

Évolution

Mort ou persistance du darwinisme ? Regard d'un épistémologue

Jean Gayon

*Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques (UMR 8590 CNRS/Paris I/ENS),
université Paris-I–Panthéon Sorbonne, 13, rue du Four, 75006 Paris, France*

Reçu le 18 novembre 2008 ; accepté après révision le 18 novembre 2008

Disponible sur Internet le 9 janvier 2009

Rédigé sur l'invitation du comité éditorial

Résumé

Depuis la parution de *L'origine des espèces* en 1859, les évolutionnistes n'ont cessé de caractériser leurs théories comme « darwiniennes », « non darwiniennes », « antidarwiniennes ». Bien que ces termes soient notoirement ambigus, la référence répétée à Darwin a une signification théorique. Darwin a mis en place un cadre théorique contraignant qui a canalisé les recherches évolutionnistes. Ce cadre est reconstitué dans ses deux aspects originels : « descendance avec modification » et « sélection naturelle ». Dans les deux cas, on classe les critiques qu'ils ont suscitées et l'on compare les modèles particuliers que Darwin a donnés de ces deux versants de sa théorie à ceux qui en ont été donnés au cours des 50 dernières années. La descendance avec modification s'exprime chez Darwin dans un diagramme arborescent dont la forme a fait l'objet de trois principales critiques : refus de la représentation graduelle du changement, refus de généalogies qui concentrent le changement au seul niveau des espèces et réserves au sujet des diagrammes arborescents comme seul mode de représentation des généalogies. Quant à l'hypothèse sélection naturelle, elle a été critiquée et amendée aux deux niveaux de justification invoqués par Darwin : celui de la « simple hypothèse » et celui d'un principe explicatif unifiant l'ensemble des phénomènes constituant l'histoire de la vie. Au premier niveau, trois débats ont dominé les recherches du demi-siècle écoulé : théorie neutraliste de l'évolution moléculaire, sélection de groupe et contraintes de complexité. Au deuxième niveau, les évolutionnistes contemporains ont contesté l'affirmation de Darwin, selon laquelle la sélection naturelle était un principe théorique suffisant pour expliquer des classes de phénomènes, telles que les extinctions, la divergence, l'allure de la documentation fossile et de la classification. En conclusion, l'article examine les positions successives et ambivalentes que S.J. Gould a formulées quant au caractère « darwinien » ou « non darwinien », au sujet de la structure de la théorie contemporaine de l'évolution. Gould est passé de l'affirmation que le darwinisme était « mort », à une vision plus nuancée, dans laquelle il n'a pas été « remplacé », mais a vu ses principes fondamentaux remaniés, par « généralisation » et par « addition » de principes nouveaux. L'article conclut que le cadre théorique mis en place par Darwin s'est maintenu, non au sens des modèles particuliers que Darwin avait mis en place, mais au sens de postulats heuristiques qui ont contraint l'espace des choix théoriques possibles. **Pour citer cet article : J. Gayon, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Death or persistence of Darwinism ? A philosopher's point of view. The article examines why evolutionary biologists have been haunted by the question whether they are “Darwinian” or “non-Darwinian” ever since Darwin's *Origin of species*. Modern criticisms addressed to Darwinism are classified into two categories: those concerning Darwin's hypothesis of “descent with modification” and those addressed to the hypothesis of natural selection. In both cases, although the particular models that Darwin proposed for these two hypotheses have been significantly revised and expanded, Darwin's general framework has constrained and canalized

Adresse e-mail : gayon@noos.fr.

evolutionary research, in the sense that it has settled an array of possible theoretical choices. Gould's changing attitudes regarding Darwinism is taken as a striking illustration of this interpretation. **To cite this article:** J. Gayon, C. R. Palevol 8 (2009).

