



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 435–453



Évolution

Du microcosme évolutif à la théorie générale : les escargots, Steve Gould et l'évolution

Simon Tillier

« *Systématique, Adaptation, Évolution* » (CNRS UMR 7138), département de Systématique et Évolution,
Muséum national d'histoire naturelle 43, rue Cuvier, 75005 Paris, France

Reçu le 26 mars 2003 ; révisé et accepté le 15 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Depuis 1962, les escargots des genres *Poecilozonites*, puis *Cerion* ont constitué le matériel de recherche de Stephen Jay Gould. Ils lui ont permis de mettre au point les méthodes morphométriques pour analyser la croissance des coquilles, et ont ainsi pu être à l'origine de son travail sur la relation entre ontogénie et phylogénie. Leur variation, interprétée en termes d'adaptation jusqu'au début des années 80, lui a ensuite fourni des modèles d'évolution non adaptative, souvent contingente. L'analyse de la croissance et de la variation des coquilles a permis à Gould de définir ce qu'il appelle contrainte et canalisation évolutives. Dans leur travail taxonomique, Gould et Woodruff ont mis en pratique une définition de l'espèce biologique comme l'ensemble des populations permettant la congruence maximale des caractères morphologiques, des caractères génétiques et de la répartition géographique, dont l'interfécondité potentielle est un caractère nécessaire mais pas suffisant. **Pour citer cet article : S. Tillier, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS pour Académie des sciences.

Abstract

From an Evolutionary Microcosm to general theory: Land Snails, Steve Gould and Evolution. From 1962 to the end of his career, Stephen Jay Gould has studied the land snails of the genera *Poecilozonites* and then *Cerion*. Snails have provided him material to develop his morphometric methods, to analyze shell growth, and may have been at the origin of his work on ontogeny and phylogeny. Their variation, which he interpreted in terms of adaptation until the beginning of the 1980s, has been later reanalyzed by him in terms of non-adaptive evolution and contingency. Growth and variation of the shell allowed Gould to define constraint and canalisation in evolution. In their taxonomic work, Gould and Woodruff have practiced a definition of biological species as the group of populations allowing maximal congruence of their morphological characters, genetic characters and geographic distribution, of which potential interfecundity is necessary, but not sufficient. **To cite this article: S. Tillier, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS pour Académie des sciences.

Mots clés : Gastropoda ; Gould ; évolution ; taxonomie ; ontogénie ; adaptation ; équilibres ponctués ; concept d'espèce

Keywords: Gastropoda; Gould; evolution; taxonomy; ontogeny; adaptation; punctuated equilibria; species concept

Adresse e-mail : tillier@mnhn.fr (S. Tillier).

© 2003 Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS pour Académie des sciences.
doi:10.1016/j.crpv.2003.09.016

Abridged English version

During nearly forty years, Gould's work on snails has been strongly interrelated with his research in general evolutionary biology. His malacological works may be grouped in three periods:

- 1962–1969: training and elaboration of morphometrical methods which will be used all along Gould's career, using principally Pleistocene bermudean *Poecilozonites*, in the paradigm of Mayr's 'Systematics and Evolution' [42];
- 1968–1980s: integration of morphometrical, genetic and taxonomic studies in the Caribbean genus *Cerion*, in collaboration with David Woodruff who brought in population genetics, in a still adaptive paradigm;
- from the early 1980s, development of a new research program, in parallel with the pursuit of the former program, on non-adaptive evolution in *Cerion*.

Why snails?

Although Gould himself presented the choice of the subject of his 1969 PhD [18] on snails of the genus *Poecilozonites* as the result of fortuitous events (contingency, already!), the geometric growth of their shells obviously makes these animals a group of interest for someone who, like Gould, had deep interest in both formal morphology and ontogeny. In addition, snails had attracted attention from evolutionary biologists since the 19th century, owing to their low mobility associated with easily formalizable shell characters, which altogether make them good candidates for testing adaptation in natural conditions. After a series of works concluding to non-adaptation of shell characters, from Gulick (1873 [38]) to Crampton (1917 [9]) and even Dobzhansky (1937 [10]), adaptation of local morphotypes was hypothesized by Rensch (1937 [49]) and others. In the 1950s and 1960s, thanks to the discovery of the mendelian transmission of some shell colour characters *Cepaea*, local adaptation could be tested more robustly, but formal analyses using population genetics methods still lead to contradictory results, as expressed by the definition of "area effects" by Cain and Currey in 1963 [5]. Finally, in 1956 Mayr and Rosen [43] had tempted, without success, to distinguish some order in the taxonomic chaos of some

Bahamian *Cerion* by application of the concepts of evolutionary systematics.

Gould's snails

Insular radiations are common in snail taxa, and those from the Antilles have been a center of interest for North-American malacologists since the end of the 19th century. *Poecilozonites*, studied by Gould until 1968, belongs to the North American subfamily Gastrodantinae. The fossil snails of this genus in the Pleistocene sediments in the small island of Bermuda constitute the 'evolutionary microcosm' of the title of Gould's PhD [18] (Fig. 1).

The genus *Cerion*, an endemic from the Great Antilles, Aruba, Bonaire and Curacao, includes 600 nominal species-level taxa, and is a classic taxonomic puzzle. They exhibit an extraordinary geographic pattern of variation, including distant and seemingly identical forms, as well as step clines or parapatry without apparent hybridization (Fig. 2). In the end of the 1960s, Gould could attack the old problem of *Cerion*, which Mayr had failed to solve [43], with new tools which his predecessors did not have such as the computerized morphometrical methods which he had developed in his PhD work, and the modern population genetics approach using allozymes which was brought by David Woodruff to their common works [36].

The 1969 microcosm as a foretaste of the forthcoming opus

According to Gould's own introduction, the 1969 work [18] aims at using a specific example, here the Bermudean *Poecilozonites*, to study general problems in evolutionary systematics. His approach is not at all empirical, since Gould aims at reaching general conclusions through series of explanations, and not through series of observations: while looking at snails, his objectives are already clearly theoretical.

In its form, the 1969 work is already presented by Gould himself as a suite of essays: consequently, Gould misleads us when writing later [27], that he had no idea of what the literary form of the essay was, when he started his chronicle in *Natural History*, in 1973.

Gould presents his 1969 work as the illustration of three general scientific themes.

- *The nomenclature and cause of exuberant morphological diversity.* The question being to identify the cause of differentiation, supposed to be adaptation in the neo-Darwinian paradigm, the approach of Gould is already original. Indeed, instead testing directly correlation of morphological characters and environment variables, he first seeks for characters correlated with internal factors, such as ontogenetic laws, and correlated among themselves. Having eliminated such characters from the field of adaptation, he finally considers that the residues of the analysis are those characters which may be adaptive, and are worth being tested against environmental variables. In the course of the morphometric analysis, he identifies ontogenetic laws, which are defined by the trajectory of the variables in the course of shell ontogeny. The field of possible variation of the variables along this trajectory, which is of course a cloud of dots and not a line, is the ‘canal’ in which evolution, whether adaptive or not, may induce new morphologies. The limits of this field correspond to what he will call later ‘constraints’. Evolution can proceed only within this limits, ie evolution is canalized by the ontogenetic constraints. Growth allometry and paedomorphosis of shells are the two major ways to induce new morphologies within the field of these constraints.
- *The biospecies in paleontology.* In 1969, Gould explicitly advocates the Biological Species Concept in paleontology, and rejects on methodological grounds the arguments of paleontologists who defend a specific concept: “unless a theoretical concept is thoroughly non-operational, in which case it may be reasonably abandoned and meaningless, practical difficulties in application do not demand rejection”. Lack of appropriate material is not defensible: “I would argue that a paleontologist particularly interested in the study of species ought to seek those favourable cases in which such information is available”. Indeed, one can notice that most neontologists describe species without testing their coherence through populational approach, for operational reasons, and nevertheless do not feel the need for another concept.
- *The relationship of form and environment.* In chapter 6, Gould, after having analyzed ontogene-

tic correlations and phyletic branching, finally tests the correlation of appropriate characters with environment variables, and finds it. What is interesting here is that, after having discussed the interplay of chance and selection, Gould concludes by a discussion, introduced by a sentence by which he claims his “predisposition to favour” adaptationist explanations, and concluding that it is not the efficient cause of the correlation of the observed variations with environmental variables! The conclusion of chapter 9 is simply that nothing ascertains that such phenotypic correlations imply genotypic variation.

Gould’s approach of phylogeny in 1969 is very classical by its method and representation, necessarily pre-cladist. However, and although he does use the words which emerged later, he clearly distinguishes the patterns and the processes, not only in clear sentences, but also by discussing them in two different chapters,

Finally, one can note that Gould belongs to the first generation of biologists who had access to multivariate analysis of morphologies, thanks to the development of computers. He declares using this method, which he will do all along his career, with two objectives: identification of the causes of the forms of the organisms through study of relationships of the variables; and elimination of redundancies, with accent of those which result from allometric growth and ought to be identified because they may correspond to “very small or even nil” genetic differences. However, he does not explain in 1969, and never did, how he uses the results of the analysis to define the ontogenetic trajectories.

1969–1984, toward non-adaptive evolution

From 1969 to 1984, the program of Gould and Woodruff on *Cerion* may be seen as an attempt to answer to the challenge raised by Clench [7] when he qualified *Cerion* “the most difficult genus of pulmonate mollusks to classify”, and by Mayr and Rosen [43] qualifying *Cerion* variation as a “crazy-quilt” (Fig. 2). In the beginning of the 1980s, and in correlation with his founding papers on non-adaptation [30, 31], Gould adopts, without any ambiguity, a new research program somehow paradoxical in the frame of the synthetic theory, and substitutes research of non-

adaptation in *Cerion*, to research for adaptation. In the meantime, a series of papers, mostly in collaboration with David Woodruff, aims at showing that the apparent disorder in geographic variation is underlain by morphometric and genetic coherent variations, and that “very different adult morphologies may be simply related through their ontogenies”.

