



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 3 (2004) 421–431



Histoire des sciences

Gould et D'Arcy Thompson

Claudine Cohen

Programme de recherche « Biologie et Société », École des hautes études en sciences sociales, 54, bd Raspail, 75006 Paris, France & School of Historical Studies, Institute for Advanced Study, Einstein Drive, Princeton, NJ 08540, États-Unis

Reçu le 24 novembre 2003 ; accepté après révision le 4 mai 2004

Résumé

Cet article évalue l'importance de l'œuvre de D'Arcy Thompson (1860–1948), *Forme et croissance*, pour l'élaboration de la pensée de Stephen Jay Gould, et la manière dont ce dernier a utilisé les concepts et les approches morphologiques originales élaborées par D'Arcy pour forger ses propres conceptions macroévolutionnistes. Si la référence à D'Arcy est présente à chaque étape de l'œuvre et de la carrière de Gould, elle devient plus critique à partir des années 1980 : bien qu'il conserve l'idée de « contraintes de construction », Gould tend alors à récuser le déterminisme mécaniste inspiré de D'Arcy au profit d'une approche historique du « bricolage évolutif » et des contingences de l'histoire évolutive. Au-delà de son œuvre, c'est sans doute aussi l'image même du savant incarné par D'Arcy qui a fasciné Gould et constitué pour lui un modèle. **Pour citer cet article : C. Cohen, C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Gould and D'Arcy Thompson. This paper stresses the importance of D'Arcy Thompson's (1860–1948) major work, *On Growth and Form*, for the elaboration of S.J. Gould's thinking – and the use of D'Arcy's original morphological approach in the constitution of Gould's own macro-evolutionary concepts. The reference to D'Arcy's work is present at each step of Gould's works and career, but it yields more criticisms in later years: from the 1980s on, Gould refers to the idea of 'construction constraints', but tends to refute D'Arcy's mechanical determinism to focus more on a historical approach of evolutionary 'tinkering' and of the role of contingencies in the history of life. Beyond the details of D'Arcy's ideas and works, Gould seems to have been also fascinated by the personality of the Scottish naturalist: the image of the scientist he embodied certainly constituted for him an existential model throughout his life. **To cite this article : C. Cohen, C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Stephen Jay Gould (1941–2002) ; D'Arcy Wentworth Thompson (1860–1948) ; Adaptation ; Bricolage évolutif ; Contingence ; Contraintes de construction ; Déterminisme mécanique ; Exaptation ; Évolutionnisme (histoire de l'-) ; Forme ; Macroévolution ; Morphologie ; Structuralisme

Keywords: Stephen Jay Gould (1941–2002); D'Arcy Wentworth Thompson (1860–1948); Adaptation; Construction constraints; Exaptation; Evolutionary theory (history of-) Form; Macro-evolution; Morphology; Mechanical determinism; Structuralism; Tinkering

Adresse e-mail : Cohen@ehess.fr (C. Cohen).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crpv.2004.05.002

Abridged English version

The reflection on D'Arcy Thompson's book, *On Growth and Form* [23,24] is present at each step of the elaboration of Stephen Jay Gould's thinking and career. From his 1971 paper [4] published in a literary journal, to his first great book *Ontogeny and Phylogeny* [5], which was dedicated to the Scottish scientist and humanist, and to the thirty pages devoted to the discussion of D'Arcy structuralism in the last chapter of his ultimate work [13], Gould never stopped 'thinking with' D'Arcy (1860–1948) and being inspired by him.

Gould found in D'Arcy's works important elements that helped him reintroduce the notions of form and organism in his reflection on evolution, and rehabilitate macroevolution at the end of the 1960s, a time when Neo-Darwinian biological thinking primarily concentrated on the explanation of evolutionary mechanisms on the 'microscopic' and genetic level. With D'Arcy, Gould shared the effort to understand the structural coherence of living forms, and to apply quantitative methods in order to understand the logics of their morphological adaptations and transformations.

The reflection on neoteny that Gould articulated in *Ontogeny and Phylogeny* explicitly used the 'deformed grid' of D'Arcy's schemes. Gould also shared with D'Arcy his passion for architecture and the use of architectural models to enlighten the coherence of living structures. This model he used in particular to define his essential notion of 'exaptation' [15] and to articulate with Richard Lewontin [15] his criticism of adaptive finalism. But the reference to D'Arcy and the study of the mechanical determinism and morphological coherence in organisms, which was omnipresent in Gould's first works, tends to decrease in later years, and to be replaced by an historical approach stressing the 'tinkering' of evolution and the role of contingency in the history of living beings.

No doubt Gould's adhesion to D'Arcy's ideas had its limits in D'Arcy's anti-Darwinism. As a good historian, Gould has striven to understand D'Arcy's anti-Darwinian positions within the scientific context of his time, the early 20th century, when to many biological thinkers, natural selection did not appear as an acceptable mechanism for biological innovation. However, Gould did underline in D'Arcy's works a concept of evolutionary discontinuity, which was not so far from his own...

Beyond the details of his ideas and works, Gould admired above all in D'Arcy's personality the conjunction of a powerful and original scientific thinking, an immense erudition, and the talent of a writer. Despite the deep differences in their social and intellectual origins, Gould found in D'Arcy a model who embodied the high idea he had of scientific practice and writing, and the place and role of the scientist in the City.

