Déterminants* de Weismann, d'autre part, sont donc des *mnémons*, mais des mnémons dont certaines particularités de structure et certaines fonctions ont été précisées, au moyen d'hypothèses plus ou moins ingénieuses et compliquées » (COUTAGNE, 1902b : 116, note infrapaginale).

D'une certaine manière donc, et par anachronisme, on peut admettre comme nous l'expliquait M. Michel Francou, que les termes « mnémons » et « taxies » de Georges Coutagne préfigurent les notions de génotype/phénotype (in TOURNIER, 2001 : 761).

Si nous allons plus loin dans l'étude des « mnémons », nous voyons que Georges Coutagne comparait les facteurs génétiques aux aires corticales (d'où le choix du nom « mnémon »). À la définition de la mémoire comme « *faculté de rappeler et de reproduire les idées et les notions produites par les objets extérieurs* », répondait celle de l'hérédité comme « *faculté de rappeler et de reproduire les états et les particularités de structure [...] produites par les circonstances extérieures* », cette dernière définition donnant une importance très forte à l'influence du milieu comme il le reconnaîtra lui-même. (COUTAGNE, 1902b : 188). Et plus loin d'ajouter : « si on montrait que la catégorie *hérédité* et la catégorie *mémoire* obéissent aux mêmes lois et dérivent probablement de la même cause, cette cause restant d'ailleurs inconnue, on n'en aurait pas moins réalisé un progrès scientifique considérable » (*idem* : 189). De là, il construisit son concept de « mnémon » par analogie directe avec celle de la mémoire, tout en répondant à Yves Delage qui estimait qu'il n'existait que deux manières de concevoir les facteurs élémentaires : « s'ils sont possibles, ils sont inutiles, s'ils sont utiles, ils sont impossibles⁶⁹ » (DELAGE, 1895 : 711). Georges Coutagne, en effet, estimait qu'il existait « une troisième manière, à laquelle peu de naturalistes [...] ont

encore pensé, de comprendre l'existence de ces facteurs élémentaires de l'hérédité. C'est de supposer que la localisation des tendances héréditaires, dans certaines régions des organites cellulaires, est analogue à la localisation, dans certaines régions du cerveau, des fonctions sensori-motrices afférentes aux différents appareils sensoriels, sensitifs et moteurs. » (*idem* : 190). Et de conclure, en citant Delage :

« « Je comprends, dit M. Delage, qu'un agrégat organisé ait une tendance à s'accroître dans un certain sens, mais je ne comprends pas qu'il puisse exister un facteur matériel indépendant pour déterminer cette tendance dans un agrégat voisin. » Je ne comprends certes pas mieux que M. Delage comment cela peut être ... mais je constate que cela est. La main de l'écrivain qui trace les lettres d'un mot, et le centre cortical de la mémoire des mouvements nécessaires à l'écriture, qui conserve le souvenir de chaque lettre, ne sont-ils pas précisément deux « agrégats organisés » distincts, dont l'un renferme un facteur matériel qui détermine la modalité des phénomènes qui se produit dans l'autre ? ».

Lorsque, plus tard, le gène sera universellement adopté à la suite de Johannsen, Georges Coutagne tentera à plusieurs reprises d'en (re)prendre la paternité : « j'appelais *mnémon* ce que, plus tard, JOHANNSEN a proposé d'appeler *gènes*, et *taxies* ce qu'on appelle maintenant *phénotypes*, mais en donnant à ce dernier terme un sens plus restreint et plus théorique » (COUTAGNE, 1925 : 334, note infrapaginale). Mais sans convaincre apparemment.

Lucien Cuénot fut l'un des rares à faire la promotion des mnémons⁷⁰ et à les réutiliser dans ses théories : en expérimentant avec des souris, il élaborera des hypothèses basées sur les *mnémons* (un mnémon ? un enzyme ? une couleur) qui, d'une certaine manière, préfiguraient la théorie de « un gène-un enzyme » de Beadle et Tatum⁷¹ (DUNN, 1965 ; HICKMAN & CAIRNS, 2003). À noter également que le mnémon a été réutilisé en neurosciences par CHERKIN (1966) pour désigner une unité de mémoire quantitative.

L'étude des croisements

Les expériences d'hybridation avec les Vers à soie, réalisées entre 1890 et 1898, conduisirent Georges Coutagne à des résultats nombreux et peu aisés d'interprétation compte tenu des difficultés relevées par Cuénot et Guyénot et dont nous avons parlé plus haut. Les expériences sur les croisements ne furent vraiment réalisées qu'à partir de 1892 et de manière méthodique qu'entre 1895 et 1897.

⁶⁸On retrouve d'ailleurs cette démarche de Georges Coutagne consistant à proposer des nouveaux noms lorsque règne une grande confusion dans les dénominations. Cf. Mollusques : taxinomie des *Unio* (in COUTAGNE, 1895a) et chapitre sur la nomenclature (*idem*).

⁶⁹La citation complète est la suivante : « si ces caractères élémentaires sont concrets, ils restent infinis en nombre et ne simplifient pas la question ; ils n'ont d'utilités que s'ils sont abstraits. Il n'y a pas à sortir de ce dilemme : s'ils sont possibles ils sont inutiles, s'ils sont utiles ils sont impossibles ». Apparemment Yves Delage ne faisait pas la distinction entre les caractères élémentaires (phénotype) et les facteurs élémentaires (génotype).

⁷⁰Lire par exemple l'introduction du chapitre XV – l'Hérédité de la 7^e année de l'Année biologique.

⁷¹«Cuénot proposed that the two pigments are made from a common *chromogène* as the result of the action of two distinct enzymes [...] Using the word "*mnémon*" (Coutagne 1902) for the inherited entity that holds the memory of how to make something, Cuénot proposed that three kinds of mnémon are responsible for the formation of the chromogen and the two enzymes and that these mnémons are inherited in a Mendelian fashion" (HICKMAN & CAIRNS, 2003).

Georges Coutagne réalisa ses premiers croisements en 1890 dans une perspective de sélection et d'amélioration des races. Se référant aux expériences de Cornevin⁷² en zootechnie et de Vilmorin en horticulture, il admit comme eux que le *croisement favorable la caenogénèse*, c'est-à-dire la spéciation : « Ne pouvons-nous pas espérer, dès lors, de voir apparaître, grâce à lui [le croisement], quelques caractères plus ou moins précieux, que nous pourrions fixer par la sélection [...] ? » (COUTAGNE, 1891a). Le caractère *richesse soyeuse* était pour Georges Coutagne un caractère très précieux puisqu'il devait permettre l'amélioration de la soie en qualité et quantité, apportant, à la sériciculture française, de grands progrès. Mais en effectuant ces croisements, il observa des faits déconcertants que sa curiosité l'amena à creuser davantage.

Sur un lot de Vers à soie de la race « Bagdad » (lot MM de 1891), Georges Coutagne étudia pour la première fois un cas très particulier de *polymorphisme condensé* (sans intermédiaire)⁷³ sur le caractère « couleur du ver » dans les premiers stades. Il recueillit à la première génération des vers *blancs* et des vers *moricauds* (ou noirs), sans intermédiaires, très minoritaires (11/1000). En faisant grainer séparément les papillons issus de chacun des lots, il obtint l'année suivante pour le lot présentant le caractère *blanc*, 9% de noirs et 91% de blancs ; pour le caractère *noir*, 25% de blancs et 75% de noirs. À la génération suivante, en sélectionnant les blancs issus des blancs, il obtint 100% de blancs, en sélectionnant les noirs issus des noirs, il obtint 13% de blancs et 87% de noirs⁷⁴, sans jamais observer le moindre intermédiaire. Il observa donc un premier cas de ségrégation de caractères qui n'était pas liée au sexe telles les observations rapportées par Darwin sur l'hétérostylie chez les plantes. Georges Coutagne avait reconnu l'hétérostylie comme un cas particulier de polymorphisme qu'il avait désigné sous le nom de *condensé*. Pour Georges Coutagne, « la sexualité [était] une sorte particulière de ditaxie qui paraît suivre, à certains égards, les mêmes lois héréditaires que les caractères polytaxiques à mnémons homodynames⁷⁵ » (COUTAGNE, 1903b). C'est probablement sur la base de ces résultats que Georges Coutagne commença en 1892 à multiplier les croisements.

« Ces insectes présentent quatre séries d'individus de formes distinctes :

mâles à vers blancs,
— — — noirs,

femelles à vers blancs,
— — — noirs. »
(COUTAGNE, 1895c : 48)

« Ce polymorphisme est assurément des plus singuliers, et il est surprenant qu'il n'ait pas été signalé, ni étudié jusqu'à ce jour » (*ibidem*).

Les expérimentations qu'il mena de 1895 à 1897, cette fois dans l'objectif de comprendre comment s'effectuait la répartition des caractères dans la descendance lors des croisements, lui permirent d'obtenir un certain nombre de lois qu'il énonça dans sa thèse. Georges Coutagne donna en premier lieu une définition du mot croisement comme étant « *l'union sexuelle de deux individus de types différents*, sans faire intervenir, dans l'idée ainsi définie, ni la nature de la différence des types des parents (différences d'espèces, de races, de variétés, de taxies), ni le degré de fécondité plus ou moins grande de cette union, ou des produits de cette union » (COUTAGNE, 1902b : 115). Puis, il décrivit dix cas (A-J) différents résultant des divers croisements effectués.

Nous pouvons regrouper et synthétiser les résultats de Georges Coutagne dans le tableau ci-après⁷⁶ (Fig. 4), en partant du croisement a1 x a2, lesquels étant définis comme deux modes du caractère a.

Ces résultats montrent d'abord la difficulté pour Georges Coutagne d'obtenir des lois claires ; celles-ci apparaissent confuses et complexes, ce qui est imputable d'une part au fait que les individus obtenus en F1 ne sont pas issus de lignées pures et d'autre part parce qu'il n'étudiait pas les résultats couple par couple, ce qui l'aurait aidé à comprendre, mais travaillait sur plusieurs couples à la fois.

Que put tirer Georges Coutagne de tous les résultats obtenus ? Tout d'abord, il montra qu'il pouvait y avoir soit *fusion*, soit *liquation*, soit *mélange hétérogène* des caractères, avec parfois un mélange de ces deux derniers modes. *L'alliance homogène*, obtenue avec le croisement Chang-Hai x Var, correspondait bien aux paires homodynames de Correns ; la *liquation*⁷⁷ concordait parfaitement à la *Spaltungsgesetz* de De Vries qui décrivait la disjonction des caractères allélomorphes. Georges Coutagne montra bien la dominance de certains caractères, soit totale (élimination d'un caractère, qui pouvait cependant réapparaître une génération plus tard), soit partielle, lorsqu'il obtint des mélanges hétérogènes, avec des proportions parfois proches de celles

⁷²Charles Cornevin (1846-1897), biologiste français, né à Montigny-le-Roi (Haute-Marne).

⁷³Par opposition à un *polymorphisme diffus* (avec nombreuses transitions et intermédiaires).

⁷⁴Le caractère *moricaud* est donc dominant.

⁷⁵Georges Coutagne qualifiait d'homodynames les mnémons qui restaient inaltérés, se partageant à 50% du caractère *a* et 50% du caractère *b*.

⁷⁶Par commodité, nous utiliserons F1, F2, Fn... pour désigner respectivement la première, la seconde ou la *n*ème génération.

⁷⁷Terme sans doute emprunté à l'électrometallurgie. Rappelons qu'entre 1898 et 1902, Georges Coutagne reconverti dans l'industrie électrochimique, mettait en place sa société La Volta.

<p>1^{er} cas : -en F1, <i>alliance homogène entre a1 et a2</i> (fusion, couleur intermédiaire) [A] -en F2 : <i>mélange hétérogène entre a1 et a2</i> (couleurs variées) [B] -en Fn : <i>formation d'une race homogène avec a1 et a2 fondus ?</i> (non testé) [C] -ou bien <i>aucune influence du caractère a2</i> (100% caractère a1 en F1) [E] -en F2 : <i>réapparition possible de a2</i> [F]</p> <p>2^e cas : -en F1, <i>liqutation par parties égales entre a1 et a2</i> (pas d'intermédiaires) [D] -en F2 et Fn : <i>nouvelles liquations par parties égales</i> [G] -<i>élimination possible d'un des deux caractères</i> [H] -ou bien <i>liqutation</i> (pour une partie des sujets F1) + <i>alliage homogène avec formation d'un nouveau caractère – a3</i> (pour une autre partie des sujets F1) [J] -en F2 et Fn : <i>liqutation entre a1, a2 et a3.</i> [J]</p> <p>3^e cas : -en F1, <i>mélange hétérogène entre a1 et a2 avec prédominance de a1</i> [I] -en F2 et Fn : <i>par sélection, fixation possible de a1</i> [I]</p>

Fig. 4 - Les différents cas obtenus après croisement de a1 x a2.

obtenues par Mendel. Mais la pléthore de résultats (100 croisements effectués entre 1895 et 1897 produisant un grand nombre de cas différents) et paradoxalement le manque d'expérimentation (nombre insuffisant d'années) ne permirent pas à Georges Coutagne d'interpréter de manière satisfaisante ses résultats, ni de dégager les lois qu'il recherchait. Il conclut d'ailleurs cette longue partie sur l'impossibilité, « vu le trop petit nombre de faits », que cela pût « servir de base à des considérations théoriques vraiment sérieuses » (COUTAGNE, 1902b : 147).

De manière peu convaincante, Georges Coutagne fit appel à ses mnémons pour tenter une explication de tous ces phénomènes « en se plaçant dans l'hypothèse de la division réductrice de l'idio-plasma (Weismann) » (COUTAGNE, 1902b : 145). Ainsi la *liqutation par parties égales* devait s'expliquer par une lutte de mnémons *homodynames*⁷⁸ (=de même force), tandis que la *fusion* profiterait d'une sorte de « compromis » que les mnémons passeraient, et qui, pour une raison inconnue, ne lutteraient pas. Le *mélange hétérogène* s'expliquerait par des proportions inégales des mnémons suite à la *division réductrice*. D'autre part, il pensait que la force des mnémons vaincus, et donc la tendance héréditaire portée par ceux-ci, s'affaiblissait avec les générations, jusqu'à disparaître. Pour expliquer la variété d'action des mnémons, Georges Coutagne supposait comme Weismann qu'il existait plusieurs mnémons distincts associés à chaque caractère, affirmation insoutenable pour Lucien Cuénot qui fit l'analyse de sa thèse (CUÉNOT, 1903a).