A milestone in this series is constituted by Woodruff and Gould’s 1980 paper [59], on patterns and processes in *Cerion*. In this paper the role of selection is acknowledged as an adjustment factor, or as a stabilizing force; but the mechanism invoked to explain the general patterns of genetic variation is interdeme selection according to Wright’s shifting balance model [61]. Woodruff and Gould insist on the very low observed total genetic variations, which allow Gould to use *Cerion* as a model, in the following years, for two mechanisms of non-adaptive evolution : variation in growth, resulting from intrinsic factors, and associated with constraints of ontogenetic patterns which limit possible variation through canalisation [22, 24, 25]; and accidental dispersal, depending from external factors and representing contingency in *Cerion* evolution [14, 35]. Both these processes share the property to create new fixed variants, with possible increase of fitness, without an adaptive process by the mean of natural selection.

The *Cerion* papers constitute a series, in which not all papers are explicitly numbered, and with different, or without, running titles. I reconstitute it as follows: 1[17]; 2[20]; 3[54]; 4[36]; 5[56]; 6[55]; 7[29]; 8[32]; 9[57]; 10[13]; 11[59]; 12[58]; 13[21]; 14[22]; 15[37]; 16[33]; 17[34]; 18[60]; 19[23]; 20[24]; 21[35]; 22[25]; 23[14]; 24[26].

From growth allometry to canalization, and from migration to contingency

In his work Gould uses the correlation of variables to show that, in the ontogenetic trajectory of shells, the limitation of possible variation results in extraordinary morphologies when a variable is forced: the ways to build a large shell, or a very small one, are few [22]; and in extreme cases the obtained shape may go so far as square snails [25]. Canalisation is not latent homology, but repetition of evolution following the same path, as analyzed in cases of convergence of shells phylogenetically distant [33]. Contingency as a factor

of evolution in *Cerion* appears in a 1984 paper [21], expressed by accidental dispersal of ‘propagules’, which hybridize locally and create new local, fixed, variants [35, 14]. These accidents explain the origin of area effects, and also some of the more puzzling geographic morphologic and genetic patterns.

From the Biological Species Concept to punctuated equilibria and their consequences

Originally, the model of punctuated equilibria is not a contest to the Biological Species Concept (BSC) [11]. On the contrary in 1972 it is presented as a coherent interpretation of observations and allopatric speciation model. In the original paper, Gould reproduces one of the phyletic trees of his PhD ; but reinterprets the diverging lines uniting the taxa, showing that the same data as interpreted gradualist in 1969 fit as well, if not better, a punctuationalist model (Fig. 1). Paraphyly of species is still admitted, as shown by the original diagram in which ancestor species still continue after speciation (Fig. 3).

Empirically, the extension of the species concept of Gould and Woodruff in *Cerion* is defined by maximal coherence of morphological and genetic characters with their geographic distribution [33]. Maximal congruence of sets of populations define the species; and zones of incongruence are interpreted either in terms of hybrid zones, or as resulting from accidental introgression resulting in an area effect [14, 33]. It results from this method that interfecundity is a character necessary, but not sufficient, to define species, whereas intersterility is sufficient, but not necessary: contrary to what Gould and Woodruff say in 1980 [59], the difference with 1969 Mayr’s BSC is fundamental.

In his 2002 book [28], in only one page among 1433 (p. 605) does Gould discuss the phylogenetic species concept, correctly identified as an internode of the tree of life. However, he refuses to introduce a solution of continuity in the course of a species if not corresponding to a abrupt change in the gene flow and composition, accordingly with his practice described above (maximal coherence). This implies that he considers species as real objects, and not as taxonomic concepts. Consequently he concludes that he does not see why this should constitute a problem... The real entity ‘species’ is considered an individual, which has a beginning, an end and spatial limits. Canalisation induces

morphological stasis, and in all dimensions species limits are not necessarily solutions of continuity, but rather abrupt changes. Conception of species as real objects avoids to have to discuss paraphyly, even if, as shown by Wagner and Erwin and acknowledged by Gould, identity of characters through a node, in two connected internodes, of the species tree makes the resolution of the latter logically impossible.

Conclusion: Gould's snails between empirism, models and theory

In snail systematics, the gap with mayrian definitions and practice is clear, partly owing to technological progress, but also, on more theoretical grounds, through rejection of interfecundity as a criterion for species recognition. However, Gould's work remains in the mayrian paradigm (as defined in [41] and [42]) as far as it relies on the principle that in taxonomy, patterns and processes must not be dissociated. This paradigm leads Gould, logically but also empirically as far as punctuated equilibria represent biological reality, to lack of interest in the cladistic methods which are characterized by conceptualization of taxa in order to formalize their manipulation.

Finally, one can notice that in his theoretical as well as in his malacological work, Gould uses the model of interaction of chance and necessity reverse to Monod's [44] original discussion: for Gould, the necessity is represented by the ontogenetic constraints, which are internal, and chance is represented by contingency of historical events, which is external to living organisms, opens new evolutionary pathways and induces new selective pressures. As Gould could have said, all this is a matter of point of view, and depends on the level of the hierarchical organization of life which is considered for analysis...

1. Introduction

Depuis son PhD jusqu'à la fin des années 90, les escargots ont constitué le matériel d'étude et ont fourni les modèles d'applications de concepts et de méthodes qui constituent des axes forts dans l'œuvre scientifique de Stephen Jay Gould. En particulier, ils ont fourni le matériel privilégié, par la constance de son étude pendant presque quarante ans, pour les applications des méthodes morphométriques qui traduisent l'approche

formaliste (par opposition à l'approche fonctionnaliste) dont l'importance, dans sa vision théorique de la vie et de son évolution, est soulignée par Gould lui-même [28]. Par les interprétations qu'il a faites de leurs caractères, les escargots ont fourni un support à ses travaux sur l'évolution adaptative, puis sur l'évolution non adaptative. Enfin, ils ont servi à la mise au point et à l'application de concepts taxonomiques qui, quoique en grande partie non explicites, n'en sont pas moins explicites.

Les travaux de Gould sur les escargots peuvent être regroupés en trois périodes, qui correspondent à deux paradigmes mais aussi à deux taxons.

- La première période, de 1963 à 1968, correspond à la formation et au PhD de Gould sur un groupe d'espèces de *Poecilozonites*, genre de gastéropode pulmoné endémique des Bermudes (Fig. 1). Gould met alors au point les méthodes d'analyse morphométrique qu'il utilisera tout au long de sa carrière, pour mettre en évidence l'évolution adaptative de ces escargots dans le paradigme classique et alors dominant de la systématique évolutive, tel que Mayr l'a explicité en 1963 [41]. Peuvent être rattachés à cette période deux articles sur d'autres genres, l'un sur une réversion chez *Vermicularia* (gastéropode marin) [16], l'autre sur les escargots en tant qu'indicateurs des conditions de l'environnement au Pléistocène [19].
- La seconde période, à partir de 1968 [17], correspond aux travaux sur d'autres pulmonés, les *Cerion* des Antilles que Gould étudiera tout au long du reste de sa carrière (Fig. 2). Les méthodes et techniques mises au point dans la phase précédente sont alors utilisées, de façon récurrente et concomitamment avec celles de la génétique des populations qu'apporte David Woodruff, pour élucider la taxonomie et l'évolution des *Cerion*. Les travaux de cette période constituent une série de onze articles écrits soit par Gould seul, soit par Woodruff seul, soit par Gould et Woodruff, soit par Gould ou les deux avec un autre collaborateur (voir infra).
- La troisième période, à la suite de l'article fondateur de Gould et Lewontin sur l'évolution non adaptative (*Les Tympanes de Saint-Marc*) en 1979 [30], correspond à la mise en place d'un nouveau programme de recherche, en parallèle avec le précédent, sur l'évolution non adaptative chez les

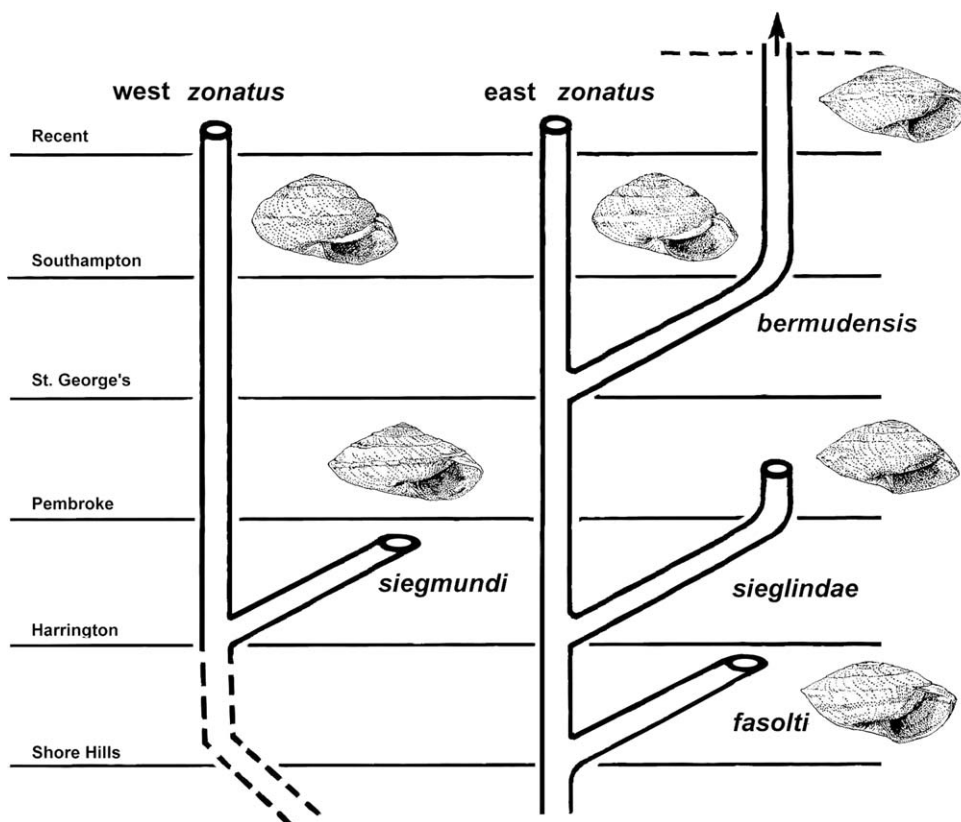


Fig. 1. Arbre phylétique de *Poecilozonites bermudensis*, reproduit d'après [18], montrant les hypothèses de branchement des formes paedomorphes. Les toponymes à gauche correspondent à la stratigraphie du Pléistocène local.