1. Introduction

« J'ai étudié le merveilleux livre de D'Arcy Thompson tout au long de ma carrière » écrit Gould dans son dernier ouvrage, *The Structure of Evolutionary Theory* [13]. C'est peu de dire que Gould avait lu D'Arcy : son œuvre entière est traversée par une méditation de *On Growth and Form* [23,24]. De l'article publié en 1971 [4] à son premier grand livre, *Ontogeny and Phylogeny* [5] dédié à la mémoire de D'Arcy¹ à la préface écrite pour l'édition française du livre de D'Arcy [12] et aux vingt-six pages qu'il a consacrées à la discussion de ses thèses dans le chapitre final de son ultime ouvrage [13], Gould n'a cessé de « penser avec » D'Arcy. Cette réflexion s'est approfondie et à certains égards transformée, accompagnant toutes les étapes de l'élaboration et du devenir de sa pensée. Sans doute y a-t-il eu une évolution dans les lectures que Gould a faites de D'Arcy, depuis les positions du jeune homme, à la fois critiques et programmatiques, prophétisant l'avènement d'une « science de la forme », jusqu'à l'usage qu'il fait de l'approche morphologique du développement ontogénétique dans *Ontogeny and Phylogeny* [5] et dans de multiples essais publiés tout au long de son œuvre [8,10], enfin jusqu'au texte ultime sur *D'Arcy Thompson's science of form* [4], dans lequel Gould relègue l'œuvre de D'Arcy au rang de curiosité qui incarne tous les traits caractéristiques du structuralisme en évolution, avant d'examiner les thèses plus récentes et plus importantes à ses yeux de Goodwin [3] et Kaufmann [16], qui situent l'approche

¹ Voici le texte de la dédicace : « *To the Philomorphs of Cambridge, the world, and beyond/ where D'Arcy Thompson must lie/ in the bosom of Abraham* » (Aux Philomorphes de Cambridge, au monde et au-delà, où D'Arcy Thompson repose dans le sein d'Abraham »).

du vivant, non plus dans une mécanique, mais dans une physique de la complexité.

Le jeune Gould a trouvé chez le grand zoologue écossais, spécialiste comme lui des Invertébrés, des éléments qui lui ont permis de réintroduire la notion de forme et d'organisme dans la pensée évolutionniste, et d'engager ainsi un renouveau de la réflexion sur la macroévolution en un moment où, à la fin des années 1960, les tenants de la Nouvelle Synthèse se concentraient surtout sur l'élucidation des mécanismes évolutifs au niveau « microscopique » du gène. Pourtant, la tradition de la morphologie n'est pas étrangère à la pensée évolutionniste. L'intérêt pour les formes vivantes remonte à la tradition allemande de la *Naturphilosophie* dans laquelle se sont illustrés, au tournant du XVIII^e siècle, Oken et Goethe. Mais c'est l'Anglais Richard Owen qui au cours du deuxième tiers du XIX^e siècle intègre la morphologie à la paléontologie [1] en théorisant la notion d'archétype et en proposant la notion d'un modèle idéal, rendant compte, dans l'ordre des Vertébrés, de toute la diversité des formes spécifiques [17,18]. On sait qu'Owen fut un adversaire du Darwinisme, mais aussi que Darwin intègre la morphologie à son approche de l'évolution du vivant en réinterprétant les « archétypes » d'Owen comme des formes ancestrales [2]. Par rapport à ces deux traditions, D'Arcy se situe comme un franc-tireur, à égale distance de la métaphysique transcendante de la *Naturphilosophie* et de l'évolutionnisme darwinien. D'Arcy est un pur mécaniste, qui approche les structures vivantes essentiellement comme il le ferait d'objets matériels – les concevant comme modelées par les forces qui agissent dans le monde physique, et façonnées de façon optimale selon des règles physiques et mathématiques simples, pour l'usage et le mode de vie de l'animal. D'Arcy pense l'organisme comme un solide, et utilise, pour éclairer sa structure et son adaptation, des modèles tels que ceux de la construction des ponts (Fig. 1), ou la forme d'une goutte d'eau (Fig. 2). Les considérations de taille, de surface, de volume, de poids, de vitesse, d'économie d'espace, jouent un rôle essentiel dans cette approche de l'organisme considéré « avec l'œil de l'ingénieur ». Si D'Arcy admet l'idée d'une évolution du vivant, il refuse la sélection naturelle comme facteur d'innovation biologique : ce sont les forces physiques qui, selon lui, s'imposent directement aux organismes et les transforment. Il lui est difficile de concevoir dans ce cadre une évolution

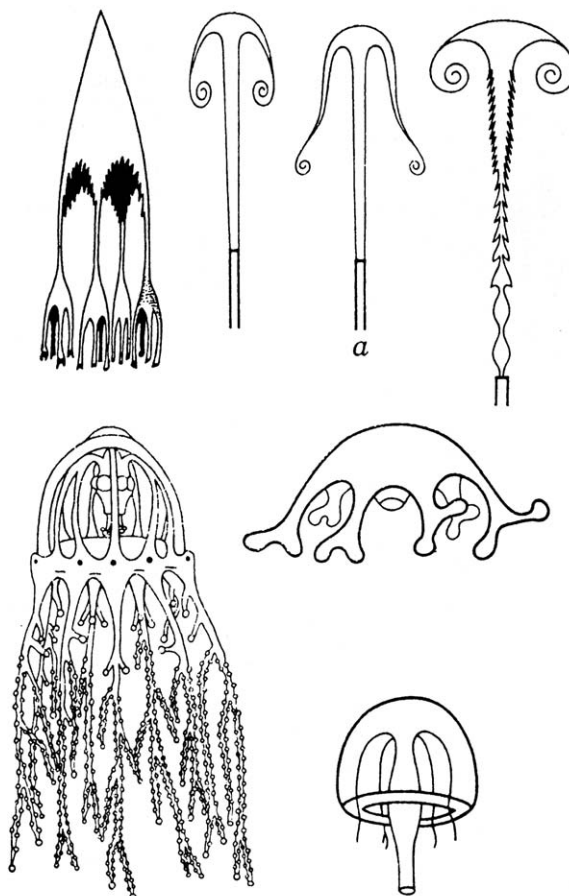


Fig. 1. Ces figures, extraites du livre de D'Arcy [25 (pp. 92–95)] mettent en évidence la ressemblance entre la forme de gouttes tombant dans des liquides (en haut à gauche), ou de jets de liquide (les trois figures en haut à droite) et celles des méduses (les trois figures inférieures). La dynamique des solides éclaire la forme (et la formation) des êtres vivants.

Fig. 1. These plates, taken from D'Arcy's book [25 (pp. 92–95)] show the resemblance between the shapes of drops falling into liquids (top left) or of liquids thrown in the air (3 figures, top right) with those of jellyfish (3 figures, bottom). Solid dynamics shades light on the forms (and formation) of living beings.

continue, car il existe, à ses yeux, une discontinuité nécessaire entre les « types » vivants, de même qu'il est impossible de passer, de manière continue, d'une forme géométrique à une autre.