Redécouverte de la loi de Galton

Georges Coutagne retrouva la réduction des tendances héréditaires énoncée par Weismann à l'aide de ses déterminants. « Les proportions de chaque taxie sont déterminées très simplement, *comme si, dans chaque génération, l'influence d'un ascendant de n^e degré était le quart de celle de chacun des ascendants du (n-1)^e degré* » (COUTAGNE, 1902b : 132) (Fig. 5). Autrement dit pour un caractère donné, le « groupe père et mère (supposés homotaxiques) aura une influence égale à la moitié de celle de leur enfant. » (*ibidem*). Il conclut mathématiquement par la somme algébrique : $1/2 + 1/4 + 1/8 + 1/16 + \dots = 1$, redécouvrant ainsi la seconde loi de Galton⁷⁹. Il existe en effet deux lois de Galton, une première énoncée en 1885 et une autre en 1897 (BULMER, 1998). Georges Coutagne ne mentionna que la première, pourtant la loi qu'il exprimait était davantage à rapprocher de la seconde. Il utilisa cette loi, tout comme Galton, pour prédire la fréquence des caractères dans la descendance, à partir des caractères des ancêtres. Georges Coutagne illustra cet loi en prédisant les caractéristiques de la descendance sur un couple (ML x MH) dont il connaissait celles des ascendants sur quatre générations. La loi de Galton est bien évidemment erronée et si Georges Coutagne avait effectué le croisement dont il prédisait la descendance, il aurait dû se rendre compte que théorie et pratique ne concordaient pas. Malheureusement pour Georges Coutagne, ce croisement ne fut pas réalisé, puisqu'en 1898 il cessa ses activités de zootechnicien sériciculteur pour mettre en

⁷⁸Les termes *homodynamie* et *hétérodynamie* sont sans rapport avec les termes de Correns.

⁷⁹Francis Galton (1822-1911), généticien et statisticien anglais.

place la Volta lyonnaise. Nul doute cependant que s'il avait pu réaliser ce croisement, il aurait revu son hypothèse et modifié son calcul.

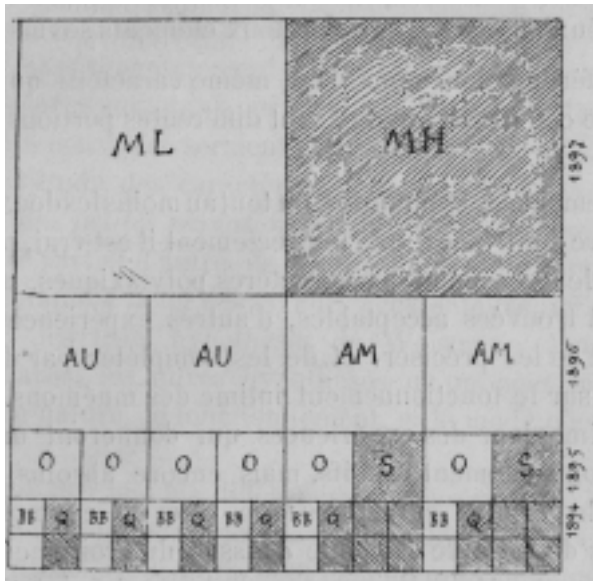


Fig. 5 - Déterminisme des caractères polytaxiques : représentation géométriques des influences héréditaires d'après la loi de Galton.

Conscient des difficultés rencontrées avec les phénomènes d'alliage, de mélange et de liquation (*idem* : 146), Georges Coutagne comprenait que ces phénomènes ne s'expliquaient pas avec la seule loi de Galton et il proposa de les expliquer en termes de lutte ou de compromis entre mnémions. Georges Coutagne pensait que la réalité devait être plus complexe que ne l'indiquait la loi de Galton et que d'autres lois devaient exister pour expliquer ces cas problématiques.

La loi de Galton s'appliquait fort bien aux caractères quantitatifs et à l'hérédité par mélange⁸⁰, réfutée par Mendel, et pas du tout à l'hérédité particulière. Pourtant, Georges Coutagne appliqua sa loi aux caractères polytaxiques. Si Georges Coutagne utilisait les vocables d'alliage et de liquation, c'est qu'il avait bien vu que les caractères ne se mélangeaient pas comme du sang mais s'interprétaient plus facilement en termes de facteurs élémentaires distincts : dans le terme d'alliage, il y a l'idée qu'on peut séparer et retrouver les éléments primaires, comme on peut isoler les métaux constitutifs d'un alliage. Les résultats expérimentaux obtenus avec les vers blancs et moricauds l'incitèrent à conserver l'idée de facteurs isolés.

La conséquence de la redécouverte de la loi de Galton l'amena donc à une contradiction majeure. En effet, dans le cas des caractères polytaxiques⁸¹, Georges Coutagne proposa de faire la somme des contributions de toute l'ascendance pour un caractère donné, en intégrant à cette vision la théorie du *continuum du plasma germinatif* et donnant toute leur signification aux *mnémions*, éléments doués de la faculté de se souvenir de toutes les générations précédentes. Georges Coutagne se trouvait en accord avec le biologiste allemand :

« On peut considérer, avec Weismann, chaque espèce d'êtres polyplastides comme un réseau indéfiniment ramifié de chaînes continues de plastides germinales (continuité du plasma germinatif), les différents *individus* de cette espèce n'étant que des édifices temporaires de plastides somatiques, chargés, soit d'assurer l'entretien du milieu nécessaire à la prolifération des plastides germinales, soit d'assurer de temps à autre la conjugaison binaire des plastides germinales appartenant à deux chaînes très différentes [...]. Les différents individus d'une même espèce peuvent donc être considérés comme de simples organes de cette espèce » (COUTAGNE, 1902b : 110-111).

La théorie de Weismann reposait en effet sur une conception préformationniste, l'individu récapitulant toute son ascendance. La vision de l'hérédité par Coutagne, comparable à celle de Weismann, supposait une mémoire infinie, avec le souvenir de toute l'ascendance, résultat que l'on pouvait voir dans la sommation infinie de Galton. Celle-ci s'accommodait fort mal avec la division réductrice, souvent mal comprise à cette époque, mais que Georges Coutagne reconnaissait comme vraie en écrivant explicitement qu'un parent ne transmettait que la moitié de ses mnémions à un de ses enfants. Georges Coutagne revendiquait d'un côté une mémoire infinie et de l'autre une amnésie mendélienne, sans se rendre compte du côté paradoxal de ses vues. Plus paradoxal encore, si l'on ajoute la théorie des caractères acquis, *a priori* incompatible avec Weismann !

Pour M. Pierre-Henri Gouyon, « l'hérédité weismanno-mendélienne est une hérédité extraordinairement amnésique. [...] Avec Weismann, on oublie tout ce qu'a fait le parent durant sa vie et on ne retient plus que ce qu'il a reçu lui-même de ses parents. [...] Avec Mendel, on oublie en plus la moitié des allèles parentaux, et on l'oublie définitivement. La part héritée étant divisée par deux à chaque génération [...] » (GOUYON, 2001 : 25). Cette vision d'hérédité amnésique est à la fois à l'opposé de celle de Georges Coutagne pour qui les notions d'hérédité et de mémoire se confondent, et en accord avec lui pour ce qui concerne la réduction de l'idioplasma.

⁸⁰Depuis des temps immémoriaux, on pensait que l'hérédité était basée sur des mélanges de fluides, d'où les termes demi-sang, quart-de-sang, etc. La loi de Galton appuyait l'hérédité par mélange et expliquait le problème de l'atavisme des caractères (*la mémoire retrouvée* de Georges Coutagne).

⁸¹Georges Coutagne distinguait les caractères polytaxiques, caractères pouvant se présenter sous deux ou plusieurs formes (ou taxies) distinctes, sans intermédiaires (ceux-ci ayant pu être supprimés au cours de l'Évolution), des caractères monotaxiques, se présentant sous une seule forme, généralement variable, avec de nombreux intermédiaires.

Dans le cas des caractères monotaxiques, Georges Coutagne constata que « les tendances héréditaires que transmettent les mnémions *sont elles-mêmes variables d'une génération à une autre génération*, ce qui est assurément un résultat complètement incompatible avec la théorie de Weismann considérée dans son ensemble » (*idem* : 185). Georges Coutagne fit de nouveau appel à ses résultats en amélioration pour expliquer le décalage de la courbe (Fig. 3) et reporter cette explication sur les tendances héréditaires transmises. C'est à cet endroit précis de la thèse qu'apparaît le plus, mais en filigrane, l'idée de l'hérédité des caractères acquis. Citant l'ère Tertiaire comme particulièrement marquée par les changements rapides, il écrivit que les influences du milieu devaient être « comme l'avait pressenti Lamarck, bien autrement importantes, comme facteur de cœnogénèse, que la sélection naturelle, à qui Darwin et Weismann [attribuaient] le principal rôle » (*idem* : 186). C'est l'un des passages les plus lamarckiens de l'œuvre de Georges Coutagne.

Georges Coutagne a-t-il redécouvert les lois de Mendel ?

La réexpérimentation des lois de Mendel chez les animaux est habituellement attribuée à William Bateson et Lucien Cuénot, à la suite des expérimentations de Correns, Tschermack et De Vries chez les plantes. Nous savons que les recherches de Georges Coutagne sur l'hybridité furent parmi les premières réalisées chez les Invertébrés (BANGE, 1993 : 357). Georges Coutagne rencontra les proportions attendues des lois de Mendel dès 1891. Mais absorbé par les aspects zootechniques, il manqua de proposer une interprétation claire pouvant expliquer ces proportions.

D'autre part, la redécouverte des lois de Mendel lui échappa complètement. En lisant les *Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie* parues en 1902, il ne fait aucun doute que Georges Coutagne travailla sans rien savoir des travaux de Correns et De Vries. Lucien Cuénot le déploiera beaucoup :

« Il est extrêmement regrettable que C. [Georges Coutagne], sans doute en raison de son éloignement d'un centre universitaire, ne connaisse que très peu la bibliographie ancienne sur l'hybridation et pas du tout la nouvelle ; les idées directrices qu'il y aurait puisées lui auraient permis d'interpréter d'une façon autrement intéressante les résultats fournis par son riche matériel ; les phénomènes de dominance, de disjonction des caractères dans les gamètes, les différents types héréditaires, mis en lumière par les immortels travaux de MENDEL, confirmés et étendus par CORRENS, TSCHERMAK, DE VRIES, BATESON, CUÉNOT, etc., sont d'une importance capitale pour la compréhension de l'hérédité ; et si C. [Georges Coutagne] les avait connus, nul doute qu'avec son ingéniosité et ses connaissances mathématiques, il aurait apporté

une contribution effective à nos connaissances [...] » (CUÉNOT, 1903a).

Lorsqu'il prit connaissance des lois de Mendel redécouvertes, Georges Coutagne réinterpréta presque immédiatement ses résultats à la lumière de ces lois. C'est donc rétroactivement que Georges Coutagne vérifia les lois de Mendel chez les animaux à la différence de Cuénot et Bateson qui expérimentèrent bien après mais dont les expérimentations avaient pour objectif la vérification de ces lois.

En 1904, Georges Coutagne reformula de la manière suivante, les résultats obtenus dans le cas de caractères polytaxiques entre 1891 et 1898 pour la race « Bagdad », avec le caractère dominant « ver noir », conformes aux prédictions mendéliennes (COUTAGNE, 1904a) :

$$\frac{(n-1)^2}{n^2} DD, \frac{n-1}{n^2} DR, \frac{n-1}{n^2} RD, \frac{1}{n^2} RR$$

(avec D, le caractère dominant et R, le caractère récessif ; proportions attendues à la n^e génération).

Selon cette formule, le nombre de sujets porteurs du caractère récessif « Ver blanc » éliminés successivement à chaque génération devait donc suivre la suite : 1/4, 1/9, 1/16, 1/25, 1/36, ...

Or les résultats obtenus par Georges Coutagne furent très proches de ces résultats théoriques⁸² puisqu'il obtint pour les sujets récessifs éliminés, les proportions suivantes :

27,6% (1892) ; 13,2% (1893) ; 9,2% (1894) ; 4,0% (1895) ; 4,5% (1896) ; 0,1% (1897) ; 0,0% (1898).

Mais dans les résultats obtenus pour la race « Jaune Var », il observa que les sujets « Ver blanc » étaient presque exactement deux fois plus difficiles à éliminer :

23,0% (1893) ; 19,8% (1894) ; 11,2% (1895) ; 8,0% (1896) ; 6,6% (1897) ; 2,4% (1898).

Georges Coutagne voyait dans cette série de valeurs, une incomplétude de la théorie mendélienne dans les cas d'hétérodynamie des mnémions et que les lois devaient être fondamentalement plus complexes.

Mais le problème soulevé par Georges Coutagne restait avant tout méthodologique : Georges Coutagne ne disposait pas de races suffisamment pures pour obtenir les résultats escomptés, y compris dans son lot « Bagdad ». Ceci expliquerait par exemple qu'« un croisement entre Bagdad vers blancs (forme récessive) [ait] fourni 9% de sujets à vers noirs, alors qu'il n'aurait dû y en avoir aucun » (CUÉNOT, 1904).

⁸²Lucien Cuénot écrira que Georges Coutagne a « retrouvé dans une série d'expériences sur les Vers à soie (race Bagdad), faite avant la redécouverte des lois de MENDEL, des pourcentages de sujets récessifs tout à fait voisins de la série théorique ». (CUÉNOT, 1904).

Conséquences sur le polymorphisme et la cœnogénèse

Les nombreuses difficultés que Georges Coutagne rencontra avec la génétique : sa théorie des mnémons à laquelle peu de personnes ne crut, ses résultats mendéliens incomplets – sans compter la réticence à embrasser l'ensemble de la théorie mendélienne –, ses résultats galtoniens parfois problématiques, etc., ne l'encouragèrent sans doute pas à poursuivre ses recherches dans ce domaine, dans un moment où ses nouvelles activités industrielles devenaient très importantes.

Dans *La sélection des caractères fluctuants*, publiée en 1925, longtemps après sa thèse, Georges Coutagne reprenait quelques-uns des résultats marquants de celle-ci, en éludant les questions mendéliennes et sa théorie des mnémons. C'est pourtant dans cet article, mûri, rédigé essentiellement en réponse à la parution de *L'hérédité* de GUYÉNOT (1924), reprenant de nombreuses idées générales déjà avancées dans sa thèse de 1902 que l'on comprend le mieux la pensée de Georges Coutagne. La thèse de 1902, en effet, aborde un trop grand nombre de

notions différentes et d'une complexité, qui, malheureusement, est indissociable dans son ouvrage d'une grande confusion. Cet article apporte un éclairage supplémentaire aux idées émises dans la thèse et nous étudierons les idées de la thèse concurremment avec cet article, malgré l'anachronisme généré par les vingt-trois années qui les séparent.