Fig. 1. Reconstitution of the phyletic history of *P. bermudensis*, reproduced from [18], showing hypotheses of iterative development of paedomorphic subspecies. The toponyms on the left correspond to local Pleistocene stratigraphy.

Cerion pour en proposer des explications certes locales, mais potentiellement généralisables.

Au cours de la seconde période, depuis la publication de son PhD [18] jusqu'après la publication des articles fameux sur *Les Tympanes de Saint-Marc* [30] et sur l'exaptation [31], les articles malacologiques de Gould (et Woodruff) ne disent pas grand'chose de sa position sur la puissance de l'adaptation en tant que moteur majeur de l'évolution biologique – à moins que l'absence même d'interprétation forte en ces termes dans ses articles sur les escargots montre, comme je suis tenté de le croire, que l'intérêt de Gould pour l'évolution non adaptative doit être daté de la fin des années 60, ainsi que l'indiquent plusieurs passages de 1969 discutés plus loin.

Il est tentant, ainsi que Gould l'a lui-même suggéré à propos des *Poecilozonites*, et se conformant par là à son goût intellectuel pour les concepts de microcosme

et de macrocosme, d'interpréter ses travaux malacologiques comme le microcosme du reste de son œuvre. Il existe au moins un rapport étroit entre les travaux malacologiques de Gould et sa vision théorique, dans une œuvre dont les travaux essentiellement taxonomiques sur les escargots constituent à la fois un point d'ancrage au terrain, une sorte de port d'attache dans le monde vivant (et fossile) réel, mais aussi l'illustration d'une approche empirique que Gould n'a jamais hésité à revendiquer (e.g. [28] p. 605).

2. Pourquoi les escargots ?

En 1969 [18], Gould lui-même, utilisant l'anecdote et (déjà) la contingence comme explication de l'origine de son intérêt pour les gastéropodes, écrit : « While rummaging through the fossil collection of

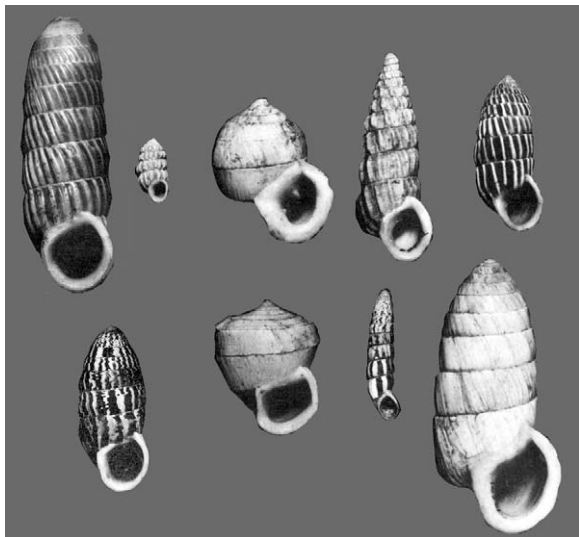


Fig. 2. Diversité morphologique au sein du genre *Cerion*, illustrée par des spécimens de taxons représentant les formes extrêmes des *patterns* communs à toutes les espèces du genre (modifié d'après [33]).

Fig. 2. The phenetic diversity of *Cerion* displayed by selecting average specimens from taxa showing extreme development of common tendencies (modified from [33]).

Antioch College in 1962, I was attracted by a 1944 newspaper headline – *Red Army Drives for Warsaw* – and found the R.W. Sayles collection of Bermudian snails {*Poecilozonites*} underneath. I resolved to study this remarkably diversified genus and... produced a PhD dissertation... in 1967 ».

Ainsi, la percée de l'Armée rouge en 1944 et la protection des collections contre la poussière seraient conjointement à l'origine de la vocation malacologique de Gould. Malgré tout le respect dû à Steve Gould, à l'Armée rouge, et aux collections, il est permis d'en douter : les escargots, bien avant 1962 et même avant 1944, ont constitué un modèle privilégié pour la recherche dans deux des domaines préférés de Gould, la morphologie formelle et l'évolution.

En effet, dans un phylum où la plasticité des parties charnues défie l'analyse morphométrique, la coquille des gastéropodes fascine par son aspect géométrique, qui allie à une certaine régularité la beauté des spirales logarithmiques que D'Arcy Thompson, constamment cité dans l'œuvre de Gould, a proposée dès 1917 [51] comme modèle des coquilles de mollusques enroulées. Contrairement à celle du nautilé, la coquille de la plupart des gastéropodes ne conserve pas les mêmes

paramètres au cours de sa croissance. Au début des années 60, David Raup a proposé une modélisation de l'enroulement de la coquille des gastéropodes [47, 48]. Il est difficile de déterminer si c'est son intérêt pour l'ontogénie et la morphologie qui a amené Gould à prendre l'allométrie de croissance des escargots pour sujet de ses premiers articles et à s'intéresser ainsi à la relation entre ontogénie et évolution [15], ou bien si c'est l'inverse ; mais toujours est-il que, sous le tutorat de Norman D. Newell, qui s'intéressait à la fois à la morphométrie évolutive [46] et à la taxonomie évolutive [45], les escargots ont fourni un matériel convenable pour une analyse morphologique formelle appliquée à l'ontogénie et à l'évolution, dès le début de son travail de recherche.

Par ailleurs et depuis peu après la publication de l'*Origine des espèces* (1859), les escargots (Gastéropodes Pulmonés Stylommatophores) sont apparus comme un matériel propice pour tester la réalité de l'adaptation dans les conditions naturelles : comme ils bougent peu, on peut s'attendre à un effet décelable de la sélection naturelle par des agents locaux ; et comme leurs coquilles ont des caractères formalisables, on peut espérer qualifier objectivement leur états potentiellement adaptatifs et mettre en évidence des corrélations entre leur variation et de supposées pressions de sélection locales. Pour être simple, cette hypothèse n'en a pas moins fait l'objet de conclusions contradictoires, citées par Gould lui-même dans ses travaux malacologiques (références in [18] et [35]).

- Dès 1873, Gulick [38] remarque que la variabilité géographique des caractères des coquilles d'Achatinellidae d'Hawaï ; qualifiable et bien connue des collectionneurs, ne semble pas pouvoir être mise en rapport avec une éventuelle variation des conditions locales. Crampton arrive à la même conclusion à l'issue de l'étude des *Partula* de Polynésie en 1917 [9]. En 1937, Dobzhansky [10], qu'on peut difficilement suspecter d'a priori contre la sélection naturelle, cite les *Cepaea* (Helicidae) européennes, en exemple de la même difficulté.
- À l'opposé, l'adaptation a été souvent évoquée sans plus d'arguments à partir des années 1870. En 1937, Rensch [49], l'inventeur des Artenkreiss et des Rassenkreiss, montre des corrélations entre formes et conditions locales chez les Helicidae de Sicile dont il étudie les clines géographiques ;

mais ce n'est qu'après 1945, que la mise en évidence de la transmission mendélienne des bandes spirales colorées de la coquille des *Cepaea* permet d'appliquer les méthodes de la génétique des populations à un modèle autre que la drosophile, et à des populations vivant dans les conditions naturelles, à une époque où les allèles n'étaient accessibles que par leur expression phénotypique. En résulte une série d'articles classiques argumentant la valeur adaptative de ces caractères par Cain et Sheppard [6] d'une part, et par Lamotte [39] d'autre part, au début des années 50.

- Cependant, en 1963 Cain et Currey [5] mettent en évidence, dans certaines populations, des fréquences alléliques aberrantes par rapport aux modèles dans certaines populations soumises à des conditions locales qui ne semblent différer en rien de celles des populations voisines : c'est ce qu'ils appellent l'*area effect* (effet local ?). Ces effets locaux feront l'objet de nombreux articles d'élèves et de successeurs de Cain comme Bryan Clarke ou R.A.D. Cameron, et même de commentaires de Sewall Wright [61] qui les interprète comme le résultat de dérive locale ou de sélection interdèmes [35].
- Finalement, dans les années 50, rien de ce qui concernait la systématique évolutive n'aurait su être étranger à Ernst Mayr, et celui-ci a travaillé avec Carmela Beritto Rosen sur les *Cerion* [43], à l'American Museum, à la suite des travaux purement malacologiques de William Clench, au Museum of Comparative Zoology de Harvard. Clench lui-même avait tenté de mettre de l'ordre dans les 600 noms du niveau espèce disponible [7] ; mais, à l'exemple de malacologistes américains plus anciens comme Paul Bartsch dans les années 1910-1920 [1], Clench n'avait pas négligé la recherche des causes de leur extraordinaire variabilité (eg [8]). L'objectif déclaré de Mayr et Rosen est de déterminer si la variabilité est « due to true introgression (gene exchange between species) or due to gene flow among well-differentiated populations of the same species. To decide in favour of one or the other alternative is usually difficult, and virtually impossible if the populations involved are on the borderline between species and subspecies. A genus in which many such situations seem to occur is the genus

Cerion, considered « the most difficult genus of pulmonate mollusks to classify. » La conclusion d'échec de l'article de Mayr et Rosen est que « the very characteristics... which have adapted these snails so superbly for the habitat in which they live make it virtually impossible to classify them in terms of the conventional categories of species and subspecies ». Mayr utilisera par la suite l'exemple des *Cerion* tant dans *Animal Species and Evolution* en 1963 [41] que dans *Principles of Systematic Zoology* en 1969 [42].

3. Les escargots de Gould

Les escargots, et les Pulmonés Stylommatophores en particulier, sont bien connus depuis le XIX^e siècle pour leurs radiations insulaires en milieu tropical. Les Antilles, de la Floride au Venezuela, ne font pas exception et abritent de nombreuses radiations « adaptatives » qui ont attiré de longue date l'attention des malacologistes américains.