L'ambition, dont Gould s'est fait le porte-parole, de réintégrer la morphologie dans l'approche de l'évolution, a marqué sans doute, dans les années 1970, la génération des évolutionnistes héritiers de la Nouvelle Synthèse. À cette volonté de réhabiliter la forme, on

peut trouver plusieurs causes : en premier lieu, une attention toute particulière (goût personnel adossé à une certaine philosophie de la nature et de la vie) à la diversité du réel et pour les êtres vivants dans leur infinie variété ; un goût pour les formes esthétiques et architecturales, qui s'est exprimé dans toute l'œuvre de Gould, et plus encore dans les dernières années de sa vie. Sur un autre plan, ce retour à la morphologie dans les sciences de l'évolution est sans doute lié au renouvellement des générations : Gould n'est pas seul à en invoquer la nécessité, c'est le cas de beaucoup d'autres chercheurs américains dont certains sont ses collaborateurs [19]. Mais plus profondément, cette question devient centrale en un moment particulier de l'histoire intellectuelle du XX^e siècle : les années 1960 voient l'avènement et le triomphe du structuralisme, tandis que se pose, en maints domaines (la linguistique, l'histoire, voire même la théorie marxiste), la question de l'articulation de la structure et de l'histoire, de la forme et du devenir. Ayant pour vocation de penser *ensemble* la structure et l'histoire, la forme et l'évolution, les organismes fonctionnellement cohérents et leur devenir phylogénétique, la biologie macroévolutive se situe au cœur même de cette problématique.

L'article de Gould écrit en 1970 et intitulé *D'Arcy Thompson and the science of form* [4] donne une idée de l'ampleur de l'inspiration suscitée par la lecture de D'Arcy à ce moment. Dans cet article de jeunesse, Gould, après s'être livré à une analyse détaillée des méthodes mathématiques appliquées par D'Arcy à l'étude de la morphologie, prophétise l'avènement, au sein des sciences de l'évolution, à côté de la science de la diversité fondée sur l'étude de la spéciation et de la systématique, d'une nouvelle science de la forme, dont D'Arcy serait le parrain. Cette science, que Gould appelle ici de ses vœux, serait fondée sur trois principes inspirés de D'Arcy.

1. *L'attention portée aux phénomènes de croissance.* Les formes adultes, considérées dans toute leur complexité, ne sont pas des données premières : elles doivent être réduites à un petit nombre de facteurs qui peuvent les générer durant la croissance. C'est donc parmi ces facteurs, et non dans leurs résultats, qu'il faut rechercher les causes déterminant la forme adulte.
2. *La compréhension et l'évaluation des phénomènes d'adaptation.* La notion d'adaptation repose sur la constatation que les animaux sont souvent

idéalement construits pour faire ce qu'ils font. Mais elle est souvent grevée de propositions vagues et triviales, et la notion de causes finales reste enracinée dans bien des explications de l'adaptation. L'apport de D'Arcy, c'est précisément d'avoir souligné les propriétés mécaniques des formes vivantes et montré que, pour mieux comprendre cette notion d'adaptation, il faut d'abord définir un critère d'efficacité relative – déterminer, de deux structures, laquelle est la mieux construite pour exercer une même fonction. La comparaison d'une structure existante avec son optimum d'efficacité exprimé en termes d'ingénieur donnera, selon l'inspiration de D'Arcy, un critère d'efficacité relative.

De cette réflexion sur la notion d'adaptation découle la possibilité de rendre compte de certains phénomènes essentiels de l'histoire du vivant, en particulier celui de la *convergence*. Pour comprendre la convergence, il faut s'écarter de la notion téléologique ou métaphysique d'un plan divin, ou d'un effort de la nature vers une forme idéale, et observer que des animaux d'origine phylogénétique différente acquièrent des formes étonnamment semblables lorsqu'ils sont adaptés à des conditions identiques – phénomène très fréquemment observé dans le monde fossile.

3. *L'avènement d'une paléontologie prédictive.* À partir de cette approche de la convergence, il serait possible de comprendre que les principes de la mécanique délimitent un nombre fini de « bons » schémas pour résoudre les problèmes auxquels ont généralement à faire les animaux. Les organismes se modèlent selon un nombre limité de possibles morphologiques. Ceux-ci pourraient donc être déterminés a priori, et utilisés en retour pour prédire les formes d'organismes non encore découverts qui réalisent certaines fonctions : ainsi la paléontologie deviendrait-elle une science non seulement explicative, mais prédictive. Comme l'écrit D'Arcy, « notre thèse indique [...] que les changements évolutifs, qui interviennent sur un nombre relativement petit de lignes définies, qui sont soit de simples alternatives, soit des possibilités physico-mathématiques, sont susceptibles de se répéter. Que les protozoaires « supérieurs », par exemple, peuvent être descendus, non pas les uns des autres mais à

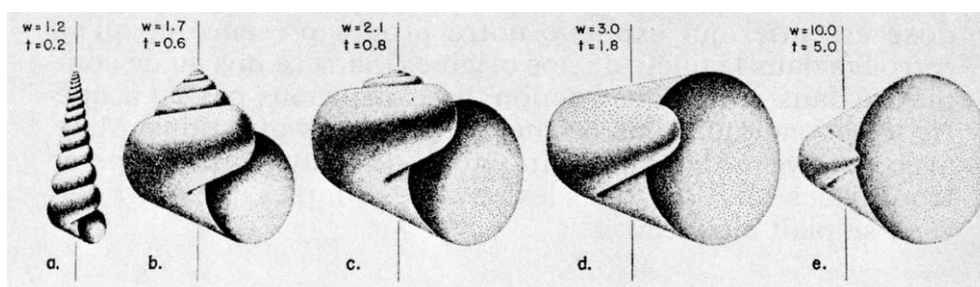


Fig. 2. Ces figures (extraites de [9 (p. 41)]) ne représentent pas des mollusques véritables : elles ont été tracées à l'ordinateur. Elles montrent qu'en faisant varier seulement quatre paramètres, on peut aisément passer de la forme d'une coquille de moule (à l'extrême droite) à celle d'un escargot (à l'extrême gauche). Gould insiste ainsi sur le fait que l'évolution des êtres vivants doit être appréhendée en tenant compte des modalités physiques de leurs transformations morphologiques (sans toutefois se réduire à elles).