© 2008 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Mots clés : Darwin ; Darwinisme ; Structure de la théorie de l'évolution ; Descendance avec modification ; Sélection naturelle ; Gradualisme ; Évolution supraspécifique ; Transfert latéral de gènes ; Symbiose ; Neutralisme ; Sélection de groupe ; Complexité ; Extinctions ; Divergence ; Gould ; Changement scientifique

Keywords: Darwin; Darwinism; Structure of evolutionary theory; Descent with modification; Natural selection; Gradualism; Supraspecific evolution; Lateral transfer of genes; Symbiosis; Neutral theory of molecular evolution; Group selection; Complexity; Extinction; Divergence; Gould; Scientific change

Abridged English version

Since 1859, evolutionary biologists have been haunted by the question of whether their conceptions are, or are not, “Darwinian”. Although these terms are ambiguous, the repeated reference to Darwin has a theoretical signification. Darwin settled a conceptual framework that has canalized evolutionary research over one-and-a-half centuries. The structure of the two major aspects of this framework (the hypotheses of descent with modification, and natural selection) are reconstituted and confronted with further evolutionary research, with special regard to the last 50 years. In both cases, this article proposes a classification of the criticisms addressed to Darwin's two fundamental hypotheses, and compares the particular models of “descent with modification” and “natural selection”, that Darwin defended, with more recent models. In *The Origin of species*, the postulates underlying Darwin's hypothesis of “descent with modification” are expressed in a branching diagram, which has generated, over time, three major criticisms, both among Darwinians and non-Darwinians: rejection of gradual modification, rejection of a conception of change exclusively concentrated at the level of the species, and more radical objections regarding the very idea that genealogy can be represented through a unique “tree”. There may be several trees for several levels of integration of biological entities; lateral gene transfer and symbiosis also impose a network mode of representation. As for the natural selection hypothesis, it has been criticized at two levels: the level that Darwin called the “mere hypothesis”, and that of a “principle”, able to explain and unify the whole theory of the history of life. At the first level, three controversies have dominated since the 1960s: controversies over the neutral theory of molecular evolution, controversies over group selection, and controversies over the limits imposed by complexity and self-organization. At the second level (Darwin's “well-grounded theory”), contemporary evolutionary biologists have challenged Darwin's idea that natural selection does account for as many “independent classes of facts” as adaptation,

extinction, divergence, geological distribution of fossils, geographical distribution of species, relations between embryology and evolution, and patterns of classification. Contemporary evolutionary biology admits that natural selection is the only acceptable explanation for adaptation, but has raised serious doubts about the ability of natural selection to be an all-sufficient principle for the explanation of some or all the other classes of facts that Darwin explained through this principle. In conclusion, the article examines the successive and ambivalent attitudes of Stephen Jay Gould towards “Darwinism”. In 1980, Gould [19] claimed that Darwinism was “dead”. In his *Structure of evolutionary theory* [20], he had a more nuanced appreciation, where Darwinism had not been either “extended” or “replaced”, but “expanded”. In Gould's terms, “expansion” means a reformulation of the fundamental principles of Darwinism, through generalization of the main Darwinian processes and addition of new principles. The article concludes that the Darwinian framework has persisted, not under the form that the particular models of descent with modification and natural selection had in mind, but in the sense of high level heuristic postulates that have constrained and canalized the possible theoretical choices accessible to evolutionary biologists and paleontologists.

1. Introduction : « darwinien », « darwinisme »

Depuis maintenant près d'un siècle et demi, c'est-à-dire depuis la publication de *L'origine des espèces* de Charles Darwin, les évolutionnistes n'ont cessé de se référer à Darwin comme à une sorte d'étalon en matière de théorie de l'évolution. Ils n'ont cessé de qualifier leurs hypothèses comme « darwiniennes », « néodarwiniennes », « non darwiniennes » ou « antidarwiniennes ». Ce genre de discours a fleuri du vivant même de Darwin et surtout après sa mort [41]; il est toujours d'actualité. Cette référence permanente et explicite d'un secteur majeur de connaissance scientifique à une figure individuelle est

quelque chose d'assez rare dans l'histoire de la science moderne ([17,33]; Chap. 8, « Darwinism and Neo-Darwinism »). Sans doute des physiciens spécialistes de la théorie de la relativité ou de la mécanique quantique évoquent-ils souvent Einstein ou Bohr, mais ils n'éprouvent pas le besoin de qualifier leurs hypothèses comme « einsteiniennes » ou « bohriennes » ; encore moins parle-t-on d'« einsteinianisme » ou de « bohrisme ». En revanche, les termes « darwinien » et « darwinisme » sont des mots clés importants parmi les évolutionnistes.