Le genre *Poecilozonites*, étudié par Gould jusqu'en 1968, appartient au groupe nord-américain de la famille holarctique des Zonitidae (sous-famille des Gastrodantinae). Le genre est endémique des Bermudes, où il constitue d'après Gould (dans le préambule de 1969) « an adaptive radiation comparable in scope with the classic insular speciation and ecologic differentiation of Darwin's finches ». Le PhD de Gould a envisagé les formes appartenant au sous-genre nominal sur une seule petite île (Bermuda, 200 km²), pendant le Pléistocène, soit une période de 500 000 ans rythmée par trois périodes glaciaires et quatre interglaciaires, clairement identifiables par leurs sédiments qui contiennent les escargots fossiles. C'est cet ensemble qui constitue le « microcosme évolutif » dont Gould fait son titre [18].

Le genre *Cerion*, étudié après 1967 par Gould, constitue à lui seul la famille des Cerionidae, d'affinités incertaines mais probablement proche des Urocoptidae de la même région [52]. Le genre est endémique des grandes Antilles (des Keys de Floride aux îles Vierges) et des Antilles néerlandaises. Il regroupe 600 espèces nominales cataloguées par Clench en 1957 [7]. En général les peuplements sont localement structurés en populations disjointes d'environ un millier d'individus occupant une surface de l'ordre de la centaine de mè-

tres carrés, séparées par des distances de l'ordre de vingt à trente mètres. Sur les îles où ils sont présents, on observe souvent au moins deux formes : l'une littorale, vivant dans la végétation sur le sol calcaire rocheux d'origine corallienne, et l'autre sublittorale, vivant dans la végétation des dunes (également calcaires) ou dans l'intérieur. L'extraordinaire variabilité géographique des *Cerion* est caractérisée par l'existence de formes apparemment identiques vivant à de grandes distances, y compris sur des îles éloignées, alors qu'on observe dans le même temps localement des clines abrupts ou la parapatricie sans hybridation apparente de formes très différentes. Les travaux des malacologistes américains avaient envisagé depuis longtemps les aspects génétiques de l'isolement des formes de *Cerion*, y compris par l'expérimentation *in situ* (par exemple, [11]) ; et on peut comprendre qu'un malacologiste américain ambitieux, après s'être fait les dents sur un groupe obscur, ait eu envie de s'attaquer ensuite aux *Cerion*. En 1962, Mayr et Rosen [43] ont déjà beaucoup parlé des relations entre populations de l'île de Bimini, mais leur approche génétique est limitée à des inférences à partir des données morphométriques et de la répartition des populations. Leur approche morphométrique elle-même est limitée à quelques mesures et rapports simples et classiques en malacologie descriptive. À la fin des années 60, Gould a mis au point des outils morphométriques bien plus performants que ceux de ses prédécesseurs et envisage une approche génétique plus élaborée que la leur, pour laquelle il s'associe à David Woodruff qui maîtrise les outils de la génétique des populations et notamment l'utilisation alors nouvelle du polymorphisme enzymatique [36].

4. Le microcosme de 1969 en tant qu'annonce du macrocosme de l'œuvre à venir

Dès 1969, Gould déclare sans ambiguïté, peut-être pour la première fois (mais pas la dernière !), son intention d'utiliser des exemples particuliers, ici les *Poecilozonites*, pour traiter de questions générales sur la systématique évolutive, ce qui constituera jusqu'à la fin sa méthode déclarée de construction de ses articles. C'est par cette démarche qu'il justifie le choix présenté comme délibéré d'un sujet qui peut paraître restreint (quelques espèces, pendant 500 000 ans, sur

200 km²...) : ... « explanation of a phylogenetic event – the subsumption of its antecedent conditions under general laws of the evolutionary theory – requires the reduction of those conditions to manageable proportions... And it is from series of such explanations that general conclusions can be formulated concerning the operation of evolutionary processes in the history of life ». Cette démarche inductive n'est pas du tout empirique, puisque les événements cladogénétiques sont inférés « under general laws of the evolutionary theory ». C'est la série des explications, et non la série des observations, qui permettra des conclusions générales ; pour Gould, ce n'est pas l'observation des processus qui permet de comprendre l'évolution, c'est la comparaison des explications qu'on en donne qui permet d'améliorer la théorie générale de l'évolution. Dès 1969, le naturaliste Gould, dont le goût pour le terrain et pour l'observation des animaux réels ne font pas de doute, affirme déjà clairement ses objectifs théoriques, dont la réalisation culmine avec le titre de son dernier ouvrage, *the structure of the evolutionary theory*, qui peut être compris comme traitant de la théorie de la théorie...

Sur la forme, il est amusant de constater qu'en 1969, Gould écrit dans sa préface (p. 409) : « Five evolutionary essays form the heart of this work... I hope that the reader lacking time... will concentrate on these essays. In this expectation, I have tried to give them a dual status – as part of a unified whole and as independent entities ». L'intention est clairement expliquée : il s'agit de permettre au lecteur de lire s'il le souhaite un seul chapitre, se rapportant à une question particulière de la systématique évolutive des pulmonés, sans être obligé de se reporter à d'autres parties de l'ouvrage qui cependant forme un ensemble cohérent. Gould se trompe donc (ou nous trompe...) lorsqu'il affirme, en 2000 [27], que c'est la demande de l'éditeur de *Natural History* qui l'a amené d'abord à pratiquer, puis à reconnaître le concept de l'essai qui est devenu la forme privilégiée de ses articles : « À l'automne 1973... je connaissais bien sur le terme d'essai, mais je n'avais pas la moindre idée de la définition et de l'histoire de ce genre littéraire, lorsque Alan Ternes m'a appelé de façon inattendue... ». En fait, ce principe de construction, ce désir de faire de chaque chapitre un microcosme dans le macrocosme de l'ouvrage dont il constitue une partie, est bien antérieur et remonte donc au moins à la fin 1967–début de 1968 (manuscrit reçu le 5 mars 1968).

Sur le fond, en 1969 Gould [18] se situe sans conteste dans le paradigme mayrien de *Animal Species and Evolution* [41] (il cite aussi Simpson, 1953, mais curieusement cite l'ouvrage de Wallace (1889) sur le darwinisme, mais pas Darwin lui-même). Son travail peut être lu comme une application de *Animal Species and Evolution* à un microcosme évolutif paléontologique, dont il entend dégager trois thèmes.

4.1. Premier thème : « *the nomenclature and cause of exuberant morphological diversity* »

Par nomenclature, il faut ici entendre taxonomie, car il s'agit tout autant de définir les causes de la diversité, que de les nommer. C'est sur ce point que se situe, à mon avis, l'originalité du travail de Gould. En effet, le paradigme de la systématique évolutive étant que l'adaptation est le moteur de la diversification, tout systématicien évolutif recherche les caractères adaptatifs, qui sont ceux qu'il peut corrélérer avec des conditions interprétables en termes de pression de sélection, pour montrer l'existence et les voies de l'évolution biologique par le moyen supposé totipotent de la sélection naturelle. Les caractères non interprétables en ces termes sont considérés comme des résidus, et interprétés comme l'expression d'une pression de sélection actuelle non identifiée, ou comme le résultat d'une pression de sélection passée. C'est par exemple la seule position que Arthur Cain ait admise dans tous ses travaux sur les escargots, et qu'il a exprimée clairement en 1979, puis en 1988 à propos de l'évolution moléculaire [2, 3].

Dès 1965 au plus tard, la démarche de Gould est inverse. Dès le début de son étude, il recherche non pas les caractères corrélés avec des éléments susceptibles de représenter des pressions de sélection, mais les caractères corrélés entre eux et avec la croissance des coquilles, pour dégager des invariants dans la croissance des individus dans chaque lignée (en 1969 on ne parlait pas de clade). Ces invariants ontogénétiques, les lois de croissance ainsi mises en évidence, ont pour effet paradoxal de créer une variation qui ne représente que, pour une petite partie, l'effet d'une plasticité du génome sous l'effet des mutations et de la sélection, mais qui est principalement l'expression d'un processus de croissance fixé génétiquement dont seuls, ou à peu près, les paramètres temporels fluctuent. La variation de ces processus de croissance peut être quantita-

tive, par la durée plus ou moins longue du processus ontogénétique, ou par la durée relative de chaque phase du processus, mais pas qualitative. Les invariants caractérisent ce que Gould a appelé par la suite contraintes, et les limites de la variation morphologique que permettent ces contraintes caractérisent ce que Gould a appelé par la suite canalisation. L'allométrie, qui crée de la variation morphologique sans variation de la loi de croissance mais par variation de la durée totale de son application, est l'indice privilégié de ces contraintes. La paedomorphose, qui est l'expression de la variation de l'âge de maturité par rapport à l'application de la loi de croissance, est le moyen de créer de la variation morphologique chez les adultes sans échapper aux contraintes de cette loi. Finalement, l'adaptation mettant en cause d'autres systèmes génétiques est peut-être ce qu'il reste, si les résidus de l'application de la loi de croissance aux populations observées sont corrélés avec des paramètres de l'environnement susceptibles d'exercer une pression de sélection.

4.2. Second thème : « *the biospecies in paleontology* »

En 1969, Gould ne remet pas en cause le « concept biologique de l'espèce » (*Biological Species Concept* = BSC). Bien au contraire, il le revendique y compris en tant que paléontologiste, et dénie toute légitimité aux approches paléontologiques consistant à proclamer la nécessité d'une définition différente, pour des raisons d'extension temporelle ou de non-access aux caractéristiques permettant l'application de la définition de Mayr. Il affirme, avec une agressivité surprenante chez un individu aussi convivial, que les limites de l'applicabilité d'un concept ne justifient pas son rejet : « unless a theoretical concept is thoroughly non-operational, in which case it may be reasonably abandoned and meaningless, practical difficulties in application do not demand rejection ». Aux paléontologistes qui affirment que la plupart des taxons fossiles ne permettent pas l'application du BSC pour des raisons purement opérationnelles (impossibilité de l'approche populationnelle, par exemple), il répond directement : « I would argue that a paleontologist particularly interested in the study of species ought to seek those favourable cases in which such information is available ». Que les paléontologistes qui veulent explorer l'extension du BSC trouvent, comme Gould,

les fossiles adéquats ! De fait, il m'apparaît que dans la vie réelle, les taxonomistes des espèces vivantes ne disposent souvent pas de plus de caractères ni de plus d'individus que les paléontologistes, et cet aléa opérationnel ne me semble pas avoir jamais justifié aux yeux de quiconque la remise en cause du BSC. Celle-ci est certes légitime aux yeux de nombreux systématiciens dont moi-même, mais pour des raisons théoriques et méthodologiques qui sont sans rapport avec la disponibilité de caractères biologiques ou d'échantillons représentatifs, ou bien avec le pas de temps envisagé pour la délimitation des taxons.