Fig. 2. These plates (taken from [9 (p. 41)]) do not represent actual mollusks, but have been drawn with a computer. With the variation of only four parameters, it is possible to derive the shape of a snail (extreme left) from that of a mussel (extreme right). Gould insists on the fact that, in order to understand the evolution of living beings, one needs to take into account the physical modalities of their morphological transformations (although evolutionary processes should not be reduced to them).

plusieurs reprises des formes simples. ou bien, pour prendre un autre exemple, que le type du ver a pu voir le jour à de multiples reprises » [25].

C'est sur ces bases que Gould s'est donc initialement proposé de fonder une nouvelle science de la forme, au sens positiviste d'une science quantifiée et prédictive. Dans cette perspective, la conception de D'Arcy, qui a enseigné à penser les formes vivantes comme des objets soumis aux lois et aux contraintes des forces physiques, pourrait être réintégrée dans une approche darwinienne, dans laquelle la sélection naturelle joue un rôle essentiel, modelant les organismes au mieux de leurs intérêts. Ce texte programmatique nous montre donc un jeune scientifique qui, à moins de trente ans, prétend réconcilier la morphologie de D'Arcy et l'évolutionnisme darwinien, et animé de l'ambition toute positiviste fonder un nouveau champ scientifique. On peut se demander ce qu'il subsiste des différents volets de ce programme et de ces ambitions dans l'œuvre de sa maturité.

2. Croissance et totalité de l'organisme

D'Arcy avait envisagé les *forces* qui modèlent les formes vivantes, soit, d'un point de vue théorique, comme des forces physiques, soit, d'un point de vue iconique, comme des grilles de coordonnées transformées. Grâce à la simulation par ordinateur, il est désormais possible, affirme Gould, de réaliser l'objectif que poursuivait D'Arcy, de produire une expression quantitative pour décrire rigoureusement ces facteurs, et,

plus largement, de décrire les transformations de formes d'espèces apparentées : il présente une tentative de ce type faite sur un schéma de diversification morphologique des escargots, obtenu en faisant varier seulement quatre paramètres (Fig. 2).

D'autre part, Gould s'est largement inspiré de la perspective proposée par D'Arcy d'étudier les transformations des organismes au plan morphologique de la croissance – c'est l'objet même de son exposé sur les hétérochories du développement envisagées au point de vue morphologique dans son grand livre, *Ontogeny and Phylogeny* [5]. C'est bien dans la mouvance de D'Arcy que Gould a situé sa réflexion sur le rapport entre développement ontogénétique et phylogénie : la réflexion sur le rôle de la néoténie dans l'évolution humaine présentée dans cet ouvrage fait clairement usage de la grille de coordonnées cartésiennes transformées (Fig. 3) des schémas de D'Arcy. Mais, chez Gould, la grille elle-même n'a pas la même signification que chez D'Arcy, car elle est strictement descriptive, et n'a pas l'ambition de représenter l'action de forces sur les organismes. « L'hypothèse que nous avons peu divergé de notre propre embryon est un sujet idéal pour l'analyse multivariée d'un schéma morphologique global », écrit Gould [5 (p. 388)].

On sait que l'approche à la fois historique et théorique que proposait *Ontogeny and Phylogeny* posait les bases pour repenser profondément l'articulation entre biologie évolutive et développement ontogénétique, au moment même où la biologie du développement commençait à émerger comme un domaine scientifique entièrement neuf. À ce moment (1977) Gould est cons-

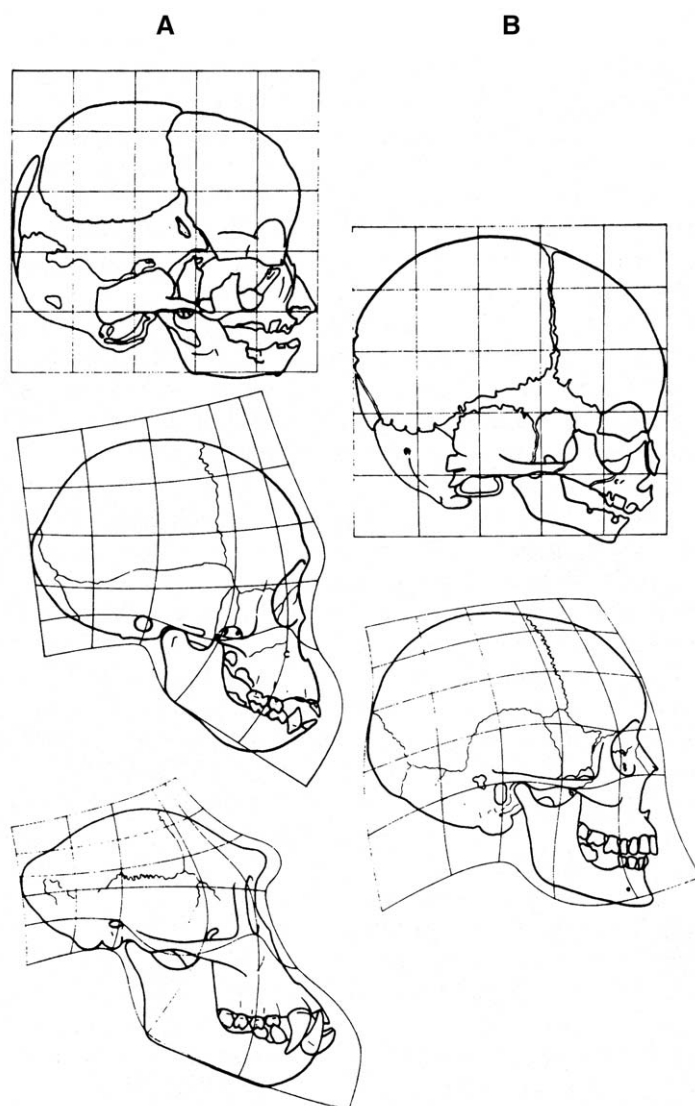


Fig. 3. Croissance comparée du crâne du chimpanzé (A) et de l'homme (B). Ces schémas [5 (p. 386)] font usage des « coordonnées transformées » de D'Arcy Thompson mettant en évidence le caractère *néoténique* du développement du crâne humain. Chez l'homme, à partir d'un crâne fœtal presque identique, le crâne adulte s'écarte beaucoup moins de la forme juvénile que chez le chimpanzé.