La situation, il est vrai, n'est pas unique. En physique, la référence à Newton a été longtemps constitutive pour la mécanique et la physique. En biologie, il suffit de mentionner la « génétique mendélienne » pour comprendre que, comme en physique, l'identification d'un champ de recherche ou d'une grande orientation théorique par un nom propre n'est pas réservée à l'évolution. Toutefois, il est rare qu'un tel usage se pérennise. Le cas de l'évolution est unique par sa durée et par son ampleur.

Nous pensons que la référence à Darwin n'est pas, pour les spécialistes de l'évolution, un simple ornement rhétorique. À de nombreuses reprises, elle a joué un rôle majeur dans l'identification des théories. La présente communication a pour but d'en préciser la portée épistémologique. Nous développerons ici une hypothèse sur les raisons de sa persistance et sur le sens des proclamations « darwiniennes » ou « non darwiniennes ».

Rappelons, pour commencer, les avatars du terme « darwinisme ». Ce terme fut commun dès les années 1860 dans toutes les langues scientifiques européennes, chez les adversaires comme chez les partisans de la doctrine de Darwin, de manière informelle, c'est-à-dire sans que son sens – au demeurant variable – fût un enjeu théorique [2,54]. Après la mort de Darwin (1882), le terme a été massivement mobilisé à trois reprises, donnant lieu à autant de « morts » et de « renaissances ». C'est avec la publication en 1889 du livre *Darwinism* d'Alfred Russel Wallace, que le terme a commencé à connoter un engagement théorique fort, la question du rapport entre le « darwinisme » et la pensée de Darwin devenant un enjeu explicite. Codécouvreurs du principe de sélection naturelle [7], Wallace et Darwin furent des alliés indéfectibles, mais étaient en désaccord sur un certain nombre de points touchant à la théorie de la sélection (sélection de groupe, sélection sexuelle), ainsi que sur la place même du principe de sélection dans la théorie de l'évolution. Avec August Weismann en Allemagne, Wallace est devenu le symbole d'un « darwinisme » plus dur que celui de Darwin où la sélection naturelle est, à l'exclusion de tout autre (et notamment du principe de l'hérédité des caractères acquis), l'unique principe sus-

ceptible d'organiser la théorie de l'évolution, tout autre facteur d'évolution étant soit illusoire, soit subordonné dans l'explication [56]. Ce durcissement de la pensée de Darwin fut, à l'époque, dénoncé comme une distorsion importante de celle-ci, que Romanes proposa d'appeler « néodarwinisme », par opposition au « darwinisme » *senso strictu*, censé référer à la pensée propre de Darwin [46–48].

Au-delà de 1900, cette distinction entre « darwinisme » et « néodarwinisme » a été plus ou moins oubliée, les deux termes signifiant, en gros, la même chose, c'est-à-dire, une vision de l'évolution dans laquelle la sélection naturelle de petites différences individuelles est le facteur dominant du changement évolutif. Fortement ébranlé par l'émergence de la génétique et par la théorie mutationniste de l'évolution (souvent corrélées à l'époque), le darwinisme a souvent été présenté dans les années 1900–1920 comme une théorie obsolète. Au début de son fameux ouvrage *Evolution: The Modern Synthesis* (1942), Julian Huxley consacre une section entière à cet épisode de « l'éclipse du darwinisme » : « *it was in this period, immediately prior to the war, that the legend of the death of Darwinism acquired currency* » ([26] pp. 24–25). Suite à quoi Huxley explique les bases (génétiques et populationnelles) sur lesquelles s'est effectuée une « renaissance » du darwinisme : « *The Darwinism thus reborn is a modified Darwinism, since it must operate with facts unknown to Darwin* » ([26], p. 27). Lorsqu'on relit ces pages aujourd'hui, on est frappé par les controverses des généticiens de l'époque, tout particulièrement des généticiens des populations, quant à la question de savoir si le « néomendélisme » (comprendons : « la génétique des populations ») était compatible ou non avec le « darwinisme ». Hogben (pionnier majeur de la génétique médicale et de la génétique humaine), par exemple, estimait que ce que Fisher, Haldane et Wright appelaient « sélection naturelle » dans leurs modèles, devrait être rebaptisé autrement, car ce processus agit sur une variation discrète [24]. On connaît l'issue de cette histoire : la Synthèse moderne tout entière est devenue, dans les années 1950, la version moderne accréditée du darwinisme.