L'une des idées directrices de la pensée de Georges Coutagne réside dans la distinction essentielle existant entre les caractères mendéliens et les caractères fluctuants. Georges Coutagne appela les premiers, *caractères oligotropiques*, comme le nombre de doigts, par opposition aux seconds, désignés par les termes de *caractères polytropiques*, comme la couleur des cocons. Cette dualité des caractères déterminait une autre dualité représentée par les deux grands types de polymorphisme retenus par Georges Coutagne, le polymorphisme polytaxique ou diffus et le polymorphisme monotaxique ou condensé. Dans le premier cas, les taxies observées étaient donc une conséquence directe de la disjonction des caractères allélomorphes ; dans le second cas, les caractères fluctuants étaient caractérisés dans la descendance par un ensemble continu de variations ténues.

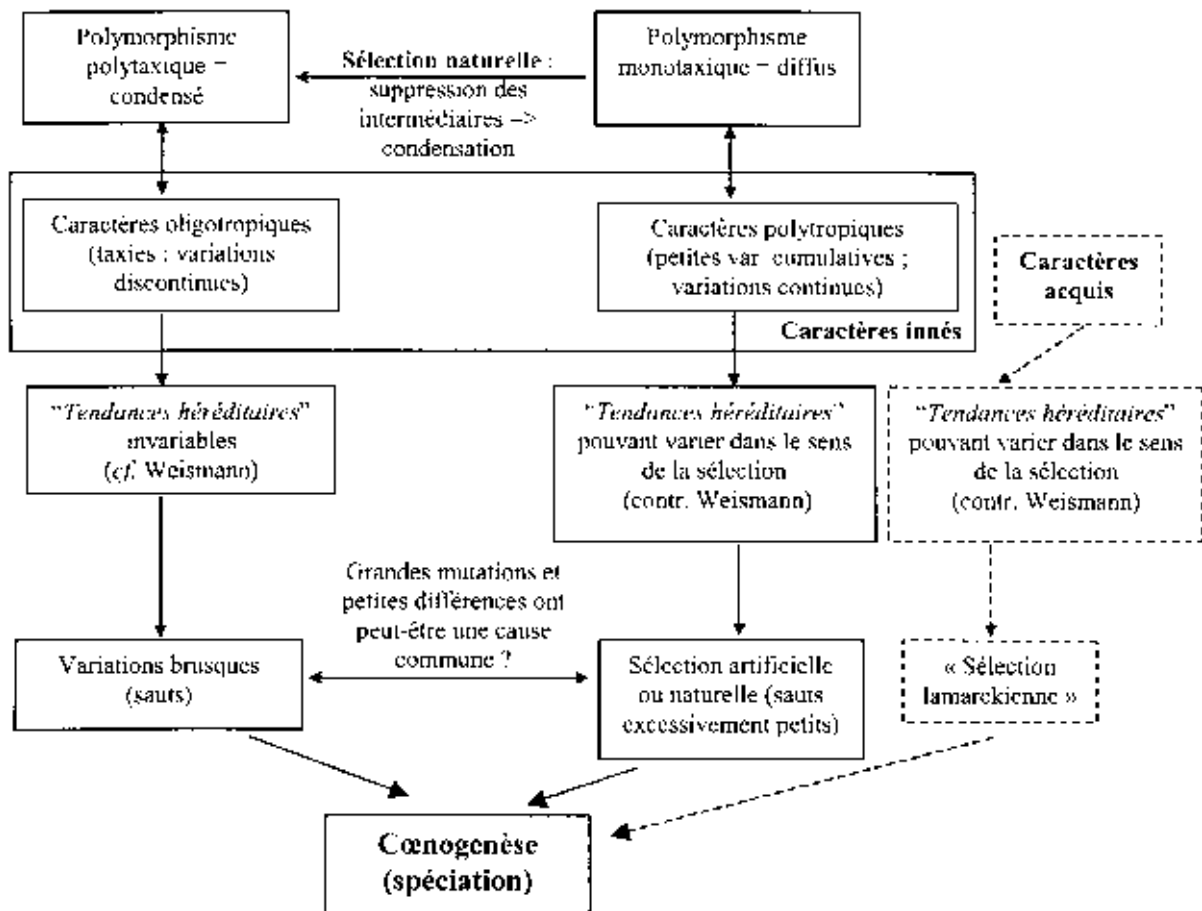


Fig. 6 - Relations existant entre la nature des caractères (oligotropiques ou polytropiques), le type de polymorphisme (diffus ou condensé) et la cœnogénèse.

Toute la dialectique de Georges Coutagne était résumée (Fig. 6) dans cette double corrélation entre la nature des caractères oligotropiques ou polytropiques et leurs tendances héréditaires, d'une part, et les polymorphismes monotaxique ou polytaxique, d'autre part.

L'origine des espèces (*cœnogenèse*), tout comme le polymorphisme, s'inscrivait logiquement dans ce schéma par le jeu de la sélection naturelle (ou artificielle). Nous voyons dans cette logique que Georges Coutagne était un gradualiste darwinien convaincu, la spéciation étant essentiellement le fait de la sélection naturelle en agissant sur les petites variations cumulatives. Une idée nouvelle, semble-t-il, était que les caractères observés (morphologiques) n'étaient pas toujours ceux sur lesquels s'effectuait la sélection naturelle, mais que ceux-ci pouvaient être corrélés à d'autres caractères (par exemple physiologiques), moins visibles, mais sur lesquels la sélection naturelle aurait pris (COUTAGNE, 1904b). La « sélection lamarckienne », comme il l'appelait, était rarement évoquée clairement, Georges Coutagne réservant l'hypothèse des caractères acquis comme une alternative possible à la sélection naturelle sur les caractères innés. Georges Coutagne était sans doute convaincu de l'hérédité des caractères acquis, mais restait le plus souvent prudent, et la maintenait le plus souvent à l'état d'hypothèse dans l'attente d'une preuve expérimentale : « je suppose qu'on admette l'hérédité des caractères acquis » (COUTAGNE, 1895d).

Les caractères mendéliens, en revanche, transmis de manière immuables d'une génération à l'autre (*cf.* Weismann), ne devaient offrir que peu de prise à la sélection naturelle. Dans sa thèse, Georges Coutagne, résolument préformationniste, faisait appel à la mémoire de tous les ancêtres pour expliquer les taxies observées, cette mémoire ralentissant l'Évolution. Si variation il devait y avoir, celle-ci ne pouvait s'expliquer que par une variation brusque (saut). Georges Coutagne hésitait toutefois à rapprocher ce « saltationnisme » qu'il avait également, quoique rarement, observé avec les caractères polytropiques, du mutationnisme de De Vries, préférant ne rien préjuger des causes à l'origine des variations brusques.

Ces grandes « mutations » pouvaient avoir, selon Georges Coutagne, la même cause que celle à l'origine des petites différences. De la même manière, le polymorphisme condensé pouvait être un polymorphisme diffus dont on aurait supprimé les intermédiaires. Sans oser aller au bout de sa théorie, Georges Coutagne entrevoyait une possible unification des deux grands types de polymorphisme et des deux types de caractères mendéliens et fluctuants, au détriment donc de cette séparation jugée essentielle.

Finalement Georges Coutagne eut raison, d'une certaine manière, de maintenir sa distinction jugée essentielle, car il étudiait deux problèmes génétiques en définitive complètement différents, l'amenant à considérer deux explications distinctes qu'il tenta vainement de concilier.

La couleur des Vers à soie n'exige en effet que peu de gènes ; si Georges Coutagne n'avait pas été accaparé par ses problèmes séricicoles, il aurait facilement retrouvé les lois mendéliennes en se concentrant seulement sur ce premier problème, et plus facilement encore en étudiant séparément la descendance précise de chaque couple. La richesse soyeuse, n'est pas comme le pensait Georges Coutagne, un excellent caractère ; le rapport *poids coque/poids cocon* ou le rapport *poids glande soyeuse/poids chrysalide* implique tellement de gènes, pratiquement tous, qu'il ne pouvait obtenir qu'une courbe de distribution gaussienne incluant de nombreux caractères et non représentative de la richesse en soie. Le problème de la richesse soyeuse était peut-être 50 ou 100 fois plus complexe que ce qui se passait avec la couleur des Vers à soie, comme le fit remarquer Lucien Cuénot. Par ailleurs, la couleur est peu sensible au milieu alors que la richesse en soie y est très sensible au contraire et l'obtention d'une lignée pure impossible, de la même manière qu'il est impossible d'obtenir une lignée pure sur la taille, ou pire sur le rapport taille/poids. *A contrario*, les expériences de Cuénot sur les souris furent décisives puisqu'il se focalisa sur la couleur en étudiant la descendance des couples, lui permettant de retrouver sans problèmes les proportions mendéliennes⁸³.

Les résultats expérimentaux de Georges Coutagne, bien que problématiques et contradictoires, lui servirent pourtant de base pour étayer des théories générales sur la spéciation, le confrontant à de nouveaux problèmes et à de nouvelles contradictions.

Georges Coutagne, néolamarckien ?

Une des idées originales de Georges Coutagne fut, nous l'avons vu, de concilier la continuité du plasma germinatif avec l'hérédité des caractères acquis. En combattant de manière égale les néolamarckiens négligeant l'importance de la sélection naturelle, et les ultra-darwiniens lui donnant une sur-importance, Georges Coutagne se positionnait à un niveau intermédiaire entre les weismanniens, et les anti-weismanniens, ou pour utiliser la dichotomie de COPE (1896), entre les préformationnistes et les épigénistes. Chez les premiers, les tendances héréditaires

⁸³Le déterminisme de la couleur des cocons des Vers à soie est toutefois plus complexe que celui de la couleur du pelage des souris. Georges Coutagne observa la dominance du caractère « cocon blanc » des races « Blanc des Alpes » et « Petit Blanc des Cévennes », sur le caractère « cocon jaune » de la race « Jaune Var », lui-même dominant sur le caractère « cocon blanc » de la race « Bagdad ».

restaient invariables, alors que chez les seconds, l'interaction permanente entre l'individu et son milieu, modifiait les tendances héréditaires dans le sens de la sélection. Nous avons vu dans le paragraphe précédent que Georges Coutagne rejoignait la vision des premiers pour ce qui concerne les caractères mendéliens, celle des seconds pour les caractères fluctuants. Dans le second cas, il ne faut donc pas être étonné du caractère actif parfois donné à l'influence des milieux (comme dans sa thèse), alors que dans ses *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*, celle-ci était décrite comme passive, laissant une place prépondérante à la sélection naturelle. On constate une évolution progressive vers la conciliation de ces deux approches.

Plus tard, dans le débat qui opposaient génétistes et épigénistes, Georges Coutagne s'opposa aux premiers qui prétendaient « faire rentrer tous les phénomènes héréditaires dans le cadre étroit du mendélisme » (COUTAGNE, 1924). Tout comme il eut des réticences à accepter la théorie weismannienne dans son ensemble, il hésita à accepter complètement le mendélisme. Reconnaisant les progrès effectués en génétique suite aux travaux de Weismann et de Mendel, il ne pouvait s'abstraire complètement de l'influence d'un certain nombre d'idées typiquement néolamarckiennes. La seule solution, pour Georges Coutagne, était de les rendre compatibles, de chercher une théorie unifiée, en acceptant cette dichotomie de caractères, mendéliens et fluctuants. Mais cette tentative reste peu convaincante et Georges Coutagne était bien conscient des problèmes soulevés par la cohabitation de ces différentes thèses, d'où un certain nombre d'hésitations, d'incohérences, de contradictions et d'explications qui nous paraissent floues. Du moins, il eut le mérite de s'attaquer aux vrais problèmes de son époque que l'absence des connaissances génétiques actuelles empêchaient de comprendre.

Enfin, s'il restait convaincu de l'hérédité des caractères acquis comme moyen favorisant la cœnogenèse, au même titre que les croisements et les variations brusques, Georges Coutagne n'était pas pour autant un lamarckien, tout comme il n'était pas non plus complètement darwinien. C'est pourquoi, de la même manière qu'on ne peut intégrer Yves Delage au camp des néolamarckiens (LOISON, 2006 : 155 et 166), il nous paraît trop réducteur de rattacher Georges Coutagne à ce courant. Son indépendance d'esprit l'a amené à réfléchir sur l'Évolution d'une manière à la fois complexe et originale, mais floue.

Georges Coutagne et la nature de la vie

L'un des aspects de la pensée de Georges Coutagne, présenté comme une profession de foi par M. Henri-Claude Coutagne (*in* TOURNIER, 2001 : 880-882), concerne le paradigme physico-chimique de la vie. Cet aspect est d'une grande importance dans la pensée de Georges Coutagne, imprégnant non seulement ses premiers travaux, mais servant également de conclusion philosophique à sa thèse.

Georges Coutagne, très influencé par Claude Bernard, intégrait à bon nombre de ses travaux une pensée clairement néo-vitaliste. Étant à la fois ingénieur, chimiste et biologiste, il reconnaissait qu'un grand nombre de phénomènes vitaux pouvait être ramené, par des lois déterministes, à des mécanismes physico-chimiques. Mais, à l'instar des néo-vitalistes, il conservait une spécificité à la vie, irréductible aux phénomènes physico-chimiques et consubstantielle à elle, l'hérédité. Sur ce point, il s'opposait vigoureusement aux mécanistes, à Giulio Fano qui comparait la matière vivante à un fil de cuivre, immergé dans une solution de sulfate de cuivre et parcouru par un courant électrique (COUTAGNE, 1895d) et surtout, comme nous l'avons évoqué, à Félix le Dantec⁸⁴ qui s'évertuait à comparer les organismes à des cristaux. Georges Coutagne répliquait : « On a jamais vu des sels se reproduire » (COUTAGNE, 1928) et concluait que « les seuls phénomènes vraiment caractéristiques de la vie [étaient] les phénomènes héréditaires » (COUTAGNE, 1895d).