4.3. Troisième thème : « the relationship of form and environment »

Bien que Gould évite le mot dans le titre du chapitre 9, c'est bien d'adaptation qu'il s'agit ici. Après avoir suivi les étapes décrites plus haut, puis avoir consacré le chapitre 8 aux « phyletic branchings » (cf infra), il s'attaque enfin à la recherche de la corrélation des caractères avec des variables environnementales, et – oserai-je dire comme tout le monde ? –, la trouve (voir son mea culpa, à propos de l'adaptation des *Cerion* trouvée en 1971, dans [21, 27]). L'intérêt de ce chapitre ne réside pas tant dans cette démonstration d'un possible processus adaptatif, que dans la discussion qui le termine et qu'il faut mettre en relation avec celle du chapitre 6, qui traite de l'évolution d'une seule des espèces étudiées. Dans ce dernier, et de façon très surprenante, après avoir montré la différenciation d'entités subspécifiques au cours du temps chez *Poecilozonites cupula*, Gould conclut par une remise en cause, plutôt radicale bien qu'amenée progressivement, de la totipotence de la sélection naturelle. Après deux pages où il relate les explications antérieures de la différenciation des *Cepaea* et des *Partula* par le jeu du hasard et de la sélection, il commence sa discussion par : « although I am myself predisposed to favor explanations giving a dominant role to selection, I find a logical flaw in the arguments of those who would cite selection as a more or less completely sufficient cause » ; et suit une page menant à la conclusion que l'adaptation n'est pas la cause efficace des variations observées chez *P. cupula* ! Quant à la conclusion du chapitre 9, elle dit tout simplement que rien ne permet d'affirmer que les corrélations observées entre phénotypes et conditions de l'environnement impliquent la

variation du génotype. En bref, la sélection n'est pas nécessairement l'agent principal des variations observées au cours du temps ou dans l'espace, et même les corrélations de caractères avec de possibles pressions de sélection ne prouvent rien. On ne peut qu'en conclure que Steve Gould n'a pas attendu très longtemps pour contrarier sa « prédisposition » à privilégier l'adaptation comme « cause suffisante » de l'évolution, ni pour remettre en cause ainsi le paradigme dont il se réclame au nom de cette « prédisposition »...

4.4. La phylogénie chez Gould en 1969

Le Chapitre 8 de 1969 est consacré au « Phyletic branching in the *P. bermudensis zonatus* stock ». Le terme de « phyletic branching » de ce titre est intéressant, car Gould l'explique en introduisant dès le début du chapitre la différence entre spéciation (« or multiplication of lineages ») et évolution phylétique (« or transformation of lineages »), les deux ensemble constituant la phylogénie. Ces définitions, dérivées de celles de Huxley, Simpson et Mayr (voir Mayr, 1969) ne correspondent pas à l'usage d'aujourd'hui, dans lequel « phylogénie » est devenu majoritairement synonyme du « phyletic branching » de 1969, en conséquence de la distinction fondamentale entre *patterns* et *processes* discutée par Eldredge et Cracraft en 1980 [11], et obstinément rejetée par Mayr [42]. Que Gould consacre en 1968 (date de réception du manuscrit) un chapitre aux « *patterns* », puis un chapitre aux « *processes* », en les nommant autrement, au lieu de les confondre en un seul traitement comme Mayr le préconise, montre de nouveau à quel point sa pensée était déjà autonome par rapport aux stipulations mayriennes, même lorsqu'il s'en réclamait...

Sur le plan méthodologique, l'arbre présenté est construit suivant les canons pré-cladistes, mais non sans méthode : les sept ensembles homogènes reconnus dans *P. b. zonatus* par l'analyse multivariée des dimensions de leurs coquilles sont dessinés comme les branches d'un arbre dichotomique ajusté verticalement sur une échelle stratigraphique, et reliés entre eux en fonction de leur proximité dans l'espace des variables (Figure 20 in [18]). Avant de devenir verticales, les branches naissent successivement et obliquement de deux troncs verticaux (supposés fusionnés en dessous du diagramme), qui représentent deux stocks ancestraux qui perdurent tout au long de la succession des

événements cladogénétiques donnant naissance à des sous-espèces. Ces deux troncs constituent donc, comme chez Mayr [42], des groupes paraphylétiques ; mais ceux-ci ne sont pas traités comme des taxons, contrairement aux rameaux latéraux qui sont traités comme des sous-espèces (alors que Mayr, en 1969, cite en exemple l'arbre des drosophiles de Throckmorton où le tronc, comme les branches latérales, est un taxon taxonomique).

4.5. La morphométrie

Gould appartient à la première génération de chercheurs qui ont eu accès aux calculs statistiques lourds de l'analyse multivariée (= analyse en composantes principales = ACP), grâce à l'apparition des ordinateurs, qu'on imagine lents, gigantesques et programmés par cartes perforées, à l'Université Columbia. Il déclare mener cette analyse, qu'il utilisera tout le long de sa carrière, avec deux objectifs : a) l'identification des causes de la forme des organismes par l'étude des relations entre variables ; et b) l'élimination des redondances, avec un accent particulier sur l'identification des différences résultant simplement d'allométrie de croissance (p. 424), qu'il faut identifier car elles correspondent à des différences génétiques qui peuvent être « very small or even nil ». De fait, il utilise également l'analyse multivariée pour montrer les regroupements d'échantillons venant de diverses localités par projection dans le plan déterminé par les premiers facteurs, et montrer les distances qui séparent les groupes. On voit ainsi comment les groupes paedomorphes sont contigus mais distincts des groupes non paedomorphes ; mais il n'explique pas, et je n'ai trouvé aucune explication dans ses autres articles plus récents, comment il utilise l'analyse multivariée pour analyser la croissance des coquilles et pour mettre en évidence les lois de croissance qui permettent d'inférer la paedomorphose. Peut-être procède-t-il en projetant les valeurs des variables dans le même plan que les individus, et met-il ainsi en évidence des trajectoires ontogénétiques décrites par ces valeurs, qui lui permettent d'identifier l'allométrie ou d'inférer la paedomorphose (de la même façon qu'ensuite il représentera les individus dans l'espace des variables, e.g. [33]) ; ou bien ce sont les ensembles de valeurs de plusieurs variables apparaissant comme liées en plusieurs groupes qui permettent la reconnaissance des modes suc-

cessifs de la croissance (deux chez *Poecilozonites*) ; mais tout ceci est pure spéculation de ma part. Quoi qu'il en soit, ces analyses illustrent le goût de Gould pour les approches formalistes, et le démarquent clairement des malacologistes qui l'ont précédé en allant beaucoup plus loin dans l'analyse morphométrique à objectif taxonomique, c'est-à-dire dans la formalisation des observations morphologiques. Par ailleurs, il n'utilise pas du tout les méthodes canoniques de la taxonomie numérique, pourtant développées pas loin de chez lui, à Stony Brook [50].

5. 1969–1984, vers l'évolution non adaptative

Au début des années 80 Gould adopte, finalement sans ambiguïté, un programme de recherche paradoxal pour la théorie synthétique de l'évolution. Il substitue alors, après une période principalement descriptive à objectif taxonomique, la recherche de la non-adaptation des *Cerion* à celle de l'adaptation. La construction de l'ouvrage de 1969 et les discussions évoquées plus haut montrent que le ver était depuis longtemps dans le fruit ; mais il a quand même fallu dix ans pour que cette position personnelle évolue au point de faire l'objet de l'article théorique fondateur sur les tympanes de Saint Marc ([30], 1979), suivi, peut-être à partir de 1980, mais sûrement après l'article de Gould et Vrba sur l'exaptation en 1982 [31], par la mise en œuvre du programme malacologique correspondant (articles explicites publiés en 1984 : [21, 22]).

Pendant la période intermédiaire, le travail de Gould (et Woodruff) sur les *Cerion*, presque toujours mené en collaboration, correspond avant tout à un programme de taxonomie évolutive en réponse au défi de Clench (« the most difficult genus of pulmonate mollusks to classify ») et de Mayr et Rosen, qui avaient qualifié la distribution géographique des morphes de *Cerion* de « crazy-quilt ». Après les deux premiers articles de 1969 et 1971 traitant de *Cerion*, où les variations de taille sont interprétées en termes adaptatifs, la recherche sur les causes de la différenciation passe au second plan [36] mais n'est pas oubliée, jusqu'à la démonstration de Galler et Gould, en 1979 [13] (soit l'année des *Tympanes de Saint-Marc*), qui montrent que « very different adult morphologies may be simply related through their ontogenies » en esquissant à peine les explications causales des clines abrupts étudiés [13].

L'objectif proximal de ces années de travail est de montrer que la variation géographique apparemment désordonnée correspond à un ordre géographique peu visible que met en évidence l'analyse morphométrique et génétique [29, 32, 36, 54, 55–57]. Cette démonstration faite, l'objectif devient l'intégration des variants apparemment aberrants dans le *pattern* global [13], en relativisant l'explication classique et *ad hoc* par la dispersion accidentelle sur de longues distances, grâce à l'identification d'une autre cause proximale. En 1979, les mécanismes génétiques autres que la différence supposée minime qui modifie le *pattern* ontogénétique sont tout juste mentionnés et placés sur le même plan : intergradation secondaire, sélection différentielle (adaptative), ou migration différentielle.

En 1980, Woodruff et Gould marquent une étape avec un travail synthétique sur *patterns* et *processes* chez les *Cerion* [59]. Malgré ce titre, peut-être inspiré par la discussion contemporaine organisée par Eldredge et Cracraft [11], l'article correspond essentiellement à l'analyse des *patterns*, et conclut à la multiplicité des processus dont au moins trois ont été démontrés par les travaux antérieurs : divergence interdèmes, hybridation secondaire, colonisation accidentelle. Le rôle de la sélection est reconnu, soit en tant que facteur d'ajustement, soit en tant que stabilisateur de la morphologie, mais pour l'essentiel Gould et Woodruff expliquent les *patterns* généraux de variation génétique par la sélection interdèmes sur le modèle de la « shifting balance » de Wright, en insistant sur la faible variabilité totale observée.