Fig. 3. Comparative growth of chimpanzee (A) and human (B) skulls. These schemes [5 (p. 386)] use D'Arcy's 'transformed coordinates' so as to reveal the *neotenic* character of the human skull's development. Although the fetal skulls are very similar, the adult human skull departs far less from the juvenile form than does that of the adult chimpanzee.

cient qu'il n'a pas à sa disposition les instruments génétiques propres à éclairer les mécanismes du développement, mais il pose et analyse le problème du point de vue morphologique, laissant la voie ouverte à la définition des mécanismes biologiques déterminant ces transformations. « Nous sommes libres de spéculer sur les mécanismes qui ont apporté, de manière coordonnée,

tant de traits juvéniles à la forme réduite de notre crâne, écrit Gould. L'atomisme extrême de la génétique « sac de haricots » (*beanbag genetics*) pourra rechercher une cause efficiente indépendante pour chacun d'eux, et lier leur apparente coordination à des exigences adaptatives. Mais je partage la conviction de D'Arcy Thompson qu'un schéma organique

complexe peut être réduit à des facteurs générateurs moins nombreux et plus simples » [5]. Gould se réfère ici à D'Arcy pour envisager l'organisme comme une totalité, et invoquer le principe d'un petit nombre de causes suffisantes pour déterminer de grands effets coordonnés.

3. Morphologie et adaptation

C'est pourtant sur l'usage même de la notion de causalité que Gould critique radicalement D'Arcy. Sans doute a-t-il trouvé dans l'approche « mécaniste » de D'Arcy des éléments pour repenser la notion d'adaptation en la dégageant de tout substrat finaliste. Mais s'il reprend bien des éléments à la morphologie de D'Arcy, c'est en lui faisant subir d'importantes modifications, notamment en refusant le type de causalité à l'œuvre dans la pensée de D'Arcy pour réintroduire la perspective de l'évolutionnisme darwinien. Pour D'Arcy, les causes physiques, celles par lesquelles le milieu agit sur les organismes, sont les causes efficaces de leurs formes. Cette efficacité des causes est différente selon les grandeurs et les niveaux de complexité des organismes. Au deuxième chapitre de son livre, D'Arcy traite des « grandeurs » [24,25 (pp. 43–70)] et montre l'impact différent des paramètres physiques de la force extérieure, selon la taille des organismes. Les petits animaux vivent entièrement soumis aux forces de surface. Les organismes de taille intermédiaire sont soumis à des forces contradictoires : les forces de surface les maintiennent vers le haut, tandis que les forces volumétriques les tirent vers le bas. Quant aux gros animaux, la tension de surface est négligeable, mais ils sont entièrement soumis à la gravitation, d'où la nécessité d'une structure rigide qui les maintienne contre la pesanteur – faute de quoi, explique Gould, « nous vivrions dans un monde de crêpes »...

Pourtant, le schéma de la grille de coordonnées cartésiennes qui se « déforme » n'est pas seulement un schéma descriptif résultant d'une intuition qui « voit » les ressemblances et les distorsions morphologiques entre les différents organismes appartenant à des espèces apparentées (Fig. 4). Cette déformation de la grille illustre véritablement l'action de forces physiques imposées sur l'être vivant, qui le transforment au cours de la croissance ou au cours de l'évolution. Mais D'Arcy

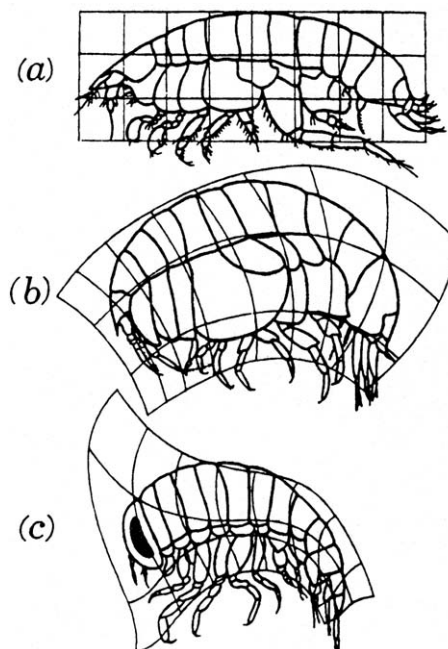


Fig. 4. Pour D'Arcy, les transformations d'animaux entiers peuvent être mises en évidence par l'usage de la grille des coordonnées transformées : ainsi, en incurvant les coordonnées rectilignes de la forme d'un petit crustacé amphipode (a, *Harpinia plumosa*), on obtient celle de deux genres apparentés (b, *Stegocephalus inflatus* et c, *Hyperia galba*). Ces transformations résultent selon D'Arcy de l'action de forces agissant directement sur l'ensemble d'un organisme [25 (p. 290)].

Fig. 4. In D'Arcy's perspective, transformations of whole animal bodies can be enlightened by the use of 'transformed coordinates'. For example, by incurving the rectilinear coordinates of the shape of a small amphipod (a, *Harpinia plumosa*) one gets the shapes of two other genera belonging to the same family (b, *Stegocephalus inflatus*, and c, *Hyperia galba*). According to D'Arcy, these transformations result from physical forces that were directly imposed upon an organism [25 (p. 290)].

se trompe ici dans l'évaluation de la nature des causes en jeu : il considère que les forces physiques sont les causes directes, ou pour parler en termes aristotéliens, la cause *efficiente* de la morphologie des organismes, alors qu'elles n'en sont que la cause formelle. La véritable cause efficiente, pour le darwinien qu'est Gould, c'est la sélection naturelle. Avec brio, Gould renvoie D'Arcy à l'analyse de la causalité chez Aristote, dont le zoologue écossais était pourtant le traducteur...