Cette pensée bien ancrée chez Georges Coutagne, qui localisait la spécificité de la vie dans les phénomènes liés à la reproduction, resta inchangée de 1883 à sa mort. Ainsi, dans son opuscule sur la *Tératologie végétale* (COUTAGNE, 1883), Georges Coutagne concluait sur ces lignes : « C'est en majorité à cette science [tératologie végétale] qu'il revient d'étudier le mécanisme mystérieux de la vie, le jeu de ces forces cachées qui dirigent les phénomènes *organotrophiques*, c'est-à-dire les phénomènes essentiellement vitaux ». Un demi-siècle plus tard, dans une conférence malheureusement inédite et connue à travers le résumé qui en a été fait par Claudius Roux, *La vie est-elle un phénomène exclusivement physico-chimique ?*, Georges Coutagne réservait toujours cette part de mystère propre à spécifier les phénomènes vitaux : les lois vitales se superposaient aux lois physico-chimiques, là où les mécanistes les confondaient.

⁸⁴Félix Alexandre le Dantec (1869-1917), biologiste français, né à Plougastel-Daoulas (Finistère).

CONCLUSION

Dans cette étude, nous avons souhaité faire connaître le personnage généralement méconnu de Georges Coutagne. Tout en mettant de côté des pans entiers de sa vie, nous avons voulu mettre l'accent sur la diversité de ses activités scientifiques, qui semble émerger dès son intégration à la Société physiophile de Lyon, et approcher son œuvre à travers deux aspects fondamentaux de ses recherches en biologie : la malacologie, avec les questions sous-jacentes de notion d'espèce et de polymorphisme, et la sériciculture, avec, sous-entendues, les questions touchant à l'origine des espèces et à la génétique. Si ces deux grands aspects de la biologie ont fait l'objet des deux principaux écrits de Georges Coutagne, ils ne résument pas toute son œuvre.

La complexité de son œuvre scientifique ne peut être perçue que par une mise en réseau de tous les domaines explorés, de toutes les grandes questions posées, des problèmes rencontrés, liés ou non à la productivité, et des réponses techniques, mathématiques ou philosophiques apportées. S'ajoutent à cela, les cadres tantôt professionnels, tantôt intellectuels ou philosophiques, qui suscitérent des activités nouvelles ou orientèrent les idées et les expérimentations de Georges Coutagne.

Nous pourrions dire, tout d'abord, qu'il est le fruit de son environnement : Lyon, capitale de la Soie, mais aussi capitale de l'Horticulture à cette époque, influa directement sur les choix de Georges Coutagne qui devint tour à tour sériciculteur et horticulteur. Le cadre provençal le conduisit très logiquement à la botanique et à la viticulture ; tandis qu'en Tarentaise où il se laissa facilement emporter dans l'industrie de la houille blanche alors galopante, la malacofaune alpine devint l'objet d'études nouvelles.

À ces cadres professionnels se sont ajoutées des influences variées ; ainsi, l'environnement lyonnais avec la double-influence de Jordan et Locard l'aiguilla directement sur les problèmes de nomenclature et de la notion d'espèce, à partir des connaissances naturalistes acquises en botanique et en malacologie. Les problèmes liés à la productivité (viticulture et sériciculture) le portèrent vers les questions d'hybridation, d'amélioration et d'acclimatation des espèces. Ces dernières, ajoutées aux questions touchant à la notion d'espèce, le conduisirent à des recherches plus fondamentales encore, sur l'origine des espèces, la nature et le support de l'hérédité, en un mot la vie. Georges Coutagne était un biologiste.

Tous ses travaux avaient pour but de répondre à de grandes questions fondamentales, avec la même philosophie qu'Yves Delage, pour qui « toute recherche, pour avoir un réel intérêt, devait toujours viser la solution d'une question théorique » (DELAGE, 1895)

Par son esprit de synthèse et de logique, Georges Coutagne sut toujours tout lier en puisant dans ses connaissances variées : le physicien répondait au biologiste, l'ingénieur venait au secours du sériciculteur, le mathématicien aidait le botaniste, le poudrier servait l'agriculteur, et nous avons même pu voir le botaniste venir en aide au producteur industriel de soude pour se défendre des écologistes, ou l'ingénieur d'apporter les termes techniques de l'industrie électrochimique qui manquaient au généticien...

Un polytechnicien et un naturaliste donc, d'une grande rigueur scientifique, qui consacra sa vie à tenter de répondre aux questions les plus épineuses des sciences naturelles, comme la notion d'espèce et l'hérédité.

REMERCIEMENTS

Nous sommes redevables à de très nombreuses personnes, en premier lieu à la famille Coutagne : M. Christian Coutagne, M. Denis Coutagne (Musée Granet d'Aix-en-Provence) & M^{me} Marie-Jeanne Coutagne (Lycée Paul Cézanne, Université Catholique de Lyon), M. Henri-Claude Coutagne, M. Jean Coutagne & M^{me} Gabrielle Coutagne, M. Olivier Coutagne, M. Jacques Tournier et M^{me} Laëtitia Coutagne-Vivien.

Nos remerciements vont également à toutes celles et ceux qui nous ont aidé ou soutenu dans ce travail ; qu'ils trouvent ici l'expression de notre gratitude : M. Richard Burian (Virginia Polytechnic Institute and State University, Department of Philosophy), M. Jean Gayon (Université Panthéon-Sorbonne, Paris-I), M. Laurent Loison (Université de Nantes), M. Louis David (Académie de Lyon), M. Philippe Jaussaud (École Nationale Vétérinaire de Lyon), M. Olivier Perru (Université catholique de Lyon) et M. Michel Philippe (Muséum, Lyon). Nous remercions tout particulièrement M. Christian Bange (Université Claude Bernard, Lyon-I, Société linnéenne de Lyon), M^{lle} Laëtitia Dalla Corte et M. Jean-Claude Prudhomme (Université Claude Bernard, Lyon-I) pour la relecture appliquée qu'ils ont effectuée chacun dans leur spécialité, et les nombreuses suggestions qu'ils ont pu nous apporter.

Enfin, nous aimerions remercier les personnes qui nous ont facilité la consultation des archives ou aidé dans la recherche ou la numérisation de documents : M^{me} Laurence Bénichou (Bibliothèque municipale de Lyon), M. Didier Berthet (Muséum, Lyon), M. Gilbert Cabrol, M. Michel Catheland (Archives municipales de Lyon), M. Henri Girardi, M^{me} Christelle Lambert (Bibliothèque municipale de Lyon), M^{me} Anne-Marie Malaveille (Université Claude Bernard, Bibliothèque Universitaire-Sciences), M. Virgile Marengo (Muséum, Lyon), M^{me} Régine

Mazauric (Archives départementales de l'Hérault), M^{me} Isabelle Mercelot (Bibliothèque municipale de Lyon), M^{me} Vivienne Miguët (Archives départementales de l'Hérault), M. Marc Murcia (Bibliothèque Universitaire Saint-Charles), M^{me} Henriette Pascal (Archives départementales de l'Hérault), M. Daniel Pavon (Muséum d'Aix-en-Provence), M^{me} Michèle Richardet (Université Claude Bernard, Lyon-I, Bibliothèque Universitaire Santé), M. Philippe Richoux (Université Claude Bernard, Lyon-I), La Bibliothèque nationale de France (*BnF/Gallica*).

Abréviations et signes utilisés dans la transcription des manuscrits

// : raturé dans l'original
 || : inséré dans l'original
 [b. p.] : note de bas de page dans l'original
 [] : ajouté ou modifié par les auteurs
 ms. : manuscrit

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARVET-TOUVET C., 1886 – Commentaire sur le genre *Hieracium*. *Comptes rendus de l'Association française pour l'Avancement des Sciences*, 14^e session (Congrès de Grenoble 1895), *Seconde partie – Notes et mémoires* : 426-436. Paris. (séance du 14 août 1885).
- BANGE C., 1993 – J.V. Viviant-Morel, collaborateur et témoin d'Alexis Jordan. *Bulletin mensuel de la société linnéenne de Lyon*, **62** (10) : 350-362.
- BANGE C., 1997 – Alexis Jordan et les partisans de « l'école analytique » devant les hybrides végétaux interspécifiques. *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, **4** (2) : 129-146.
- BANGE C., 2000 – Les taxons jordaniens dans les flores régionales du bassin du Rhône et la réception du jordanisme à Lyon et à Genève (1850-1900). *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, **7** (1) : 59-76.
- BEAUVÉRIE J., 1931 – Trois mécènes de la botanique : Benjamin Delessert, Edmond Boissier, Prince Roland Bonaparte. *Discours de réception à l'Académie des Sciences, Belles-lettres et Arts de Lyon prononcé dans la Séance publique du 16 décembre 1930*, Société Anonyme de l'Imprimerie Alexandre Rey, Lyon, p. 4-10, 1 pl. n. & b.
- BOURGUIGNAT J.R., 1881 – Matériaux pour servir à l'histoire des mollusques acéphales du système européen. Vol I (mai 1880-mai 1881). Imprimerie de S. Lejay et Cie, Poissy, 387 p.
- BULMER M., 1998 – Galton's law of ancestral heredity. *Heredity*, **81** (5) : 579-585. The Genetics Society, Midlothian.
- BURIAN R.M., 1995 – Coutagne, Delage, and the Reception of Weismann in France. *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la vie*, **2** (2) : 182-192.
- CARRÉ F., 1991 – Notes pour une Histoire de la Malacologie Continentale en France. *Vertigo*, **1** : 5-19.
- CHERKIN A., 1966 – Toward a quantitative view of the engram. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **55** (1) : 88-91. National Academy of Sciences in Washington, DC, USA (Janvier 1966).
- CHEVALLIER A., 1929a – Georges Coutagne (1854-1928). *Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture tropicale*, **9** : 86-89.
- CHEVALLIER A., 1929b – Georges Couderc (1850-1928). *Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture tropicale*, **9** : 89-94.
- CONRY Y., 1993 – Comment a-t-on pu être néo-lamarckien en France (1843-1930) ? *Nuncius, Annali di Storia della Scienza*, **8** (2) : 487-520.
- COPE, E.D., 1896 – The primary factors of organic evolution. *The Philosophical Review*, **5** (6) : 644-648. (Nov. 1896).
- COUTAGNE G., 1872 – Observation sur la symétrie chez les végétaux. *Annales de la Société physiophile de Lyon*, n°1 (décembre 1871-juillet 1872) : 9. Lyon, Imprimerie administrative de Pitrat Ainé. (séance du 9 mars 1872).
- COUTAGNE G., 1873a – Sur la *Scolopendrium officinale* Sm. à Saint-Fonds et sur

- l'*Asplenium Halleri* (de C.) à Saint-Romain au Mont-d'Or. *Annales de la Société physio-phile de Lyon*, n°2 (janvier-juillet 1873) : 42. Lyon, Imprimerie administrative de Pitrat Ainé. (séance du 18 janvier 1873).
- COUTAGNE G., 1873b – La fécondation par les Insectes des Orchidées (d'après Darwin) et Observations faites sur l'*Orchis laxiflora* Lamk. à Yvoir et à Dardilly. *Annales de la Société physio-phile de Lyon*, n°2 (janvier-juillet 1873) : 69-72. Lyon, Imprimerie administrative de Pitrat Ainé. (séance du 21 mai 1873).
- COUTAGNE G., 1874 – Caractères spécifiques de quelques coquilles appartenant aux genres *Cyclas* et *Specyidium*, recueillies sur les bords de la Saône, à Albigny. *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques de Lyon*, n°1 (juillet 1873-octobre 1874) : 10. Lyon, H. Georg. (séance du 19 août 1873).
- COUTAGNE G., 1881a – Notes sur la faune malacologique de la partie centrale du Bassin du Rhône. *Annales de la Société linnéenne de Lyon* (N.S.), **28** [1881] : 1-55. Lyon, 1882. (séance du 14 mars 1881).
- COUTAGNE G., 1881b – Note sur l'emploi de cartes géologiques spéciales pour l'étude des ploiments, contournements et ruptures que présentent les terrains stratifiés. *Annales de la Société linnéenne de Lyon*, **XXIX** : 1-12 (1882) (séance du 7 novembre 1881).
- COUTAGNE G., 1882 – De l'influence de la température sur le développement des végétaux. *Annales de la Société Botanique de Lyon*, **9** (2) : 81-127 [1880-1881]. Lyon, Association typographique.
- COUTAGNE G., 1883 – Tératologie végétale. Les fasciations. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, **13** (151) : 81-83 (1^{er} mai 1883). Paris.
- COUTAGNE G., 1884 – Révision sommaire du genre *Moitessieria*. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, **13** (155) : 129-132 (1^{er} septembre 1883), (156) : 143-147 (1^{er} octobre 1883); **14** (165) : 105-110, pl. III n. & b. (1^{er} juillet 1884). Paris. [Separatum (1884) : p. 9-28, pl. III n. & b.].
- COUTAGNE G., 1886 – Description de quelques Clausilies nouvelles de la faune française. *Annales de la Société malacologique de France*, **2** [1884-1886] : 229-236. Paris, mai 1886.
- COUTAGNE G., 1891a – Sur l'amélioration des races européennes de vers à soie. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **5** : 1-42 [1889-1890]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.
- COUTAGNE G., 1891b – Les régions naturelles de la France. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, **21** (248) : 168-174 (1^{er} juin 1891). Paris.
- COUTAGNE G., 1892a – Le nouveau parasite du mûrier, *Diaspis pentagona*. Rapport à la Chambre de commerce de Lyon. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **6** : 1-24, pl. I n. & b. (*G. Cout. del.*) [1891] + annexes : « documents complémentaires » : 26-44 . Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.
- COUTAGNE G., 1892b – De l'influence du calcaire sur les vignes américaines. *Comptes rendus de l'Association française pour l'Avancement des Sciences*, **20^e** session (Congrès de Marseille 1891), *Seconde partie – Notes et extraits* : 853-858. Paris. (séance du 22 septembre 1891) [Separatum (1892) : p. 1-6].
- COUTAGNE G., 1893 – Première note sur le polymorphisme des végétaux. *Annales de la Société Botanique de Lyon*, **18** : 163-174 [1891-1892]. (séance du 28 août 1892).
- COUTAGNE G., 1895a – Sur les opérations de sélection poursuivies depuis 1888 en vue de l'amélioration du rendement en soie des cocons. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon*, 7^e série, **2** [1894]. Lyon. *Procès verbaux*, p. XCVIII-XCIX. (séance du 21 décembre 1894).
- COUTAGNE G., 1895b – Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon*, 7^e série, **2** [1894] : 396-460 ; **3** [1895] : 290-452. Lyon. (séance du 9 novembre 1894). [Separatum : Id. + p. 1-227, Lyon (Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.) 1895].
- COUTAGNE G., 1895c – Sélection des vers à soie. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport*

- présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative, **7** : 61-72, pl. II n. & b. [1893-1894]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.
- COUTAGNE G., 1895d – La biologie dans ses rapports avec les sciences physico-chimiques. *Revue scientifique (Revue rose)*, (32^e année, 4^e série) **3** (11) : 326-330. (16 mars 1895). Paris.
- COUTAGNE G., 1897a – Analyse : Remy Saint-Loup. Sur une modification morphologique de l'espèce et sur l'hérédité des caractères acquis. Sur la formation d'un caractère anatomique et sur l'hérédité de cette acquisition. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **1** [1895] : 479. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).
- COUTAGNE G., 1897b – Remarques sur l'hérédité des caractères acquis. Rapport à la Chambre de commerce de Lyon. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **8** : 1-24 [1895-1896]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.
- COUTAGNE G., 1897c – Georges Coutagne. Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **1** [1895] : 297-302. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre X – Le polymorphisme, la métamorphose et l'alternance des générations).
- COUTAGNE G., 1897d – Expérience de sept années sur quelques producteurs directs. *Le Progrès agricole & viticole*, **14** (52) : 733-738, 1 pl. (*G. Cout. phot., phototypie Berthaud*) (26 décembre 1897). Montpellier.
- COUTAGNE G., 1902a – Les Mollusques de la Tarentaise. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (IV^e série) **32** (379) : 137-149 (1^{er} mai 1902), (380) : 157-161 (1^{er} juin 1902). Paris.
- COUTAGNE G., 1902b – Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, **37** : 1-193, pl. I-III n. & b. (*G. Cout. phot.*). Imprimerie L. Danel ; IV-IX n. & b. (*G. Cout. del.*) [Thèse].
- COUTAGNE G., 1903a – Sur les facteurs élémentaires de l'hérédité. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **137** (juillet-décembre 1903) : 1075-1077. Paris. (séance du 14 décembre 1903). (Présenté par M. Alfred Giard).
- COUTAGNE G., 1903b – Sur les croisements entre taxies différentes. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **137** (juillet-décembre 1903) : 1290-1292. Paris. (séance du 28 décembre 1903). (Présenté par M. Alfred Giard).
- COUTAGNE G., 1904a – De la sélection des caractères polytaxiques dans le cas des croisements mendéliens. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **138** (janvier-juin 1904) : 298-300. Paris. (séance du 1 février 1904). (Présenté par M. Alfred Giard).
- COUTAGNE G., 1904b – De la corrélation des caractères susceptibles de sélection naturelle. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **138** (janvier-juin 1904) : 232-234. Paris. (séance du 25 janvier 1904). (Présenté par M. Alfred Giard).
- COUTAGNE G., 1908a – Stations disjointes de Mollusques terrestres ; colonies récemment fondées ou récemment découvertes ? *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (IV^e série) **38** (448) : 84 (1^{er} avril 1904). Paris.
- COUTAGNE G., 1908b – *Helix melanostoma*. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (IV^e série) **38** (450) : 126-127. (1^{er} avril 1908). Paris.
- COUTAGNE G., 1923 – *Deuxième note sur les lupins. Cultures et observations de 1922*, 34 p. [33-68]. Lyon, Imprimerie Alexandre Rey.
- COUTAGNE G., 1924 – Acclimatation. *Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon. Sciences et Lettres*. Troisième série, **18** : 193-216. Paris (Jean-Baptiste Baillièrre et fils) et Lyon (Imprimerie Alexandre Rey). (séance du 24 avril 1923).
- COUTAGNE G., 1925 – La sélection des caractères fluctuants. *Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, **5** (45) : 331-338. Paris, 31 mai 1925. – Communication à la Société Linnéenne de Lyon. (séance du 9 mars 1925). *Inédit*.
- COUTAGNE G., 1928 – *La vie est-elle un phénomène exclusivement physico-chimique ?* Académie

- des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon. (séance du 26 juin 1928). *Inédit*.
- COUTAGNE G., 1929 – Les Mollusques de la Tarentaise. *Annales de la Société linnéenne de Lyon*, (N. S.) **74** [1928] : 7-79. Lyon, Joannès Desvigne.
- CUÉNOT L., 1903a – Coutagne (Georges). Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **7** [1902] : 382-384. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).
- CUÉNOT L., 1903b – Hypothèse sur l'hérédité des couleurs dans les croisements des souris noires, grises et blanches. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, **55** : 301-302. Paris.
- CUÉNOT, 1904 – Coutagne. De la sélection des caractères polytaxiques dans le cas des croisements mendéliens. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **9** [1904] : 309-310. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).
- CUÉNOT L., 1911 – Kellogg (Vernon L.). Hérité chez les Vers à soie. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **13** [1908] : 315. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).
- DANCE S.P., 1970 – « Le Fanatisme du Nobis » : a study of J.R. Bourguignat and the « Nouvelle École ». *Journal of Conchylology*, **27** (2) : 65-86, pls 1-4. London.
- DAUTZENBERG PH., 1899 – Unionidés du bassin de la Seine par Henri Drouët. *Journal de Conchylologie*, **47** : 155. Paris, Fischer.
- DELAGE Y., 1895 – *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*. Paris, Reinwald, I-XIV, 878 p. + 26 p.
- DELAGE Y., 1903 – Chapitre XV. L'Hérédité. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **7** [1902] : LVI-LVIII. Paris, Schleicher Frères Éditeurs.
- DELAGE Y. & POIRAULT G., 1897 – Georges Coutagne. Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **1** [1895] : 293-294. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre X – Le polymorphisme, la métamorphose et l'alternance des générations).
- DELSOL M., 1998 – *L'hérédité des caractères acquis*. Collection Que sais-je ? Paris, Presses Universitaires de France, 128 p.
- DOBZHANSKY T., 1935 – A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*, **2** (3) : 344-355.
- DOLLFUS G., 1896 – Considération sur la délimitation des espèces animales. *Feuille des Jeunes Naturalistes* (III^e série) **27** (313) : 3-6. (1^{er} novembre 1896).
- DUCURTYL G., 1873 – Exposé général de l'organisation des mollusques acéphalés bivalves. *Annales de la Société physiophile de Lyon*, n^o2 (janvier-juillet 1873) : 57-58. Lyon, Imprimerie administrative de Pitrat Ainé. (séance du 26 mars 1873).
- DULAC J. (ABBÉ), 1886 – *Mélanges botaniques : plantes nouvelles, critiques, monstrueuses, rares*. Paris, Savy, I-XXIII, 484 p.
- DUNN L.C., 1965 – *A short history of Genetics: The development of some of the main lines of thought: 1864-1939*. McGraw-Hill Book Co., New York, 261 p.
- FALKNER G., RIPKEN Th.E.J. & FALKNER M., 2002 – Mollusques continentaux de France : liste de référence annotée et bibliographie. *Patrimoines Naturels*, **52** : 5-20.
- GAYON J. & BURIAN R.M., 2000 – France in the era of mendelism (1900-1930). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, série III, *Sciences de la vie*, **323** (12) : 1097-1106. (n^o spécial : 1900 : Redécouverte des lois de Mendel).
- GERMAIN L., 1930 – *Faune de France. Mollusques terrestres et fluviatiles (1^{re} partie)*, **21** : 1-477, I-VIII, pl. I-XIII. Paris.
- GERMAIN L., 1931 – *Faune de France. Mollusques terrestres et fluviatiles (2^e partie)*, **22** : 479-897, IX-XIV, pl. XIV-XXVI. Paris.
- GOUYON P.-H., 2002 – L'introduction de la génétique en France. Colloque « L'amélioration des plantes, continuités et ruptures »,

- Montpellier, octobre 2002.
<http://www.inra.fr/gap/vie-scientifique/animation/colloque-AP2002/Gouyon.pdf>
- GRINBERG I., 1998 – *Pomblière, fabrique de métaux depuis 1898. Un village-usine de Savoie dans la grande industrie*. Collection « Histoire industrielle ». Presses universitaires de Grenoble & Institut pour l'histoire de l'aluminium, 256 p.
- GUYÉNOT E., 1924 – *L'hérédité*. Paris, Gaston Doin & C^{ie}, 463 p.
- GUYÉNOT E., 1930 – *La variation et l'évolution. Tome deuxième. L'évolution*. Paris, Gaston Doin & C^{ie}, 414 p.
- HAAS F., 1969 – Superfamilia Unionacea. *Das Tierreich*, **88** : 1-663. Walter de Gruyter & Co., Berlin.
- HALDANE J.B.S., 1956 – *Biochimie et génétique*. Collection Bibliothèque scientifique et internationale. Presses Universitaires de France, Paris, 178 p.
- HICKMAN M. & CAIRNS J., 2003 – The centenary of the One-Gene One-Enzyme Hypothesis. Genetics Society of American. *Genetics*, Vol. **163** : 839-841, March 2003.
- LEVINS R., 1969 – Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of entomological society of America*, **15** : 237-240.
- LHERMINIER P., 1998 – L'hérédité avant la génétique. *Médecine Sciences*, **14** (3) : 1-12.
- LOCARD A., 1881 – Études sur les variations malacologiques de la partie centrale du Bassin du Rhône. *Annales de la Société d'Agriculture, d'Histoire naturelle et des Arts utiles de Lyon*, 5^e série, **3** (1880) : 189-748, 5 pl. Lyon.
- LOCARD A., 1883 – De la valeur des caractères spécifiques en malacologie. *Annales de la Société d'Agriculture, d'Histoire naturelle et des Arts utiles de Lyon*, 5^e série, **6** (1883) : 1-45. Lyon. [Separatum : 1-48, Lyon (Impr. Pitrat Ainé) 1883, pré tirage publié avant le volume].
- LOCARD A., 1884 – De la valeur des caractères spécifiques en malacologie. *Bulletins de la Société malacologique de France*, **1** (1) : 17-72. Paris. (Réimpression du précédent).
- LOCARD A., 1892 – De l'influence des milieux sur le développement des Mollusques. Études comparatives des diverses faunes malacologiques de France. *Annales de la Société d'Agriculture, d'Histoire naturelle et des Arts utiles de Lyon*, 6^e série, **5** : 5-137. Lyon. [Separatum : 1-140, Lyon (Impr. Pitrat Ainé) 1892, pré tirage publié avant le volume]
- LOCARD A., 1893 – *Conchyliologie française. Les coquilles des eaux douces et saumâtres de France. Description des familles, genres et espèces*. Paris (Jean-Baptiste Baillièrre et fils), 327 p.
- LOISON A., 2006 – Yves Delage (1854-1920) et l'hétérogénéité du néolamarckisme français. *Bulletin d'histoire et d'épistémologie des Sciences de la Vie*, **13** (2) : 143-167. Paris, Éditions Kimé.
- LOISON A., 2008 – Lamarckiens et darwiniens, un débat sur les mécanismes de l'évolution du vivant (1859-1940). Rappels historiques et épistémologiques. In Tirard S., Coquidé-Cantor M., *Pour un enseignement de l'Évolution*, Adapt-Vuibert (à paraître).
- LOTSY J.P., 1916 – *Evolution by means of hybridization*. Martinus Nijhoff, The Hague, Hollande, 164 p., 1 pl.
- MAILLOT E. & LAMBERT F., 1906 – *Traité sur le Ver à soie du Murier et sur le Murier*. Montpellier, Coulet et fils et Paris, Masson, 622 p.
- MAYR E., 1942 – *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, 334 p.
- MCOUAT G., 2001 – From Cutting Nature at Its Joints to Measuring It : New Kinds and New Kinds of People in Biology. *Studies in History and Philosophy of Science*, **32** (4) : 613-645.
- NÆGELI C. & PETER A., 1885 – *Die Hieracien Mitteleuropas. Monographische Bearbeitung der Piloselloiden mit besonderer Berücksichtigung der mitteleuropäischen Sippen*. Oldenbourg. München, 340 p.
- PICHOT A., 1999 – *Histoire de la notion de gène*. Collection Champs-Flammarion, Flammarion. Paris, 344 p.

- RIGOLLOT H., 1928 – Compte rendu des Travaux de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon pendant l'année 1928. *Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon. Sciences et Lettres*. Troisième série, **20** : 161-173. Paris (Jean-Baptiste Baillièrre et fils) et Lyon (Imprimerie Alexandre Rey), 23 décembre 1928.
- ROUX C., 1931 – Georges Coutagne, ingénieur et biologiste. Discours prononcé à ses funérailles (22 août 1928). *Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon*, 3^e série, Tome **XX**^e : 239-247, 1 pl.
- SAINT-LAGER J.-B., 1880 – Réforme de la nomenclature botanique. *Annales de la Société Botanique de Lyon*, 7 : 1-154.
- SERVAIN G., 1885 – Bourguignat Jules-René. *Revue biographique de la Société malacologique de France* : 41-76, 1 pl. lith. n. & b. Paris, M^{me} V^e Tremblay.
- TOURNIER J., 2001 – *L'Arboretum*. Tome II. Éditions Jacques Tournier, 1016 p.
- VIDAL F., 1984 – La vanité de la nomenclature. Un manuscrit inédit de Jean Piaget. *History and Philosophy of the Life Sciences*, **6** : 75-106. <http://www.piaget.org/piaget/6.6.html>.
- WEISMANN A., 1892 – *La durée de la vie. Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*, Paris, Reinwald, trad. Henri de Varigny.

Bibliographie de Georges Coutagne

Dans la bibliographie ci-dessous, les ouvrages et articles les plus importants sont mentionnés avec un astérisque (*). Malgré des recherches poussées, nous n'avons pu obtenir tous les articles de Georges Coutagne. Les articles connus uniquement par des références bibliographiques, en particulier Roux (1931), sont signalés par le symbole degré (°).