C'est cette faible variabilité génétique, qu'elle soit observée (par le polymorphisme électrophorétique) ou inférée (par la répétabilité des *patterns* de croissance), qui permet à Gould, dans les années suivantes, de prendre les *Cerion* pour modèles de deux mécanismes complémentaires d'évolution non adaptative : la variation du mode de croissance, résultant de facteurs intrinsèques et relevant de la contrainte des *patterns* ontogénétiques qui fixe les limites de la variation possible par la canalisation [22, 24, 25] ; et la dispersion accidentelle, résultant de facteurs extrinsèques aux *Cerion*, et relevant finalement de la contingence [14, 35]. Tous deux partagent la propriété de créer de nouveaux variants fixés sans diminuer, voire même en accroissant (peut-être) la *fitness*, tout en étant à peu près ou totalement indépendants du processus d'adaptation par l'action de la sélection naturelle. Cette direction de recher-

che est ouvertement (enfin ?) opposée aux conclusions de Mayr et Rosen en 1956, qui, dans la phrase déjà citée, expliquaient leur incapacité à reconnaître un ordre taxonomique traduisant l'adaptation par la perfection même de celle-ci, en une démarche pour laquelle le terme de panglossienne apparaît comme un aimable euphémisme.

Au cours de la période 1969–1986, je me suis souvent demandé pourquoi, parmi les articles signés par Gould, l'article de 1971 [20] porte dans son titre le numéro II, et les articles de 1977 [29] et 1978 [32] les numéros VII et VIII. La réponse est qu'il faut intégrer dans la série d'une part l'article de 1969 [17] qui ne traite pas que de *Cerion*, et d'autre part les articles de Woodruff dont Gould n'est pas signataire, comme l'indique le numéro V dans le titre de l'article de 1975 par Woodruff seul [56]. Sauf omission de ma part, la chronologie complète compte 24 articles de 1969 à 1997 : 1[17] ; 2[20] ; 3[54] ; 4[36] ; 5[56] ; 6[55] ; 7[29] ; 8[32] ; 9[57] ; 10[13] ; 11[59] ; 12[58] ; 13[21] ; 14[22] ; 15[37] ; 16[33] ; 17[34] ; 18[60] ; 19[23] ; 20[24] ; 21[35] ; 22[25] ; 23[14] ; 24[26]. L'article de 1980 (le 11^e [59]) constitue une étape à la fois parce qu'il s'agit d'une synthèse, et parce que les articles suivants envisageront explicitement la non-adaptation. Bien qu'il s'agisse d'une série, on notera que le titre présenté comme général dans les articles numérotés, a changé entre le numéro II (« The Paleontology and Evolution of *Cerion* ») et le V (« Natural History of *Cerion* »). Après le VIII, une référence avant publication, qui est fautive, dans Gould en 1984 [21], donne le numéro 17 à l'article de Gould et Woodruff finalement publié ailleurs en 1986 [33], qui pour moi est le 16 (peut-être ont-ils compté l'article de Chung tiré de son mémoire de Master [4] sur l'anatomie des *Cerion*, annoncé « in press » dans [33], mais dont je me rappelle avoir discuté les résultats avec Gould bien avant 1986).

6. De l'allométrie de croissance à la canalisation, et de la migration à la contingence

Partie de l'analyse morphométrique de la croissance des escargots, dont l'allométrie l'a mené à la paedomorphose puis à la longue réflexion sur ontogénie et phylogénie (1978), l'insistance de Gould sur les contraintes en évolution, à partir du début des années

80, permet le rapprochement entre deux champs d'intérêt souvent considérés comme opposés : celui des approches formalistes et celui des approches fonctionnalistes. Alors que son admiration pour Darwin est maintes fois exprimée, sa sympathie va sans aucun doute aux formalistes : « if « constraints » has become a buzz-word of contemporary evolutionary theory, then I must assume that the shades of Galton and Geoffroy are smiling, for the structure of their thought has withstood the formalist's ultimate test of timelessness » [28].

J'ai dit plus haut comment Gould utilise l'analyse en composantes principales pour mettre en évidence les modes de croissance successifs, qui sont au nombre de deux chez *Poecilozonites* et de trois chez *Cerion*, et les limites de leurs variations. Il utilise la corrélation des variables pour montrer que, dans la trajectoire ontogénétique des coquilles, et parce que les variables ne sont pas indépendantes, la limitation de la variation possible fait que le forçage d'une variable comme la taille entraîne des variations de forme apparemment extraordinaires, ou nécessairement répétées indépendamment : les moyens d'obtenir une grande coquille, ou une très petite, sont très limités [22] ; et à l'extrême, les *Cerion* peuvent montrer une forme apparemment aberrante, tels les *Cerion* carrés [25], pour de simples raisons de contraintes de croissance. Ce phénomène, par lequel les moyens de réaliser une forme, ainsi que le nombre de formes possibles, sont limités, constitue ce que Gould appelle la canalisation [24]. Celle-ci, qui est non pas une homologie latente et réprimée, mais la répétition de la même évolution peu ou pas adaptative, est mise en évidence par la convergence à peu près parfaite de coquilles dans une paire d'espèces éloignées, à la fois par la géographie et par leur morphologie génitale (bon indice de la distance phylogénétique) : l'une de ces deux espèces est très différente morphologiquement, mais très proche génétiquement et par sa morphologie génitale d'une troisième espèce avec laquelle elle s'hybride en parapatricie : la similitude des coquilles des deux formes allopatriques est donc le résultat de la canalisation [33].

Une seconde voie d'analyse de l'évolution non adaptative est la mise en évidence de la covariance géographique d'ensembles de variables morphologiques corrélées, où le seul déterminisme apparent est la position de la population considérée par rapport aux autres, et non pas les conditions locales de l'environ-

nement. C'est ce que Gould montre en 1984 chez les *Cerion* des Antilles néerlandaises, en réanalysant la variation qui l'avait fait conclure à l'adaptation (un peu précipitamment, mais dans la logique du « on trouve ce qu'on cherche ») en 1969 et 1971 [21]. Observant que les morphologies observées ne sont corrélées qu'à la position géographique des populations, mais pas aux conditions locales, il en infère que la dérive et l'hybridation sont des explications suffisantes des variations observées, sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir l'adaptation.

Finalement, la contingence apparaît en 1984 comme facteur de l'évolution non adaptative des *Cerion*. Gould met alors en évidence des introgressions et la persistance locales de formes hybrides très différenciées, dont l'un des parents est exogène, par introduction accidentelle et ponctuelle d'un morphe (« propague ») au milieu d'un morphocline. Le transport par les cyclones, marginalisé en 1979, refait ainsi surface pour expliquer les *area effects*, depuis longtemps identifiés comme tels par la présence d'allèles originaux [21, 35]. En 1996, Goodfriend et Gould [14] fournissent une démonstration particulièrement élégante en trouvant à l'état fossile, sur la localité de l'un des *area effects*, l'une des formes ancestrales inférée chez les hybrides par la présence d'allèles appartenant à la forme pure de cet ancêtre allopatricie.

Il faut souligner, comme Gould et Woodruff l'ont fait eux-mêmes, [28, 33], que leur insistance sur l'existence de l'évolution non adaptative n'implique en rien le déni de l'adaptation en tant que mécanisme de l'évolution. C'est le postulat de la totipotence de l'adaptation, vu par Gould en 2002 [28] comme le résultat de la sclérose progressive de la théorie synthétique, qui est contesté, et non l'adaptation elle-même ; et le meilleur moyen de mettre ce postulat en échec est de montrer que l'évolution non adaptative existe, sans que cela remette en cause l'existence par ailleurs de l'adaptation.

7. Du *Biological Species Concept* aux équilibres ponctuels et leurs conséquences

À l'instar de Darwin, Gould n'a jamais, à ma connaissance, donné de définition formelle et opérationnelle de ce qu'il entend par « espèce », malgré des

affirmations qui y ressemblent en 1980 [59], en 1986 [33] (avec Woodruff) et en 2002 [28] (seul). En revanche, sa production taxonomique sur les escargots, jointe aux discussions de son dernier ouvrage, dont pas moins de 430 pages sont consacrées aux propriétés, aux *patterns* et aux *processes* de l'évolution impliquant le niveau de l'espèce [28], permettent de proposer une interprétation du concept dont il discute les propriétés et dont il précise l'extension chez les escargots.

J'ai déjà souligné plus haut le strict conformisme mayrien affiché par Gould en la matière en 1969. L'origine de la dérive, comme Gould lui-même l'a affirmé, est sans doute l'article d'Eldredge et Gould de 1972 fondant le modèle des équilibres ponctués [12]. Ce modèle de *pattern* est pourtant présenté à l'origine comme le résultat de la mise en cohérence des observations d'une part (prédominance de la stase chez les fossiles, peu ou pas d'intermédiaires observés), et du modèle du *process* de la spéciation allopatrique par divergence de petites populations périphériques, dont l'effectif faible et la dérive rapide laissent peu ou pas de traces fossiles. Pour Eldredge et Gould, il s'agit alors d'un point de vue nouveau, et non de la remise en cause du concept d'espèce biologique mayrien. Gould reprend alors l'arbre des *Poecilozonites zonatus* de 1969, pour montrer que le modèle des équilibres ponctués rend mieux compte de l'intervalle de temps très court séparant deux formes divergentes, que le modèle gradualiste (Fig. 1). Il montre ainsi ce qu'il voulait démontrer : les mêmes données permettent deux modèles différents du *pattern* temporel d'une divergence dont l'origine n'est de toute façon pas observée. La possible paraphylie des espèces est maintenue, comme le montre le schéma général du modèle (reproduit en 2002, p. 609) (Fig. 3) où la divergence rapide de plusieurs rameaux à partir d'une seule espèce-tronc en stase morphologique permet la paraphylie de l'espèce-tronc.