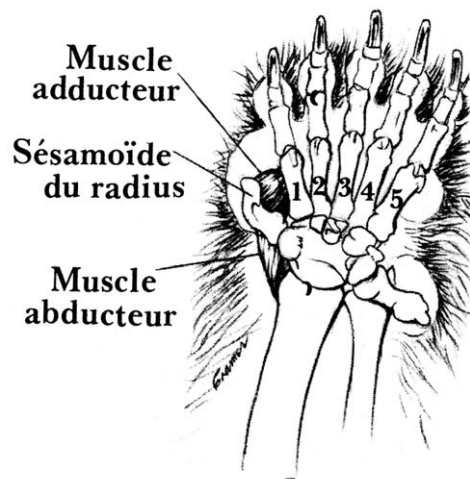
Penser que les formes organiques sont directement façonnées par l'environnement physique, c'est évidemment se heurter à un problème de taille, celui de

l'hérédité. Si l'impact direct des forces peut avoir un effet sur les formes extérieures des organismes simples, ce ne peut pas être le cas pour les organismes plus complexes, dont les structures résultent d'une histoire où l'hérédité joue un rôle essentiel. La tête d'un fémur humain a beau comporter des trabécules internes qui renforcent l'os le long des lignes où il est nécessaire de s'opposer aux forces qui le compriment (ces trabécules se reforment dans le cas d'une fracture mal cicatrisée, le long des lignes de fragilité créées par la nouvelle démarche), le fémur n'en est pas moins déjà formé dès l'embryon, en deçà même de toute action des forces physiques qui le modèlent... D'Arcy a lui-même reconnu ces limites de l'application de ses théories, et vu que celles-ci s'appliquaient le mieux aux organismes monocellulaires. Mais paradoxalement, il se trouve que la science de la morphologie est surtout cultivée par des spécialistes des organismes complexes, les Vertébrés...

Dans ses essais, Gould s'est souvent attaché à décrire et à comprendre la morphologie particulière, remarquable ou bizarre, des organismes et des formes vivantes – les bois gigantesques de l'élan irlandais [6 (pp. 81–93)], la forme du bec du flamant rose [10] – pour éclairer leur signification adaptative, mais en montrant aussi que la structure des organismes est le résultat de leur histoire évolutive. Gould s'est également maintes fois attaché à expliquer les phénomènes de convergence. Nombre de ses essais (surtout dans les premiers recueils) sont consacrés à de tels phénomènes, et à montrer que c'est précisément dans le détail de la convergence (le pseudo « pouce » du panda construit à partir d'un os sésamoïde du radius [9 (pp. 20–22)] (Fig. 5), la silhouette pisciforme de l'Ichtyosaure (Fig. 6) [7 (p. 37)]) que résident les éléments qui peuvent faire comprendre l'histoire du vivant. Cependant, la référence à D'Arcy, très présente dans les premiers recueils d'essais, s'estompe peu à peu au cours des années, et avec elle l'approche de la cohérence morphologique des organismes et de leurs structures adaptatives tend à s'effacer au profit d'une réflexion tournée vers l'histoire.

4. La paléontologie comme science historique

Dès la fin des années 1970, Gould s'intéresse moins à évaluer la perfection de l'adaptation qu'à penser le



D. L. CRAMER.

Fig. 5. Cette figure [9 (p. 20)] démontre que le « pouce du panda » n'est pas un véritable pouce, qui serait un doigt surnuméraire : c'est une adaptation particulière qui résulte de la transformation d'une structure anatomique préexistante, l'os sésamoïde radial. Il s'agit donc d'un phénomène de convergence morphologique avec le pouce de certains mammifères.

Fig. 5. This plate [9 (p. 20)] demonstrates that the 'Panda thumb' is not a real 'thumb' that would be a sixth finger, but a particular adaptation resulting from the secondary transformation of an existing structure, the radial sesamoid bone. Its analogy with the thumb of some mammals is in fact a morphological and functional convergence.

processus de l'exaptation. La notion d'exaptation, définie en 1979 avec Richard Lewontin [14], puis en 1982 avec Elizabeth Vrba [15], s'appuie sur une considération de la structure globale des organismes pour mettre en lumière les « contraintes de construction » inhérentes aux formes mêmes. En un sens, par le recours au modèle architectural pour éclairer la cohérence de la structure vivante, Gould rejoint encore D'Arcy : les « pendentifs » (*spandrels*) de Saint-Marc de Venise sont des éléments architecturaux qui n'ont d'existence que par rapport à la structure d'ensemble ; mais ils prennent leur fonction propre dans l'édifice final par l'utilisation secondaire qui en est faite, et par la décoration qui leur est ultérieurement apposée. Dans l'ordre du vivant, l'adaptation fonctionnelle d'une structure résulte souvent d'un « bricolage » opéré à partir d'éléments préexistants par construction, mais fonctionnellement inutilisés. Dès lors, la référence au déterminisme mécanique de D'Arcy s'estompe derrière une approche résolument historique, on pourrait même dire historique, de la logique du devenir du vivant. Gould

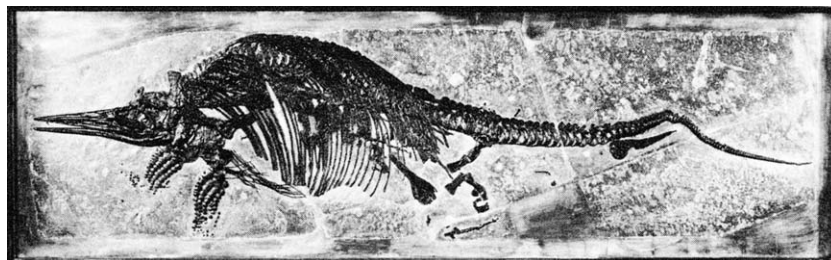


Fig. 6. L'ichthyosaure représente pour Gould « la plus étonnante des convergences » [9 (p. 37)]. Ce reptile marin fossile possédait un profil hydrodynamique, une nageoire dorsale et une queue à la même place que celles des poissons. Mais il conservait néanmoins ses traits de reptile : la respiration aérienne pulmonaire, les pattes transformées en palettes natatoires et non en nageoires proprement dites : l'évolution est irréversible, et la convergence, aussi impressionnante soit-elle, est toujours superficielle.