1872-1873 [1-18] – Communications à la Société physiophile de Lyon publiées dans les *Annales de la Société physiophile de Lyon*, n°1 (décembre 1871-juillet 1872) et n°2 (janvier-juillet 1873), Lyon, Imprimerie administrative de Pitrat Ainé. [ms. : Arch. SLL, Armoire 20, registre sans cote « Société Physiophile 1871 »]

- Projet de division de l'histoire naturelle en douze sections, n°1 : 7. (séance du 7 janvier 1872).
- Analyse des causes de changements de couleur chez le Caméléon, trouvées par M. Brücke, n°1 : 8. (séance du 21 janvier 1872).
- Observation sur la symétrie chez les végétaux, n°1 : 9. (séance du 9 mars 1872).
- Observations sur la source d'Yvoir, n°1 : 11 ; 25-29. (séances du 18 mai et du 9 juillet 1872).
- Observations sur les nids de Pie (description d'un nid de *Corvus pica*), n°1 : 11. (séance du 22 juin 1872).
- Présentation de fossiles de la molasse marine de Saint-Fonds, n°2 : 41. (séance du 18 janvier 1873).
- Communication sur la *Scolopendrium officinale* Sm. à Saint-Fonds et sur l'*Asplenium Halleri* (de C.) à Saint-Romain au Mont-d'Or, n°2 : 42. (séance du 18 janvier 1873).
- Conférence sur l'Homme de Solutré et ses outils, n°2 : 49-52. (séance du 26 février 1873).
- Compte rendu d'une excursion minéralogique faite dans les environs de Vaugneray [pyrites et vaugnérites], n°2 : 55-56. (séance du 19 mars 1873).
- Présentation du crâne et de la peau d'un rat d'eau [communication sur les campagnols], n°2 : 61-62. (séance du 2 avril 1873).
- Présentation de différentes plantes : *Myosotis sylvatica*, *Convallaria multiflora*, *Anemone ranunculoides* et *Arum vulgare*, n°2 : 64. (séance du 30 avril 1873).
- Compte rendu d'une excursion botanique dans l'Ain à Serrières [de Brières] et la Chartreuse de Porte, n°2 : 66. (séance du 30 avril 1873). – CUSIN M., 1873 – Quelques détails sur les plantes trouvées par MM. Coutagne et Siméan dans une herborisation faite à Serrières, Briord et la Chartreuse-de-Portes [avec Pierre Siméan]. *Annales de la Société botanique de Lyon*, Lyon, Georg, *Procès-verbaux* : 114 (séance du 8 mai 1873).
- Présentation d'Orchidées et Communication sur les Orchidées : remarque sur l'*Orchis simia* du Mont d'Or lyonnais, n°2 : 67-68. (séance du 7 mai 1873). – ROUX, G., 1873 – À propos d'une Orobanche mêlée aux Orchis apportés par M. Coutagne. *Annales de la Société physiophile de Lyon*, n°2 (1873) : 68 (lu en séance du 21 mai 1873)
- La fécondation par les Insectes des Orchidées (d'après Darwin) et Observations faites sur l'*Orchis laxiflora* Lamk. à Yvoir et à Dardilly, n°2 : 69-72. (séance du 21 mai 1873).
- Compte rendu d'une excursion botanique à Couzon et quelques considérations sur la fécondation de ces plantes [Orchidées], n°2 : 73-74. (séance du 28 mai 1873). [Excursion notée dans les Annales pour la séance du 7 mai 1873 et présentation d'orchidées de Couzon le 28 mai 1873. Dans le manuscrit, on lit que l'excursion et la présentation d'orchidées ont eu lieu en la séance du 28 mai 1873.] – RHENTER D., 1873 – Sur une excursion botanique faite à Couzon, le 27 avril, avec MM. Coutagne, Dérut et Chassagnieux. *Annales de la Société physiophile de Lyon*, n°2 (1873) : 68 (lu en séance du 7 mai 1873)
- Présentation d'un mâle de Paon de nuit capturé à Dardilly, n°2 : 74-75. (séance du 28 mai 1873). [Dans le manuscrit, il est écrit : « Mr Coutagne présente en outre à la Société des œufs de paon nocturne, une tête de Lérot et des fémurs de rat d'eau »]
- Quelques détails physiologiques sur le *Dictamnus fraxinella* et *Narcissus poeticus* [Amaryllidacées et Rutacées], n°2 : 75. (séance du 4 juin 1873).
- Compte rendu d'une excursion botanique en Bugey et Remarques sur *Orchis morio* et *Saponaria ocy-moides*, n°2 : 78. (séance du 11 juin 1873).

1874 (1873) [19-28] – Communications à la Société d'Études Scientifiques de Lyon publiées dans le *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques de Lyon*, n°1 (juillet 1873-octobre 1874), Lyon, Henry Georg. [ms. : Arch. SLL, Armoire 20, registre sans cote « Société Physiophile 1871 »]

- Rapport sur le Musée d'Histoire naturelle [de Lyon] de Mr Fontannes. *Inédit*. [La référence de ce rapport figure dans la liste des ouvrages composant la bibliothèque de la Société d'Études Scientifiques de Lyon : Fontannes F., 1873 – Le Muséum d'Histoire naturelle de Lyon. Notice historique. Cet exemplaire

se trouve à la Société linnéenne de Lyon tamponné Société physiophile de Lyon. Le rapport qu'en a fait Georges Coutagne est inconnu à ce jour.]

- Note sur la fécondation des *Spiranthes aestivalis*, n°1 : 3-5. (séance du 8 juillet 1873).
- Apparition du Toarcien de Saint-Romain au Mont-d'Or, n°1 : 8. (séance du 15 juillet 1873).
- Communication au sujet du massif géologique de Dardilly, n°1 : 10. (séance du 22 juillet 1873). [Présentation de fossiles de Dardilly notée dans les Annales lors de la séance du 29 juillet 1873. Cette présentation, d'après le manuscrit, a lieu lors de la séance du 22 juillet 1873 (23 juillet dans les Annales)]
- Cristallisation d'une géode de carbonate de chaux trouvée à Couzon au Mont-d'Or, n°1 : 9. (séances des 22 et 29 juillet 1873). [Des compléments sont apportés en séance du 29 juillet 1873 mais n'ont pas été publiés.]
- Rapport sur plusieurs excursions [Couzon : présence d'eau dans certaines géodes de carbonate de chaux ; Maconnais : présentation d'échantillons de grès métamorphiques de différentes localités ; Solutré : quelques fossiles et silex ; Iles de la Saône et Montagne de Bessay : botanique]. *Inédit*. [ms. : séance du 12 août 1873]
- Caractères spécifiques de quelques coquilles appartenant aux genres *Cyclas* et *Specyidium*, recueillies sur les bords de la Saône, à Albigny, n°1 : 10. (séance du 19 août 1873). [Également lors de cette séance : présentation d'une dent de *Bos primigenius*]
- Les sables miocènes de Gorge-de-Loup [présentation de différents échantillons de sables marins observés au-dessus de l'entrée du Tunnel du chemin de fer de Montbrison], n°1 : 12-15. (séances des 2 et 16 septembre 1873).
- Communication sur le *Sphinx atropos*, n°1 : 15. (séance du 7 octobre 1873).
- Communication sur la géologie et la minéralogie de l'Auvergne [avec quelques mots sur la flore d'Auvergne], n°1 : 42. (séance du 7 avril 1874).

1877 [29] – Présence de *Gagea arvensis* au-dessus des carrières de Couzon. *Annales de la Société botanique de Lyon* (1877), **5** : 111-112. (séance du 5 avril 1877) (présenté par M. Magnin). – BOULLU A. E. (Abbé), 1877 – À propos du *Gagea arvensis* indiqué par M. G. Coutagne au-dessus des carrières de Couzon, par M. Boullu. *Annales de la Société botanique de Lyon* (1877) : 118 (lu en séance du 19 avril 1877).

1878 [30] – Recherches expérimentales sur les propriétés des explosifs azotés. *Publications du Ministère de la Guerre, 6^e direction*.

1879 [31] – Observation sur l'hybridation des *Primula*. *Annales de la Société Botanique de Lyon* (1880), **7** : 301. (séance du 28 mai 1879).

* **1881 [32]** – Notes sur la faune malacologique de la partie centrale du Bassin du Rhône. *Annales de la Société linnéenne de Lyon* (N.S.), **28** [1881] : 1-55. Lyon, 1882. (séance du 14 mars 1881). [Separatum sous le titre « *Notes sur la faune malacologique du Bassin du Rhône* » – Premier fascicule : p. 1-55, Lyon (Imprimerie Pitrat Ainé), 1881, prêtirage publié avant le volume]. [noté : 1^e partie]. – LOCARD A., 1881 – Présentation de la première partie de « *Notes sur la faune malacologique du Bassin du Rhône* ». *Inédit*. [ms. : Arch. SLL, Armoire 20, « Société linnéenne de Lyon. Procès Verbaux 1906 », feuillets libres : « Procès Verbaux 1880-1881 » ; séance du 14 mars 1881].

* **1881 [33]** – Note sur l'emploi de cartes géologiques spéciales pour l'étude des ploiements, contournements et ruptures que présentent les terrains stratifiés. *Annales de la Société linnéenne de Lyon*, **XXIX** : 1-12 (1882) (séance du 7 novembre 1881). – LOCARD A., 1881 – Présentation d'un mémoire intitulé : « Note sur l'emploi des cartes géologiques spéciales à l'étude des ploiements, contournements et ruptures que présentent les terrains stratifiés ». (présenté par M. Locard). *Inédit*. [ms. : *idem* ; séance du 14 novembre 1881].

* **1882 [34]** – De l'influence de la température sur le développement des végétaux. *Annales de la Société Botanique de Lyon*, **9** (2) : 81-127 [1880-1881]. Lyon, Association typographique.

* **1883 (1882) [35]** – De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce. *Comptes rendus de l'Association française pour l'Avancement des Sciences*, **11^e** session (Congrès de La Rochelle 1882), *Seconde partie – Notes et extraits* : 540-551. Paris. [Separatum (1882) : p. 1-12]. (séance du 28 août 1882).

1883 [36] – Tératologie végétale. Les fasciations. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, **13** (151) : 81-83 (1^{er} mai 1883). Paris.

- 1883 [37]** – *Salamandra atra*, Laurenti. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, **13** (152) : 95-98 (1^{er} juin 1883). Paris.
- * **1884 (1883-1884) [38]** – Révision sommaire du genre *Moitessieria*. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, **13** (155) : 129-132 (1^{er} septembre 1883), (156) : 143-147 (1^{er} octobre 1883) ; **14** (165) : 105-110, pl. III n. & b. (1^{er} juillet 1884). Paris. [Separatum (1884) : p. 9-28, pl. III n. & b.].
- 1884 [39]** – Le vignoble franco-américain de Saint-Benezet, près Nîmes (Gard). *Le Génie civil*, 14^e année, *Deuxième semestre* 1884, **4** (14) : 221-223, 1 pl. double-page n. & b. Paris.
- * **1886 [40]** – Description de quelques Clausilies nouvelles de la faune française. *Annales de la Société malacologique de France*, **2** [1884-1886] : 229-236. Paris, mai 1886.
- 1888 [41]** – Note sur l'application à la vigne d'un nouveau procédé de greffage. *Le Progrès agricole et viticole, Journal d'Agriculture méridionale*, **5** (14) : 281-282. (1^{er} avril 1888). Montpellier.
- * **1889 (1882) [42]** – Explosion survenue le 24 janvier 1882, dans un atelier d'encartouchage de la dynamiterie de Paulilles. (Lettre collective n°20). *Mémorial des Poudres et Salpêtres*, **2** [1884-1889], *Deuxième partie – Documents administratifs* : *7-*14. Paris, Gauthier-Villars. – Rapport sur l'explosion du 24 janvier 1882 à la fabrique de dynamique de Paulilles. *Publications du Ministère de la Guerre, 6e direction*.
- * **1889 (1883) [43]** – De l'emploi des explosifs en agriculture (dynamite, coton-poudre, poudre de mine). *Mémorial des Poudres et Salpêtres*, **2** [1884-1889], *Première partie – Documents techniques* : 227-241. Paris, Gauthier-Villars.
- * **1891 [44]** – Sur l'amélioration des races européennes de vers à soie. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **5** : 1-42 [1889-1890]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.
- * **1891 [45]** – De l'utilité de recherches expérimentales sur les vers à soie et de la création d'une station séricicole. *Bulletin des travaux de l'Université de Lyon*, **4** [s. d.] : 124-139. Paris, A. Storck. [Separatum sous le titre « De l'utilité de recherches expérimentales nouvelles sur les vers à soie et de la création d'une station séricicole à Tamaris-sur-mer », mai 1891, 16 p.]
- * **1891 [46]** – Les régions naturelles de la France. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, **21** (248) : 168-174 (1^{er} juin 1891). Paris.
- * **1891 [47]** – Nouveau procédé de vinification. *Le Progrès agricole & viticole*, **8** (35) : 195-196. (30 août 1891). Montpellier.
- * **1891 [48]** – La nouvelle maladie du mûrier (*Diaspis pentagona*, Targioni). *Le Progrès agricole & viticole*, **8** (38) : 269-272. (20 septembre 1891). Montpellier.
- * **1892 (1891) [49]** – Sur la faune malacologique des îles de la Rade de Marseille. *Comptes rendus de l'Association française pour l'Avancement des Sciences*, **20^e** session (Congrès de Marseille 1891), *Seconde partie – Notes et extraits* : 546-554. Paris. (séance du 19 septembre 1891) [Separatum (1891) sous le titre « Sur la faune malacologique terrestre des îles de la Rade de Marseille », p. 1-9]. – Communication : Note sur la faune malacologique des îles de la Rade de Marseille in *Première partie – Documents officiels, Procès-verbaux* : 242.
- * **1892 (1891) [50-51]** – De l'influence du calcaire sur les vignes américaines. *Comptes rendus de l'Association française pour l'Avancement des Sciences*, **20^e** session (Congrès de Marseille 1891), *Seconde partie – Notes et extraits* : 853-858. Paris. (séance du 22 septembre 1891) [Separatum (1892) : p. 1-6]. – Communication sous le même titre in *Première partie – Documents officiels, Procès-verbaux* : 340. Paris. [noté en séance du 23 septembre 1891].
- * **1892 (1891) [52-53]** – Le nouveau parasite du mûrier, *Diaspis pentagona*. Rapport à la Chambre de commerce de Lyon. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **6** : 1-24, pl. I n. & b. (*G. Cout. del.*) [1891] + annexes : « documents complémentaires » :

26-44. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ. – DUSUZEAU J., 1892 – Avant-Propos (Le nouveau parasite du mûrier, *Diaspis pentagona*, par Georges Coutagne), *idem* : IV-VI.

* **1892 [54]** – De l'influence du calcaire sur les vignes américaines. *Le Progrès agricole & viticole*, **9** (6) : 115-119. (7 février 1892). Montpellier.

° **1892 [55]** – De la culture des vignes américaines greffées dans les terrains calcaires de la Provence. *Bulletin de la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône*, mars 1892.