Empiriquement, l'extension du concept d'espèce de Gould (et Woodruff) chez les *Cerion* est définie par la mise en cohérence maximale des caractères morphologiques et génétiques des populations échantillonnées avec leur répartition géographique, et, dans une certaine mesure, écologique. C'est la démarche qu'en 1986 Gould et Woodruff ont rapportée, peut-être de façon un peu excessivement théorique, à la conciliation des inductions identifiée par William Whewell [33]. La

démarche générale consiste à tester d'abord la cohérence morphométrique, c'est-à-dire à rechercher pour les populations d'une région un continuum dans le nuage des points, en prenant en compte les contraintes ontogénétiques, puis à mettre en cohérence ces ensembles par les fréquences alléliques et par la biogéographie. Lorsque la congruence des ensembles de données permet de dégager un *pattern* dominant, chaque ensemble est reconnu comme une espèce. Les zones d'incongruence sont analysées soit en termes de zones hybrides de taxons actuels, soit en termes d'introgession accidentelle actuelle ou passée, à l'origine d'un *area effect* [14, 35].

Il ressort de cette méthode que, tandis que pour Mayr l'interfécondité est un caractère nécessaire et suffisant pour définir une espèce, avec toutes les difficultés que l'on connaît, pour Gould et Woodruff l'interstérilité est un critère suffisant, mais pas nécessaire [59]. Ce n'est pas l'interfécondité qui définit les espèces, mais c'est l'analyse de leurs caractères morphologiques et génétiques, en relation la distribution géographique de ces caractères, qui permet de définir une espèce comme le regroupement de populations correspondant à la cohérence morphologique, génétique et historique interne maximale (la distribution géographique est bien entendu la traduction de l'histoire, même sans phylogénie). Quoi qu'en disent Gould et Woodruff en 1980 [59], et même si leur concept est biologique, il s'agit là d'un sérieux changement par rapport au BSC, à moins de considérer la synthèse de la théorie du même nom comme l'acceptation de définitions fondamentales successivement contradictoires.

En 2002, Gould se heurte (en une page sur 1433, p. 605) au concept phylogénétique de l'espèce, qu'il identifie correctement comme correspondant à un internoeud de l'arbre du vivant. Alors même qu'il reconnaît sa cohérence, Gould reproche à cette définition d'introduire une discontinuité dans un ensemble continu de populations, dès lors qu'un rameau en a divergé pour former un nouvel internoeud. Gould veut donc que ce qui apparaît comme la même chose soit reconnu comme étant la même chose – ce qui implique qu'il considère les espèces comme des objets réels, et pas des concepts. En vertu de cette approche, il veut aussi qu'un changement brutal (une ponctuation) sans cladogénèse donne naissance à une nouvelle espèce, ce que ne permet pas le concept phylogénétique. Comme il reconnaît le concept phylogénétique comme logi-

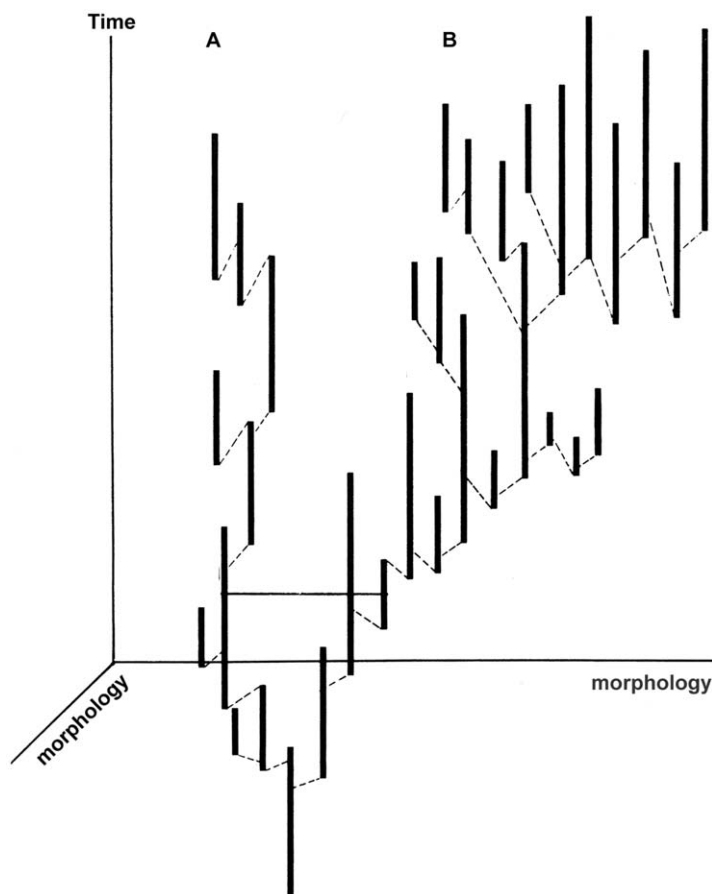


Fig. 3. Modèle des équilibres ponctués : les traits verticaux représentent les espèces dans l'espace morphologique au cours du temps, et les pointillés horizontaux la transition rapide (à l'échelle du temps géologique !) à l'origine d'une nouvelle espèce (reproduit d'après [12]).

Fig. 3. The model of punctuated equilibria: vertical bars represent species in time, in the morphological space, and horizontal dot lines represent the rapid transition (at geological time scale) giving rise to new species (reproduced from [12]).

quement « pur » (les guillemets sont de lui), il s'en tire en concluant qu'on peut résoudre la question empiriquement et que celle-ci « need not to persist as a definitional or philosophical conundrum » (dans un ouvrage qui consacre 1433 pages à la structure de la théorie de l'évolution !). Circulez, y a rien à voir...

Pour Gould, finalement, l'espèce est un individu, et non une classe [28, 40] : c'est une nécessité épistémologique pour analyser la sélection aux niveaux supérieurs de la hiérarchie du vivant, et pour la cohérence du concept avec le modèle des équilibres ponctués. L'isolement reproducteur est une propriété suffisante, mais non nécessaire, des espèces. Dès avant 2002, il transforme en concept général le modèle de 1972 : l'espèce est un ensemble cohérent génétiquement, spa-

tialement et temporellement, distingué des autres espèces par son commencement (« ponctuation » initiale), sa fin (« ponctuation » finale ou extinction), et par ses limites spatiales au cours du temps. La canalisation de la variation intraspécifique se traduit par la stase morphologique, observée même chez les *Cerion* [23], qui traduit l'individualité de l'espèce, si même elle ne la fonde pas. Dans toutes les dimensions, les limites ne correspondent pas nécessairement à des ruptures de continuité, mais peuvent correspondre seulement à la ténuité de la jonction avec d'autres espèces. Ce lien ténu, lorsqu'il existe, est représenté soit par la population d'effectif réduit qui est à l'origine d'une espèce, soit par une zone hybride en cline abrupt, soit par des introgressions occasionnelles.

La définition des espèces comme des objets réels permet à Gould d'éviter d'aborder le problème méthodologique de la paraphylie des espèces biologiques. En revanche, et de son point de vue résolument empirique, il est préoccupé par l'obstacle à la résolution phylogénétique que constitue la réalité de la stase morphologique : comme l'ont remarqué Wagner et Erwin en 1995 [53], la constance des caractères entre des internœuds successifs d'une espèce-tronc prévient l'existence de synapomorphies à chaque nœud ([28], p. 821). Bien que Gould ne le dise pas, l'implication de cette remarque est que, si le modèle des équilibres ponctués traduit la réalité de l'évolution des caractères, la résolution des relations phylogénétiques est extrêmement brouillée, sinon le plus souvent impossible, au niveau des espèces. Gould n'a pas abordé l'évolution moléculaire ; mais on peut remarquer dans le même ordre d'idées que, si le modèle était valide au niveau moléculaire, la résolution de l'arbre serait totalement fautive car les branches les plus longues correspondraient aux espèces résultant du plus grand nombre d'événements cladogénétiques, et non à un âge ancien de divergence d'avec l'espèce-tronc du clade auquel elles appartiennent.

8. Conclusion : les escargots entre empirisme, modèles et théorie

Étudiés pendant près de quarante ans, les escargots ont fourni à Steve Gould, soit la source d'idées importantes sur l'évolution et la taxonomie, soit le matériel qui lui a permis de tester ces idées, soit alternativement l'une et l'autre. La relation entre ontogénie et évolution, les équilibres ponctués, l'évolution non adaptative sont autant de sujets qui ont eu pour objets les escargots, jusqu'à la mise en œuvre de leurs implications taxonomiques et nomenclaturales. Dans le domaine de la systématique, la rupture avec les définitions et la pratique de Mayr est nette, en partie grâce aux progrès technologiques de l'analyse multivariée et de l'analyse du polymorphisme génétique, mais aussi par le rejet de l'interfécondité comme critère. Cependant, Gould est toujours resté dans le paradigme mayrien dont le fondement est qu'en taxonomie, *pattern* et mécanismes de l'évolution ne doivent pas être dissociés [42]. Ce paradigme le conduit tout à fait logiquement, mais aussi empiriquement pour autant que le

modèle des équilibres ponctués corresponde à la réalité biologique, à une absence à peu près complète d'intérêt pour les méthodes cladistiques dont la caractéristique est de conceptualiser les taxons pour pouvoir formaliser leur manipulation.

Enfin, sur le plan de la théorie de l'évolution comme dans ses travaux sur les escargots, on remarquera que Steve Gould applique les concepts de hasard et de nécessité de façon inverse à celle de Jacques Monod [44], qui a par cette formule génialement résumé la théorie synthétique de l'évolution. Pour Monod, le hasard de l'évolution est identifié à la mutation, qui est interne au vivant, et la nécessité est identifiée à la pression de sélection qui est externe par rapport au vivant qui évolue. Chez Gould, la nécessité est représentée par les contraintes de l'ontogénie qui sont internes au vivant, et le hasard est représenté par la contingence des événements historiques externes au vivant qui évolue, et qui ouvrent de nouvelles voies et induisent de nouvelles pressions de sélection. Comme Gould aurait pu le dire, tout ça est une question de point de vue où l'on se place, et dépend du niveau hiérarchique d'organisation et d'évolution du vivant qu'on choisit pour son analyse...

Remerciements

Je remercie Véronique Roy, qui a rassemblé la documentation pour cet article, Pierre Lozouet pour son aide documentaire, Marie-Catherine Boisselier pour sa relecture, ainsi que les organisateurs des journées dédiées à Steve Gould, qui m'ont donné l'occasion de revenir sur ses travaux.