Cela nous conduit à la troisième mort et (peut-être ?) renaissance du darwinisme : après une période euphorique où elle semblait avoir résolu la majorité des grands problèmes soulevés par l'évolution, la Synthèse moderne a été fortement mise en question, sur la base d'arguments variés, examinés en détail par Armand de Ricqlès dans ce volume. On a alors parlé de « mort » de la théorie synthétique et corrélativement du « darwinisme » ou, comme le disait Gould en 1980 dans un langage ambigu, de la

« vision darwinienne traditionnelle de l'évolution » [20]. Le même Gould, dans son monumental testament de 2002, avait une vue sensiblement différente. Présentant la structure nouvelle de la théorie de l'évolution, telle qu'elle lui apparaissait, il déclarait : « *I do believe that the Darwinian framework, and not just the foundation, persists in the emerging structure of a more adequate theory.* » [20] ; pour ajouter ensuite – un peu à la manière de Huxley en 1942 – que la structure de la théorie de l'évolution avait fondamentalement changé.

La répétition de ces déclarations de mort et renaissance du darwinisme requiert explication. Certains auteurs y voient un indice de la fragilité de l'étude scientifique de l'évolution : contestée dans les milieux scientifiques (à commencer par les biologistes) en raison de sa méthodologie particulière, contestée aussi dans l'arène publique du fait de ses interférences avec les sphères de la politique, de la philosophie et de la religion, la science de l'évolution aurait besoin d'une figure historique tutélaire, capable de la justifier en tant que tradition de recherche scientifique légitime. Comme l'a dit un jour Georges Canguilhem, commentant l'usage routinier que les scientifiques font de l'histoire des sciences, les scientifiques, lorsqu'ils explorent des champs nouveaux ou contestés, ont besoin pour être entendus de leurs pairs, de se trouver des prédécesseurs prestigieux [1]. Dans cette optique, le nom de Darwin constituerait un puissant symbole identificatoire. Ce type d'explication n'est pas sans fondement, mais il ne suffit pas.

Notre hypothèse est que l'intérêt ininterrompu des biologistes de l'évolution pour Darwin depuis 1859 suggère une relation structurale (et pas seulement généalogique) entre un modèle (Darwin) et les copies successives qui en ont existé (les versions historiques du « darwinisme »). Nous pensons que la pensée de Darwin, telle qu'elle est exposée dans *L'origine des espèces*, enveloppe des contraintes conceptuelles relativement simples qui ont durablement canalisé le développement de la théorie de l'évolution. Il ne s'agit pas tant d'hypothèses ou de doctrines particulières (par exemple, la conception propre que Darwin avait de la variation ou de la sélection naturelle), mais plutôt d'un cadre heuristique général dans lequel l'étude de l'évolution est possible. Ce qui importe, ce n'est pas tant la vérité ou la fausseté de tel ou tel élément de la construction darwinienne, que la structure d'ensemble. Celle-ci a été assez robuste pour accueillir des controverses internes et rendre possible des programmes de recherche féconds que Darwin lui-même eût été bien incapable d'anticiper. Cette hypothèse structurale (explorée antérieurement dans Conry et Gayon [2,14,16,17]) nous conduit à envisager les versions historiques successives

du « darwinisme », non seulement les unes par rapport aux autres, mais relativement à Darwin lui-même. C'est d'ailleurs ce qu'ont fait bon nombre d'évolutionnistes majeurs : un jour ou l'autre ils sont retournés à la figure tutélaire et se sont donné la peine de lire *L'origine des espèces*, conférant ainsi à l'histoire des sciences un rôle structurant assez rare dans la pratique scientifique contemporaine.

Dans la suite de cette communication, nous confrontons les deux faces de la théorie de Darwin avec les développements ultérieurs de biologie de l'évolution, essentiellement à l'époque contemporaine. Puis, nous dressons un bilan général de la pertinence et des limites des références répétées des évolutionnistes contemporains à Darwin, en examinant les pensées (changeantes) de celui qui a sans doute été le plus loin dans ce genre de réflexion, le regretté Stephen Jay Gould.