* **1892 [56]** – Sur la chlorose ou l'infécondité des vignes calcifuges plantées en terrain calcaire. *Le Progrès agricole & viticole*, **9** (15) : 317-321. (10 avril 1892). Montpellier.

* **1892 [57]** – Le sulfate de fer et la chlorose. *Le Progrès agricole & viticole*, **9** (22) : 479-482. (29 mai 1892). Montpellier.

1892 [58] – Note sur le *Pomatias patulus*. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (3) **22** (260) : 166. (1^{er} juin 1892). Paris.

* **1892 [59]** – La chlorose des vignes traitées par le sulfate de fer. *Le Progrès agricole & viticole*, **9** (41) : 341-349. (9 octobre 1892). Montpellier.

1892 [60] – Utilisation du dosage du carbonate calcique quand il s'agit de planter des Vignes américaines. *Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, (2^e série) **10**, *Comptes rendus des séances* : 52. (séance du 31 octobre 1892). Lyon, Georg.

1892 [61] – Sur l'hybridation dans le genre *Vitis*. *Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, (2^e série) **10**, *Comptes rendus des séances* : 52. (séance du 31 octobre 1892). Lyon, Georg.

* **1892 [62]** – Les nouveaux hybrides porte-greffes. *Le Progrès agricole & viticole*, **9** (48) : 508-513. (27 novembre 1892). Montpellier.

° **1892 [63]** – Le calcaire, le plâtre et les vignes. *Journal d'Agriculture pratique*, 24 décembre 1892.

° **1892-1893 [64]** – Les vignes américaines et les terrains calcaires. *Bulletin de la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône*, octobre-novembre 1892 et février 1893.

* **1893 (1892) [65]** – Note sur les Bythinidées des environs d'Avignon. *Annales de la Société d'Agriculture, d'Histoire naturelle et des Arts utiles de Lyon*, (6) **5** [1892] : 349-367. Lyon 1893 (séance du 19 décembre 1891). [Separatum : p. 1-23, Lyon (Pitrat Ainé) 1892, pré tirage publié avant le volume].

° **1893 [66]** – Quelques mots sur l'hybridation. *Lyon-Horticole*, 31 mars 1893.

* **1893 [67]** – De la préparation des sarments destinés au bouturage. *Le Progrès agricole & viticole*, **10** (12) : 270-276. (19 mars 1893). Montpellier.

* **1893 [68]** – Adaptation. *Le Progrès agricole & viticole*, **10** (23) : 538-541. (4 juin 1893). Montpellier.

* **1893 [69]** – Première note sur le polymorphisme des végétaux. *Annales de la Société Botanique de Lyon*, **18** : 163-174 [1891-1892]. (séance du 28 août 1892).

* **1893 [70]** – Résistance au phylloxera des Vinifera x Rupestris. *Le Progrès agricole & viticole*, **10** (38) : 268-273. (17 septembre 1893). Montpellier.

° **1893 [71]** – Amélioration du rendement en soie des cocons par la sélection des papillons reproducteurs. *Bulletin de la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône*, octobre 1893.

* **1894 [72]** – Étude comparative de quelques hybrides porte-greffes. *Le Progrès agricole & viticole*, **11** (13) : 320-323. (1^{er} avril 1894). Montpellier.

* **1894 [73]** – L'étude des hybrides porte-greffes. *Le Progrès agricole & viticole*, **11** (19) : 485-489. (13 mai 1894). Montpellier.

* **1894 [74-75]** – La vigne fourrage. *Le Progrès agricole & viticole*, **11** (26) : 20-26. (1^{er} juillet 1894). Montpellier.
– ° Communication à la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône, séance du 15 mai 1894

1894 [76] – Faune malacologique de Bandol (Var). *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (III^e série) **24** (284) : 124. (1^{er} juin 1894). Paris.

* **1894 [77]** – Congrès viticole de Lyon : La Vendange. *Le Progrès agricole & viticole*, **11** (33) : 184-189. (19 août 1894). Montpellier. (Rapport)

* **1894 [78]** – Les Cyclostomes de la faune française. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (III^e série) **24** (287) : 170-172 (1^{er} septembre 1894). Paris. [Separatum : p. 1-3].

1894 [79] – Résistance à la sécheresse de quelques cépages. *Le Progrès agricole et viticole*, **11** (44) : 479-480. (4 novembre 1894). Montpellier.

1894 [80] – Remarques au sujet de la taille de la vigne. *Revue de Viticulture*, novembre.

* **1895 (1893-1894) [81]** – Nouvelles recherches sur l'amélioration des races européennes de vers à soie. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **7** : 1-42, pl. I n. & b. [1893-1894]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ. – DUSUZEAU J., 1895 – Avant-Propos (Nouvelles recherches sur l'amélioration des races européennes de vers à soie, par Georges Coutagne). *Idem* : II-III.

* **1895 (1893-1894) [82]** – Sur le croisement des différentes races ou variétés de vers à soie. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **7** : 45-60 [1893-1894]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.

* **1895 (1893-1894) [83-84]** – Sélection des vers à soie. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **7** : 61-72, pl. II n. & b. [1893-1894]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ. **Analyse** – COUTAGNE G., 1897 – Coutagne (Georges). La sélection artificielle chez les Vers à soie. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **1** [1895] : 476. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).

* **1895 (1893-1894) [85]** – Des progrès à réaliser en sériciculture. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **7** : 147-161 [1893-1894]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.

1895 (1894) [86-89] – Communications à la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône publiées dans les *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon*, 7^e série, **2** [1894]. Lyon. *Procès verbaux*.

-Discussion sur les pépinières de plans américains, p. LI. (séance du 20 avril 1894).

-Sur la gommose, p. LI-LII. (séance du 20 avril 1894).

-Sur les relations entre les propriétés des cocons du *Bombyx mori*, p. XC-XCI. (séance du 23 novembre 1894).

-Sur les opérations de sélection qu'il poursuit depuis 1888 en vue de l'amélioration du rendement en soie des cocons, p. XCVIII-XCIX. (séance du 21 décembre 1894).

* **1895 (1894-1895) [90-91]** – Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon*, 7^e série, **2** [1894] : 396-460 ; **3** [1895] : 290-452. Lyon. (séance du

9 novembre 1894). [Separatum : Id. + p. 1-227, Lyon (Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.) 1895]. [noté : 1^e partie]. **Analyses** – COUTAGNE G., 1897 (1895) – Georges Coutagne. Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **1** [1895] : 297-302. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre X – Le polymorphisme, la métamorphose et l'alternance des générations). DELAGE Y. & POIRAULT G., 1897 – Georges Coutagne. Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. (*ibidem* : 293-294). DOLLFUS G., 1896 – Considération sur la délimitation des espèces animales. *Feuille des Jeunes Naturalistes* (III^e série) **27** (313) : 3-6. (séance du 1^e novembre 1896).

° **1895 [92]** – Amélioration du rendement en soie des cocons. *Journal de l'Agriculture*, 19 janvier 1895.

1895 [93] – Emploi du Calcimètre. *Annales de la Société Botanique de Lyon, Comptes rendus des séances*, **20** : 7-9. (séance du 22 janvier 1895).

* **1895 [94]** – La biologie dans ses rapports avec les sciences physico-chimiques. *Revue scientifique (Revue rose)*, (32^e année, 4^e série) **3** (11) : 326-330. (16 mars 1895). Paris.

° **1895 [95]** – Rapport sur les moteurs à pétrole au concours d'Arles. *Bulletin de la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône*, mai 1895.

° **1895 [96]** – La sélection artificielle chez les vers à soie. *Journal de l'Agriculture*, 26 octobre 1895.

1896 (1895) [97-98] – L'hérédité des caractères acquis chez les vers à soie. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon, 7^e série*, **3** [1895]. *Procès verbaux*, p. XXVI-XXVII. Lyon. (séance du 25 janvier 1895). **Analyses** – COUTAGNE G., 1897 – Coutagne (Georges). Remarques sur l'hérédité des caractères acquis. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **1** [1895] : 475-476. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité). DELAGE Y. & POIRAULT G., 1897 (1895) – L'hérédité des caractères acquis. (*ibidem* : 462-463).

1896 [99] – Le Rupestris du Lot et les hybrides. *Le Progrès agricole et viticole*, **13** (6) : 160-163. (séance du 9 février 1896). Montpellier.

* **1896 [100]** – Les nouveaux hybrides producteurs directs. *Le Progrès agricole & viticole*, **13** (51) : 685-693. (20 décembre 1896). Montpellier.

1897 (1895) [101-109] – Analyses d'ouvrages publiées dans *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **1** [1895]. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. ° La variation chez les végétaux autogames, citée par ROUX (1931) p. 301-302 est probablement une erreur.

- Clozier. Asymétrie acquise entre les deux moitiés du corps humain : 199 (Chapitre V – Ontogénèse).
- Debat (L.). Une nouvelle manière de considérer l'espèce en bryologie : 302-303. (Chapitre X – Le polymorphisme, la métamorphose et l'alternance des générations).
- Blanc (Louis). Sur la valeur morphologique des cornes chez le cheval : 410. (Chapitre XIV – Morphologie et physiologie générales).
- Lankester (E. Ray). Le terme caractère acquis : 473-474. (Chapitre XV – L'hérédité).
- Olivier (Charles-A.). Note sur l'hérédité de l'atrophie du nerf optique : 476-477. (Chapitre XV – L'hérédité).
- Remy Saint-Loup. Sur une modification morphologique de l'espèce et sur l'hérédité des caractères acquis. Sur la formation d'un caractère anatomique et sur l'hérédité de cette acquisition : 479. (Chapitre XV – L'hérédité).
- Pearson (K.). Contribution à la théorie mathématique de l'évolution : 501-502. (Chapitre XVI – La variation).
- Weldon. Mesure de l'action destructive de la sélection sur les individus dont une dimension est exagérée : 546-548. (Chapitre XVII – L'origine des espèces).
- Saint-Lager. L'appétence chimique des plantes : 553-554. (Chapitre XVII – L'origine des espèces).

* **1897 (1895-1896) [110]** – Remarques sur l'hérédité des caractères acquis. Rapport à la Chambre de commerce de Lyon. *Laboratoire d'Études de la Soie. Rapport présenté à la Chambre de commerce de Lyon par la commission administrative*, **8** : 1-24 [1895-1896]. Lyon, Imprimerie Pitrat Ainé, Alexandre Rey succ.

1897 (1896) [111-113] – Communications à la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône publiées dans les *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon*, 7^e série, **4** [1896]. Lyon. *Procès verbaux*.

-Le sélectionnement des cocons à la station séricicole du Rousset (Bouches-du-Rhône), p. LV-LVI. (séance du 24 avril 1896).

-Cellules nouvelles pour graines de vers à soie, p. LIX. Lyon. (séance du 22 mai 1896).

-Présentation de photographies de la station séricicole du Rousset (Bouches-du-Rhône), p. LXIII. (séance du 18 juin 1896).

° **1897 [114]** – Rapport sommaire sur les travaux exécutés à la station séricicole de Rousset en Provence. *Bulletin de la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône*, mai 1897.

* **1897 [115]** – Note sur l'emploi de la dynamite dans les défrichements en Tunisie. *Le Progrès agricole & viticole*, **14** (41) : 423-428. (10 octobre 1897). Montpellier.

* **1897 [116]** – Expérience de sept années sur quelques producteurs directs. *Le Progrès agricole & viticole*, **14** (52) : 733-738, 1 pl. (*G. Cout. phot., phototypie Berthaud*) (26 décembre 1897). Montpellier.

1897 [117] – Excursion viticole dans la Russie méridionale. *Bulletin de la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône*, novembre.

1897 [118] – Communication sur le Rupestris du Lot. *Bulletin de la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône*, séance du 21 décembre.

* **1898 (1897) [119]** – Note sur l'emploi de la dynamite dans les défrichements en Tunisie. *Mémorial des Poudres et Salpêtres*, **9** [1897-1898] : 107-117. Paris, Gauthier-Villars.

1898 [120-123] – Communications à la Société départementale d'Agriculture des Bouches-du-Rhône publiées dans les *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon*, 7^e série, **6** [1898]. Lyon. *Procès verbaux*.

-Présentation de la station séricicole du Rousset et travaux de débroussement à la dynamite en Tunisie, p. XXV. (séance du 7 janvier 1898).

-Excursion viticole dans la Russie méridionale, p. XXXIV-XXXV. (séance du 4 février 1898).

-Remarques sur la baisse du poids des sarmants, p. XXVIII. (séance du 18 février 1898).

-Expériences de débroussaillage à la dynamite en Tunisie, p. L-LI. (séance du 14 mai 1897).

1898 [124] – Le Rupestris du Lot en terrains secs. *Le Progrès agricole & viticole*, **15** (18) : 550-551. (1^{er} mai 1898). Montpellier.

1900 (1898) [125] – Analyse : Vernon (H.-M.). Relations entre les formes hybrides et les formes parentes des larves d'Échinides. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **2** [1898] : 415-416. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).

1900 [126] – Précocité de la floraison en Provence. *Annales de la Société Botanique de Lyon, Comptes rendus des séances*, **25** : 6. Lyon. (séance du 6 février 1900) (présenté par M. Alfred Giard). [Cette note inédite nous est inconnue].

* **1900 [127]** – *L'industrie du grainage et la sélection des cocons riches en soie*. Imprimerie Alexandre Rey (extrait de ° *Journal de l'Agriculture*, février 1900, 11 p.).

° **1902 [128]** – La Volta, société lyonnaise de l'industrie électro-chimique. Usine de la Pomblière près Moûtiers (Savoie). *Congrès de la Houille blanche*, 2 vol., Chambéry.

* **1902 [129]** – Les Mollusques de la Tarentaise. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (IV^e série) **32** (379) : 137-149 (1^{er} mai 1902), (380) : 157-161 (1^{er} juin 1902). Paris.

* **1902 [130]** – Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, **37** : 1-193, pl. I-III n. & b. (*G. Cout. phot.*). Imprimerie L. Danel ; IV-IX n. & b. (*G. Cout. del.*) [Thèse]. Publications de la Station zoologique de Wimereux (Thèse de la faculté des Sciences n° 1101, janvier 1903). **Analyse** – CUÉNOT L., 1903 – Coutagne (Georges). Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **7** [1902] : 382-384. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).

* **1903-1904 [131-137]** – Communications à l'Académie des Sciences publiées dans les *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **137** (juillet-décembre 1903) et **138** (janvier-juin 1904) : Paris. (Présentées par M. Alfred Giard).

-Sur les facteurs élémentaires de l'hérédité, **137** : 1075-1077. (séance du 14 décembre 1903).