Fig. 6. For Gould, the body of the *Ichthyosaurus* represents a 'most striking convergence' [9 (p. 37)]. This fossil marine reptile had a hydrodynamic figure, a back fin and a tail at the same place as those of fishes, although all its other features were those of a reptile: lungs and aerial breathing, hind legs used as swimming pads and not transformed into fins. Evolution being irreversible, convergence – as striking as it may be – always remains superficial.

s'inspire surtout du paléontologue allemand Adolf Seilacher [21], lorsqu'il figure l'adaptation (ou plutôt ce qu'il préfère nommer l'« aptation » – un vocable d'où est éliminée la connotation finaliste) comme un triangle dont les trois sommets sont la fonction, l'histoire et la structure [13 (pp. 1051–1061)]. La notion de déterminisme structurel ici mise en œuvre désigne alors moins l'imposition directe, par les forces physiques, d'une forme biomécanique optimale sur la matière organique, que la conséquence nécessaire de contraintes « architecturales » (*bautechnischer* dans la terminologie de Seilacher [20]), qui ne peuvent être comprises que dans un contexte historique et phylogénétique particulier.

On peut dès lors se demander ce qu'est devenue chez Gould l'ambition de faire de la morphologie paléontologique une science prédictive. L'idée de prédire l'existence de structures vivantes en fonction de leur adaptation au milieu et de leur fonctionnement, animée d'un idéal positiviste, semble s'être peu à peu effacée dans son œuvre, jusqu'à même se retourner en son contraire. Son livre le plus célèbre, *Wonderful life*, sous-titré en anglais *The nature of History* [11], le montre fasciné par l'étrangeté des Invertébrés cambriens des Schistes de Burgess (les *wierd wonders* : *Anomalocaris*, *Hallucigenia* et autres *Siphonophores* formes qui précisément n'auraient jamais pu être prédites : ces organismes sont si étranges qu'il fallut près d'un siècle pour les reconstituer, voire même les reconnaître comme tels. Ce que Gould souligne dans ce livre, c'est non seulement l'imprévisibilité de l'histoire de la vie, mais aussi l'imprévisibilité des formes vivan-

tes elles-mêmes. Désormais, l'insistance sur la notion historique de contingence a pris le pas sur la notion logique de prédictibilité et sur la vision positiviste de la paléontologie comme science prédictive.

5. Conclusion

De même que d'autres grands scientifiques de sa génération, tels René Thom [22], Stuart Kaufmann [16 (p. 443)], Gould a reconnu chez D'Arcy l'une des pensées biologiques les plus fortes et les plus originales du XX^e siècle, et a su lui emprunter de multiples éléments tout en n'adhérant pas totalement à ses perspectives. En lisant D'Arcy, Gould fait la preuve de sa capacité à la fois d'assimiler profondément une pensée, et d'en utiliser des éléments en les repensant et en les intégrant dans sa propre élaboration scientifique.

L'adhésion de Gould aux idées de D'Arcy trouvait évidemment sa limite dans l'antidarwinisme de ce dernier. Gould, en bon historien, s'est attaché à comprendre la cohérence de la pensée biologique de D'Arcy en interrogeant profondément ses concepts – et en marquant les limites de ses thèses. La pensée de D'Arcy n'est pas, comme il avait pu d'abord le croire, celle d'un génie ou d'un excentrique solitaire. Si on la situe dans le contexte scientifique où elle s'est formée, au début du XX^e siècle, on comprend qu'elle naît en un moment où, pour la plupart des penseurs de l'évolution, la sélection naturelle ne semble guère constituer un mécanisme crédible pour expliquer l'innovation biologique [12 (p. 11)]. La critique que fait D'Arcy du

fonctionnalisme darwinien est classique à son époque et elle s'accompagne chez lui d'une conception saltationniste de l'évolution, tout aussi classique dans le cadre d'une pensée de la structure. « On nous disait, et nous nous contentions de le croire, que les archives fossiles étaient nécessairement imparfaites – il ne pouvait en être autrement. L'histoire était difficile à lire parce qu'ici et là une page avait été perdue ou déchirée... Mais il y a à cela une raison plus profonde. Lorsque nous commençons à faire des comparaisons avec nos courbes algébriques et tentons de les transformer les unes dans les autres, nous nous trouvons limités par la nature même du matériau... On peut dire la même chose des familles, des genres, ou des autres classes de plantes ou d'animaux... En bref, la nature procède d'un type à un autre type, aussi bien dans les formes organiques que dans les formes inorganiques » [24 (p. 1094)], *cit. in* [13 (p. 1202)]. Dans le dernier chapitre de son ultime ouvrage, Gould relève chez D'Arcy ces propos qui illustrent une pensée de la discontinuité évolutive, somme toute pas si étrangère à la sienne : il livre peut-être ici une des sources de sa propre lecture de Darwin...

Malgré les différences d'appartenance sociale et intellectuelle qui séparaient l'aristocrate écossais aux allures de Viking du petit émigré juif de Brooklyn, D'Arcy Thompson fut incontestablement pour Gould un inspirateur et un modèle. Au-delà des détails de sa pensée et de son œuvre, ce que Gould a peut-être le plus profondément admiré chez D'Arcy, c'est la conjonction en un seul homme d'une puissante et originale personnalité scientifique, d'une immense érudition, et d'un réel talent d'écrivain ; c'est son style, dont il a maintes fois célébré l'élégance ; c'est cette capacité de citer dans un même paragraphe des textes en trois ou quatre langues différentes... Mais en tout cela l'élève a égalé, peut-être même surpassé le maître. L'article de 1971 sur D'Arcy était écrit par un scientifique déjà reconnu, qui n'en éprouva pas moins une réelle fierté à publier pour la première fois dans une revue littéraire [13 (p. 1183)]. L'élégance du style, l'art de la citation, il se les est magistralement appropriés. Le volume impressionnant (1400 pages) du livre qu'a fini par publier Gould [13] n'est-il pas comparable à celui du livre de D'Arcy, dont la version finale comporte quelque 1200 pages ?