Références

- [1] P. Bartsch, Experiments in the breeding of Cerions, Pap. Dpt Mar. Biol., Carnegie Inst. 282 (1920) 1–55.
- [2] A.J. Cain, Introduction to general discussion, Proc. R. Soc. Lond. B 205 (1979) 599–604.
- [3] A.J. Cain, Evolution, J. Evol. Biol. 1 (1988) 185–194.
- [4] D. Chung, Aspects of the anatomy of *Cerion* (Mollusca: Pulmonata), MS Thesis, Purdue University, 1979.
- [5] A.J. Cain, J.D. Currey, Area effects in *Cepaea*, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 246 (1963) 1–81.
- [6] A.J. Cain, P.M. Sheppard, Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*, Heredity 4 (1950) 275–294.
- [7] W.J. Clench, A catalogue of the Cerionidae (Mollusca-Pulmonata), Bull. Mus. Comp. Zool. 116 (1957) 121–169.

- [8] W.J. Clench, C.G. Aguayo, The *scalarinum* species complex (*Umbonis*) in the genus *Cerion*, Occ. Pap. Moll., Harvard Univ. 116 (1952) 413–440.
- [9] H.E. Crampton, Studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*, The species inhabiting Tahiti, Carnegie Inst. Washington Publ. 228 (1917) 1–311.
- [10] T. Dobzhansky, Genetics and the Origin of Species, Columbia University Press, 1937.
- [11] N. Eldredge, J. Cracraft (Eds.), Phylogenetic patterns and the evolutionary process, Columbia University Press, 1980.
- [12] N. Eldredge, S.J. Gould, Punctuated equilibria: an alternative to gradualism, in: T. Schopf (Ed.), Models in Paleobiology, Freeman, Cooper and Co, 1972, pp. 82–115.
- [13] L. Galler, S.J. Gould, The morphology of a 'hybrid zone' in *Cerion*: variation, clines, and an ontogenetic relationship between two 'species' in Cuba, *Evolution* 33 (1979) 714–727.
- [14] G.A. Goodfriend, S.J. Gould, Paleontology and chronology of two evolutionary transitions by hybridization of in the Bahamian land snail *Cerion*, *Science* 274 (1996) 1894–1897.
- [15] S.J. Gould, Allometry in Pleistocene land snails from Bermuda: the influence of size upon shape, *J. Palaeontol.* 40 (1966) 1131–1141.
- [16] S.J. Gould, Phenotypic reversion to ancestral form and habit in a marine snail, *Vermicularia spirata*, *Nature* 220 (1968) 804.
- [17] S.J. Gould, Character variation in two land snails from the Dutch Leeward Islands: geography, environment, and evolution, *Syst. Zool.* 18 (1969) 185–200.
- [18] S.J. Gould, An Evolutionary Microcosm: Pleistocene and Recent History of the Land Snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda, *Bull. Mus. Comp. Zool.* 138 (1969) 407–532.
- [19] S.J. Gould, Coincidence of climatic and faunal fluctuations in Pleistocene Bermuda, *Science* 168 (1970) 572–573.
- [20] S.J. Gould, The paleontology and evolution of *Cerion*. II: Age and fauna of Indian shell middens on Curaçao and Aruba, *Mus. Comp. Zool. Brev.* 372 (1971).
- [21] S.J. Gould, Covariance sets and ordered geographic variation in *Cerion* from Aruba, Bonaire, and Curaçao: a way of studying nonadaptation, *Syst. Zool.* 33 (1984) 217–237.
- [22] S.J. Gould, Morphological channelling by structural constraint: convergence in style of dwarfing and gigantism in *Cerion*, with a description of two new fossil species and a report on the discovery of the largest *Cerion*, *Paleobiol.* 10 (1984) 172–194.
- [23] S.J. Gould, Prolonged stability in local populations of *Cerion agassizi* (Pleistocene–Recent) on Great Bahama Bank, *Paleobiol.* 14 (1988) 1–18.
- [24] S.J. Gould, A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution, *Evolution* 43 (1989) 513–539.
- [25] S.J. Gould, Constraint and the square snail: life at the limits of a covariance set. The normal teratology of *Cerion disforme*, *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 47 (1992) 407–437.
- [26] S.J. Gould, The taxonomy and geographic variation of *Cerion* on San Salvador (Bahama Islands), Proceedings 8th symposium on the geology of the Bahamas and other Carbonate regions, Bahamian Field Station Ltd, 1997, pp. 73–91.
- [27] S.J. Gould, Les pierres truquées de Marrakech, Éditions du Seuil, 2002, pp. 1–428. Traduit de l'anglais par Marcel Blanc (version anglaise, 2000).
- [28] S.J. Gould, The structure of evolutionary theory, The Belknap Press of Harvard University Press, 2002.
- [29] S.J. Gould, C. Paull, Natural History of *Cerion*. VII. Geographic variation of *Cerion* (Mollusca Pulmonata) from the eastern end of its range (Hispaniola to the Virgin Islands): coherent patterns and taxonomic simplification, *Mus. Comp. Zool. Brev.* 445 (1977) 1–24.
- [30] S.J. Gould, R.C. Lewontin, The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program, *Proc. R. Soc. Lond.*, B 205 (1979) 581–598.
- [31] S.J. Gould, E. Vrba, Exaptation – a missing term in the science of form, *Paleobiology* 8 (1982) 4–15.
- [32] S.J. Gould, D.S. Woodruff, Natural History of *Cerion*. VIII. Little Bahama Bank – A revision based on genetics, morphometrics, and geographic distribution, *Bull. Mus. Comp. Zool.* 148 (1978) 371–415.
- [33] S.J. Gould, D.S. Woodruff, Evolution and systematics of *Cerion* (Mollusca: Pulmonata) on New Providence Island: a radical revision, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 182 (1986) 389–490.
- [34] S.J. Gould, D.S. Woodruff, Systematics and levels of covariation in *Cerion* from the Turks and Caicos, *Bull. Mus. Comp. Zool.* 151 (1987) 321–363.
- [35] S.J. Gould, D.S. Woodruff, History as a cause of area effects: an illustration from *Cerion* from Great Inagua, Bahamas, *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 40 (1990) 67–98.
- [36] S.J. Gould, D.S. Woodruff, J.P. Martin, Genetics and morphometry of *Cerion* at Pongo Carpet: a new systematic approach to this enigmatic land snail, *Syst. Zool.* 23 (1974) 518–535.
- [37] S.J. Gould, N.D. Young, B. Kasson, The consequences of being different: sinistral coiling in *Cerion*, *Evolution* 39 (1985) 1364–1379.
- [38] J.T. Gulick, On diversity of evolution under one set of external conditions, *J. Linn. Soc. Lond.* 11 (1873) 496–505.
- [39] M. Lamotte, Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.), *Bull. Biol. Fr., suppl.* 35 (1951) 1–239.
- [40] M.T. Ghiselin, A radical solution to the species problem, *Syst. Zool.* 23 (1974) 536–544.
- [41] E. Mayr, Animal Species and Evolution, Belknap Press of Harvard University Press, 1963.
- [42] E. Mayr, Principles of Systematic Zoology, McGraw-Hill, 1969.
- [43] E. Mayr, C. Beritto Rosen, Geographic variation and hybridization in populations of Bahama snails (*Cerion*), *Am. Mus. Nov.* 1806 (1956) 1–48.
- [44] J. Monod, Le hasard et la nécessité, Seuil, Paris, 1970.
- [45] N.D. Newell, Intraspecific categories in invertebrate paleontology, *Evolution* 1 (1947) 163–171.
- [46] N.D. Newell, Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates, *Evolution* 3 (1949) 103–124.
- [47] D.M. Raup, The geometry of coiling in gastropods, *Proc. Natl. Acad. Sciences* 47 (1961) 602–609.

- [48] D.M. Raup, A. Michelson, Theoretical morphology of the coiled shell, *Science* 147 (1966) 1294–1295.
- [49] B. Rensch, Untersuchungen über Rassenbildung und Erblichkeit von Rassenmerkmalen bei sizilischen Landschnecken, *Z. Ind. Abstam. Vererb.* 72 (1937) 564–588.
- [50] R.R. Sokal, P.H.A. Sneath, *Principles of numerical taxonomy* W.H. Freeman, 1963.
- [51] W. D'Arcy Thompson, *On Growth and Form*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- [52] S. Tillier, Comparative morphology, phylogeny and classification of land snails and slugs, *Malacologia* 30 (1989) 1–303.
- [53] P.J. Wagner, D.H. Erwin, Phylogenetic patterns as tests of speciation models, in: D.H. Erwin, R.L. Anstey (Eds.), *New approaches to speciation in the fossil record*, Columbia University Press, 1995, pp. 87–122.
- [54] D.S. Woodruff, Natural hybridization and hybrid zones, *Syst. Zool.* 22 (1973) 213–218.
- [55] D.S. Woodruff, A new approach to the systematics and ecology of the genus *Cerion*, *Malac. Rev.* 8 (1975) 128.
- [56] D.S. Woodruff, Natural History of *Cerion*. V. Allozyme variation and genic heterozygosity in the Bahamian pulmonate *Cerion bendalli*, *Malac. Rev.* 8 (1975) 47–55.
- [57] D.S. Woodruff, Evolution and adaptive radiation of *Cerion*: a remarkably diverse group of West Indian land snails, *Malacologia* 17 (1978) 223–239.
- [58] D.S. Woodruff, Towards a genodynamics of hybrid zones: studies of Australian frogs and West Indian land snails, in: W.D. Atchley, D.S. Woodruff (Eds.), *Essays on speciation and evolution in honour of M.J.D. White*, Cambridge University Press, 1981.
- [59] D.S. Woodruff, S.J. Gould, Geographic differentiation and speciation in *Cerion* – A preliminary discussion of patterns and processes, *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 14 (1980) 389–416.
- [60] D.S. Woodruff, S.J. Gould, Fifty years of interspecific hybridization: genetics and morphometry of a controlled experiment in the land snail *Cerion* in the Florida keys, *Evolution* 41 (1987) 1022–1045.
- [61] S. Wright, *Evolution and the Genetics of Populations, 4: Variability Within and Among Natural Populations*, Chicago University Press, 1978.