-Sur les croisements entre taxies différentes, **137** : 1290-1292. (séance du 28 décembre 1903).

-De la sélection des petites différences que présentent les caractères à variation continue, **138** : 54-56. (séance du 4 janvier 1904). **Analyse** – LALOY L., 1907 – Coutagne. De la sélection des petites différences que présentent les caractères à variations continues. *L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **9** [1904] : 348-349. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité). [Analysé avec le suivant].

-De la corrélation des caractères susceptibles de sélection naturelle, **138** : 232-234. (séance du 25 janvier 1904). **Analyse** – LALOY L., 1907 – Coutagne. *Idem. L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **9** [1904] : 348-349. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité). [Analysé avec le précédent].

-De la sélection des caractères polytaxiques dans le cas des croisements mendéliens. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **138** (janvier-juin 1904) : 298-300. Paris. (séance du 1 février 1904) (présenté par M. Alfred Giard). **Analyse** – CUÉNOT L., 1907 – Coutagne. *Idem. L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **9** [1904] : 309-310. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).

-Des caractères polytaxiques chez les espèces à l'état sauvage, **138** : 1521-1523. (séance du 13 juin 1904).

-De la polychromie polytaxique floréale des végétaux spontanés, **139** : 77-79. (séance du 4 juillet 1904). **Analyse** – GARD M., 1907 – Coutagne (J.) (*sic*). *Idem. L'Année biologique, Comptes rendus annuels des travaux de biologie générale*, **9** [1904] : 324. Paris, Schleicher Frères Éditeurs. (Chapitre XV – L'hérédité).

* **1908 [138]** – Stations disjointes de Mollusques terrestres ; colonies récemment fondées ou récemment découvertes ? *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (IV^e série) **38** (448) : 84 (1^{er} avril 1904). Paris.

1908 [139] – *Helix melanostoma*. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (IV^e série) **38** (450) : 126-127. Paris. (1^{er} avril 1908). Cette note a été complétée par CAZIOT E., 1894 : À propos de l'*Helix melanostoma*. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, (IV^e série) **38** (452) : 164. Paris. (1^{er} juin 1908).

* **1911 [140]** – *Apports et ensablements du Haut-Rhône. Leurs conséquences sur la durée et l'efficacité des réservoirs créés par les barrages sur le fleuve* : 21-29. in Mauvernay P., Coutagne G. & Martel E.-A. Aménagement du Haut-Rhône français. Bellegarde et Malpertuis, 68 p. Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon. Lyon, Imprimerie Alexandre Rey. (séance du 8 novembre 1911).

1911 [141] – Croisements entre races de poules. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon* [1911] : 103. Lyon. (séance du 15 février 1911).

1911 [142] – La fabrication et l'emploi du carborundum. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon* [1911] : 115-117. Lyon. (séance du 15 mars 1911).

* **1912 [143]** – Notes bibliographiques sur l'azoture d'aluminium. *La Houille blanche*, novembre et décembre, Grenoble, Jules Rey, 24 p. [Separatum p. 1-24, 3 pl. n. & b. (ajoutées par l'éditeur et extraites de *la Houille blanche*). Au pays de la Houille blanche, extrait de *La Houille blanche*].

- * **1919 [144]** – Les caractères tritaxiques. *Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon. Sciences et Lettres*. Troisième série, **16** : 257-278. Paris (Jean-Baptiste Baillièrre et fils) et Lyon (Imprimerie Alexandre Rey). (séance du 27 mars 1917).
- * **1922 [145]** – *Première note sur les lupins. Cultures et observations de 1921*, 32 p. [1-32]. Lyon, Imprimerie Alexandre Rey. **Analyse** – CHEVALLIER A., 1922 – Coutagne G., *idem*. Une broch. 32 pages, Lyon, 1921. *Revue de Botanique appliquée*, **2** (93): 533. (30 septembre 1922).
- 1922 [146]** – Nouvelle bouillie anticryptogamique. *Le Progrès agricole & viticole*, **39** (7) : 155-156. (12 février 1922). Montpellier.
- 1922 [147]** – *Cytisus monspessulanus*. *Revue de Botanique appliquée*, 2^e année, **12** : 464 (31 août 1922). Paris.
- * **1923 [148]** – *Deuxième note sur les lupins. Cultures et observations de 1922*, 34 p. [33-68]. Lyon, Imprimerie Alexandre Rey. **Analyse** – CHEVALLIER A., 1924 – Coutagne G., *idem*. une broch. in-8, allant des pages 33 à 68. Lyon, 1923. *Revue de Botanique appliquée*, **4** (34) : 423. (30 juin 1924).
- 1923 [149]** – Présentation des plants racinés et des fruits de l'*Opuntia vulgaris* Miller. *Bulletin bi-mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, **2** (5) : 28. Lyon, 8 mars 1923. (séance du 27 février 1923).
- 1923 [151]** – Présentation de graines de *Lupinus polyphyllus* Lindley. *Bulletin bi-mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, **2** (7) : 46. Lyon, 5 avril 1923. (séance du 27 mars 1923).
- * **1924 [152]** – Acclimatation. *Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon. Sciences et Lettres*. Troisième série, 18 : 193-216. Paris (Jean-Baptiste Baillièrre et fils) et Lyon (Imprimerie Alexandre Rey). (séance du 24 avril 1923). [Separatum (1923) : p. 1-24]. (présenté par Antoine Sallès). **Analyse** – CHEVALLIER A., 1923 – Coutagne G., *idem*. Mém. Acad. Sc. B.-L. et Arts Lyon, 1923, et broch. 24 pages, Lyon, 1923. Une broch. 32 pages, Lyon, 1921. *Revue de Botanique appliquée*, **3** (27) : 786. (30 novembre 1923).
- 1924 [153]** – Virescence de « *Trifolium repens* ». *Bulletin bi-mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, **3** (4) : 31. Lyon, 21 février 1924. (séance du 29 janvier 1924). [noté : à suivre].
- 1925 [154-155]** – La culture de l'*Arundo donax* dans les Maures (Var). *Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, 4^e année, **39** : 765-766 (séance du 30 novembre 1924). p. 765. – Communication in *Bulletin bi-mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, **4** (1) : 5. Lyon, 9 janvier 1925. (séance du 25 novembre 1924).
- 1925 [156]** – *Discussion sur les oranges doubles dites navelles*. Société linnéenne de Lyon (séance du 26 janvier 1925). *Inédit*. [ms. : Arch. SLL, Armoire 20, registre sans cote « Société Linnéenne de Lyon. Procès Verbaux des Séances générales à dater du 26 Juin 1922. Terminé le 8 juin 1925 »].
- 1925 [157]** – Sur les caractères spécifiques présentés par l'armature interne des coquilles du genre « *Clausilia* ». *Bulletin bi-mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, **4** (6) : 45-46. Lyon, 20 mars 1925. (séance du 23 février 1925). [ms. : *idem* ; titre de la communication seulement].
- 1925 [158]** – *Communication sur la différence qu'il existe entre l'aspic (Lavandula spica) et la lavande vraie (Lavandula vera)*. Société linnéenne de Lyon (séance du 23 mars 1925). *Inédit*. [ms. : *idem*].
- * **1925 [159]** – La sélection des caractères fluctuants. *Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, **5** (45) : 331-338. Paris, 31 mai 1925. – Communication à la Société Linnéenne de Lyon. *Inédit*. (séance du 9 mars 1925) [ms. : *idem*].
- 1925 [160]** – *Présentation de mollusques aquatiques d'eau douce de la famille des Limnaea*. Société linnéenne de Lyon (séance du 22 juin 1925). *Inédit*. [ms. : Arch. SLL, Armoire 20, registre sans cote « Société Linnéenne de Lyon. Procès Verbaux. Séances générales de Juin 1925 à Décembre 1934 »].

* **1926 [161]** – *Troisième note sur les lupins. Cultures et observations de 1923, 1924 et 1925*, 36 p. [69-104]. Lyon, Imprimerie Alexandre Rey.

1926 [162] – Les Terrets. *Le Progrès agricole & viticole*, **43** (43) : 396-398. (24 octobre 1926). Montpellier.

1927 (1926) [163-165] – Les plantes calcifuges in *Compte rendu des Travaux de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon pendant l'année 1926. Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon. Sciences et Lettres*, Troisième série, **19** : 175. Paris (J.-B. Baillière et fils) et Lyon (Imprimerie Alexandre Rey), 21 décembre 1926. (présenté par Jules Guiart). – Communication. Société linnéenne de Lyon (séance du 26 janvier 1925). *Inédit*. [ms. : Arch. SLL, Armoire 20, registre sans cote « Société Linnéenne de Lyon. Procès Verbaux des Séances générales à dater du 26 Juin 1922. Terminé le 8 juin 1925 »] ; ° Société dendrologique de France, séance en février 1926 .

1928 [166] – Le sulfate de fer active-t-il la végétation des vignes ? *Le Progrès agricole et viticole*, **45** (4) : 85-88. (22 janvier 1928). Montpellier.

1928 [167] – Sur une espèce de chêne vert voisine de « *Quercus Ilex* » L. *Bulletin bi-mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, **7** (19) : 157. Lyon, 7 décembre 1928. (séance du 26 juin 1928).

1928 [168] – *Qu'est-ce que le pH ?* Société linnéenne de Lyon, séance du 26 juin 1928. [Introuvable même comme manuscrit. Une seule mention de cette communication est donnée par ROUX (1931)].

1928 [169] – *La vie est-elle un phénomène exclusivement physico-chimique ?* Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon (séance du 26 juin 1928). *Inédit*. [ms. Arch. Acad. Lyon ; Procès Verbaux : résumé de la communication ; une transcription est donnée dans TOURNIER (2001) ; l'étude complète inédite n'a pu être retrouvée].

* **1929 (1928) [170]** – Les Mollusques de la Tarentaise. *Annales de la Société linnéenne de Lyon*, (N. S.) **74** [1928] : 7-79. Lyon, Joannès Desvigne. [ouvrage posthume, le manuscrit fut rédigé en 1913-1914].

1931 (1927) [171] – Observations à propos de l'ouvrage de Maurice Maeterlinck sur la Vie des Termites in *Compte rendu des Travaux de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon pendant l'année 1926. Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon. Sciences et Lettres*, Troisième série, **20** : 84. Paris (Jean-Baptiste Baillière et fils) et Lyon (Imprimerie Alexandre Rey), 18 décembre 1927. (séance du 15 février 1927). (présenté par Jean-Hippolyte Mariéjol).

PLANCHE 1

Georges Coutagne (1854-1928)

Photo 1 : Georges Coutagne, sa femme Adeline Million et trois de leurs enfants.
(photo Coll. familiale J. Coutagne)

Photo 2 : Portrait de Georges Coutagne, du temps où il était à l'Académie de Lyon.
(photo Coll. familiale J. Coutagne)

PLANCHE 1



1



2

PLANCHE 2

Georges Coutagne aux Poudres et Salpêtres à Vonges et Saint-Chamas

Photo 1 : « La Bèze et l'Entrée de la Poudrerie ». Georges Coutagne débuta sa carrière d'ingénieur à la Poudrerie nationale de Vonges, où naquit véritablement sa passion pour les Mollusques. Il récoltait les espèces aquatiques dans les eaux de la Saône et de son affluent, la Bèze, et les espèces terrestres aux alentours immédiats de la Poudrerie.

(Carte postale début 1900, coll. pers. C. Audibert)

Photo 2 : « ST-CHAMAS – Panorama du Port et de la Poudrerie ». En janvier 1880, Georges Coutagne fut muté à la Poudrerie de Saint-Chamas qu'il dirigea en tant que sous-directeur. Le nouveau cadre provençal qui lui fut offert devait être bénéfique tant pour ses recherches personnelles (malacologie et sériciculture) que pour ses travaux professionnels (viticulture et sériciculture).

(Carte postale début 1900, coll. pers. C. Audibert)

PLANCHE 2



1



2

PLANCHE 3

Georges Coutagne au Défends

Photo 1 : Georges Coutagne s'installa au Défends en 1886. Après avoir été au service de l'État pendant dix ans dans les Poudres et Salpêtres, il démissionna de la Poudrerie de Saint-Chamas pour devenir exploitant viticole et s'adonner pleinement aux Sciences naturelles : la malacologie, la viticulture et la sériciculture seront ses trois domaines privilégiés.

(photo C. Audibert – avril 2006)

Photo 2 : L'allée menant au Défends est aujourd'hui encore bordée des mûriers qui ont servi à alimenter des générations de Vers à soie entre 1888 et 1898.

(photo C. Audibert – juin 2004)

PLANCHE 3



1



2

PLANCHE 4

Georges Coutagne en Tarentaise

Photo 1 : « Environs de Moûtiers, La PLOMBIÈRE [sic] – Usine Electro-Chimique de la Volta ». Vue d'ensemble des installations dirigées par Georges Coutagne à Moûtiers de 1902 à 1910 où tout en produisant de l'énergie, il se lança dans l'électrochimie (production du chlorure de chaux et du tétrachlorure de carbone) et dans l'électrometallurgie (production du ferro-silicium). La Société lyonnaise de l'industrie électro-chimique, la Volta fut créée par Georges Coutagne le 17 juin 1898. Entre 1899 et 1914, il passa tous les étés à Saint-Bon-en-Tarentaise, où il récolta abondamment les escargots. C'est grâce à ce nouveau cadre de travail qu'il réalisera son étude des Mollusques de la Tarentaise.
(Carte postale début 1900, coll. pers. C. Audibert)

Photo 2 : « Société « La Volta ». Chambre d'eau à la Pomblière, près Moûtiers (Savoie) – Usine Electro-Chimique de la Volta ». L'hydro-électricité (houille blanche) était produite à partir de la chute de Pomblière depuis le Siaix (73 m de dénivellation). La Volta fut absorbée en 1914 par la Société lyonnaise d'Électrochimie avant de rejoindre le groupe Pechiney-Ugine-Kuhlmann (PUK).
(photo Coll. familiale J. Coutagne)

PLANCHE 4



1



2

PLANCHE 5

La station botanique à Grimaud

Photo 1 : Station botanique de Grimaud-les-Maures (Var) fondée par Georges Coutagne et Georges Couderc. À gauche, Georges Couderc ; à droite, Georges Coutagne.
(photo Coll. familiale J. Coutagne)

Photo 2 : Une visite de la station botanique de Grimaud avec Georges Coutagne et Georges Couderc.
(photo Coll. familiale J. Coutagne)

PLANCHE 5



1



2