Gould est loin d'avoir adhéré à toutes les idées de D'Arcy, mais dans son approche et ses multiples re-

tours toujours approfondis à D'Arcy, il marque un intérêt fasciné pour cette œuvre. Si l'ambition de Gould fut bien de concilier morphologie et évolution, il apparaît que le structuralisme de D'Arcy a constitué pour lui une référence majeure dans la première partie de sa carrière, influence qui semble avoir décliné ensuite pour laisser place à une réflexion plus approfondie sur la nature de l'histoire et sur la contingence de l'évolution. D'un autre côté, l'intérêt de Gould pour les formes semble s'être déplacé dans les dernières années de sa vie vers une approche plus explicite des formes esthétiques : tout un pan moins connu de l'œuvre de Gould concerne l'art (en particulier les œuvres de Marcel Duchamp et Alexis Rockman) et la réflexion sur les rapports entre art et science.

J'aimerais terminer en citant les mots d'hommage par lesquels Gould concluait sa préface à la traduction française de *On Growth and Form*, publiée en 1994 :

« Le véritable D'Arcy se révélera-t-il un jour ? Est-il un classique ? Un prosateur ? Un compilateur d'exemples élégants ? Un morphologiste iconoclaste ? Un critique moderne de Darwin ? Un géomètre grec ? Il était tout cela, et bien plus encore. Laissons le dernier mot à Shakespeare : "Les éléments étaient si intimement liés en lui que la nature devrait se dresser et clamer au monde entier : c'était un grand homme."² » [12 (p. 11)].

Cet idéal fait d'exigence scientifique, de provocation et d'indépendance intellectuelle, de mélange des styles et de grandeur, semble avoir animé Gould tout au long de son existence. Peut-être est-ce, au-delà même de l'inspiration théorique, le principal héritage qu'il ait reçu de D'Arcy Thompson.

Références

- [1] C. Cohen, Richard Owen : paléontologie, embryologie et morphologie transcendantale vers 1840, *Philosophies de la nature*, sous la direction, d'Olivier Bloch, Publications de la Sorbonne, Paris, 2000, pp. 301–309.
- [2] A. Desmond, *Archetypes and Ancestors, Paleontology in Victorian London, 1850–1875*, The University of Chicago Press, Chicago, 1982.

² Shakespeare, *Jules César*, Acte V, sc. 5 – mots prononcés devant la dépouille de César.

- [3] B. Goodwin, *How the Leopard Changed His Spots. The Evolution of Complexity*, Simon & Schuster, New York, 1994.
- [4] S.J. Gould, D'Arcy Thompson and the Science of Form, *New Literary History* 2 (1971) 229–258.
- [5] S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge, 1977.
- [6] S.J. Gould, *Ever Since Darwin*, Norton, New York, 1977; *Darwin et les grandes énigmes de la Vie*, Points-Seuil, Paris, 1997 tr. fr.
- [7] S.J. Gould, *Le Pouce du Panda, Les grandes énigmes de l'Évolution*, Grasset, Paris, 1980.
- [8] S.J. Gould, *Un Hommage biologique à Mickey, Le Pouce du Panda, Les grandes énigmes de l'Évolution*, Grasset, Paris, 1980, pp. 91–103.
- [9] S.J. Gould, *Le Pouce du Panda, Le Pouce du Panda, Les grandes énigmes de l'Évolution*, Grasset, Paris, 1980, pp. 20–22.
- [10] S.J. Gould, *The Flaming's Smile*, Norton, New York, 1982; *Le Sourire du flamant rose*, Éditions du Seuil, Paris, 1988 tr. fr.
- [11] S.J. Gould, *Wonderful Life, The Burgess Shales and the Nature of History*, Norton, New York, 1989; *La Vie est belle, Les Surprises de l'évolution*, Éditions du Seuil, Paris, 1994 tr. fr.
- [12] S.J. Gould, *C'était un grand homme, préface à D'Arcy Thompson, Forme et Croissance*, Éditions du Seuil, Paris, 1994, pp. 7–11 tr. fr.
- [13] S.J. Gould, *The Structure of Evolutionary Theory*, Harvard University Press, Cambridge, 2002.
- [14] S.J. Gould, R. Lewontin, *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a critique of the Panglossian Programme*, *Proc. R. Soc. Lond. B* 205 (1979) 581–598.
- [15] S.J. Gould, E. Vrba, *Exaptation: a missing term in the science of form*, *Paleobiology* 8 (1982) 4–15.
- [16] S. Kaufmann, *The Origin of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press, Oxford, 1993.
- [17] R. Owen, *On the Archetypes and Homologies of the Vertebrate Skeleton*, Londres, 1848.
- [18] R. Owen, *On the Nature of the Limbs*, Londres, 1849.
- [19] D. Raup, S.J. Gould, *Stochastic simulation and evolution of morphology; towards a nomothetic paleontology*, *Syst. Zool.* 23 (1976) 305–322.
- [20] A. Seilacher, *Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie*, *Lethaia* 3 (1970) 393–396.
- [21] A. Seilacher, *Vendozoa: organismic construction in the Pterozoic biosphere*, *Lethaia* 22 (1989) 229–239.
- [22] R. Thom, *Modèles mathématiques de la morphogenèse*, Union générale d'Édition, Paris, 1974.
- [23] W. Thompson D'Arcy, *On Growth and Form*, Cambridge University Press, Cambridge, 1917 713 p.
- [24] W. Thompson D'Arcy, *On Growth and Form*, Cambridge University Press, Cambridge, 1942 1116 pp.
- [25] W. Thompson D'Arcy, *Forme et Croissance (traduction française de l'édition de 1942)*, Éditions du Seuil, Paris, 1994.