2. Les deux faces de la « théorie de Darwin »

La théorie défendue par Darwin dans *L'origine des espèces* a été très vite qualifiée comme une « théorie de l'évolution ». Quoique le dernier mot de cet ouvrage soit, dès la première édition, le verbe *evolve* ([3], p. 490), Darwin a soigneusement évité le mot *evolution*. Cependant, dans la sixième et dernière édition de *L'origine des espèces*, il utilise ce substantif pas moins de huit fois ([6], pp. 201, 202, 215, 282, 424). Ainsi écrit-il par exemple : « *At the present day almost all naturalists admit evolution under some form* » ([6], p. 201). À chaque fois, le mot vient en remplacement de ce qu'il nommait dans les éditions précédentes « descendance avec modification » ou encore « modification graduelle des espèces ». Le passage le plus clair à cet égard est celui où il écrit : « *If numerous species, belonging to the same genera or families, have really started into life at once, the fact would be fatal to the theory of evolution through natural selection* » ([6], p. 282) (nous soulignons). Dans cette phrase, le dernier membre de phrase fait référence à la théorie que Darwin avait toujours défendue antérieurement sous le nom de *theory of descent with modification through natural selection* (et dans la sixième édition : *theory of descent with modification through variation and natural selection*).

La théorie de Darwin a donc deux faces et a très vite été comprise ainsi. Dès la fin du XIX^e siècle, on a conventionnellement distingué le « fait général de l'évolution » de son « explication ». Ces expressions sont cependant trompeuses, car ce qu'on a appelé le « fait général de l'évolution » est, en fait, déjà une construction théorique. Aussi examinerons-nous séparément le sort des deux volets de la théorie de Darwin, en posant à chaque

fois la question : quelle était la structure de l'hypothèse darwinienne et qu'en est-il advenu ?

3. Descendance avec modification

3.1. Darwin

Darwin n'a pas formellement défini l'expression « descendance avec modification ». Il la jugeait sans doute assez explicite par elle-même : les espèces descendent les unes des autres et se modifient. Néanmoins, il en avait une interprétation restrictive qu'il a exprimée via l'unique diagramme figurant dans *L'origine des espèces*, sans doute l'un des plus célèbres schémas de toute l'histoire de la biologie (Fig. 1 ([3], p. 117)). Ce diagramme est commenté deux fois dans l'ouvrage, au chapitre 4 consacré à la sélection naturelle ([3], pp. 116–126) et au chapitre 13 qui porte sur la classification et l'embryologie ([3], pp. 420–422). Ce diagramme repose sur un certain nombre de conjectures dont aucune n'est triviale. Ces conjectures ne sont pas présentées par Darwin avec le caractère systématique que nous leur donnons. Les conjectures (1) à (5), qui s'appliquent au niveau des espèces, sont mobilisées dans le premier exposé (chap. 4), les conjectures (6) à (8) sont discutées dans le chapitre 13 consacré à la classification. Les voici :

- (1) les espèces se modifient ;
- (2) cette modification est graduelle ;
- (3) beaucoup d'espèces (et de taxons infra- ou supraspécifiques) s'éteignent ;
- (4) en règle générale, les espèces qui ne s'éteignent pas se scindent en plusieurs ;
- (5) une fois que des espèces se sont scindées, elles divergent indéfiniment et graduellement ;
- (6) le diagramme s'applique à tous les niveaux taxinomiques, des variétés locales aux taxons les plus vastes. Cela signifie que la classification est entièrement déterminée par la généalogie. Potentiellement, il suggère que l'ensemble de la diversité vivante passée et présente pourrait être représentée par un unique arbre de dérivation généalogique (donc un unique schéma de « descendance commune »). Darwin était conscient de cet aspect, mais n'a pas tranché. Il s'est contenté d'affirmer que les formes ancêtres à l'origine de l'ensemble des lignées d'organismes devaient en très petit nombre, n'excluant pas qu'il n'y en eût qu'une seule ;
- (7) les catégories taxinomiques (i.e., les rangs taxinomiques : espèce, genre, famille, etc.) sont toutes arbitraires ;

- (8) le processus entier de diversification biologique se réduit au processus de différenciation au niveau élémentaire (variétés, espèces), i.e., les taxons supraspécifiques ne jouent pas de rôle particulier, ce ne sont que des résultats.

Le diagramme de Darwin a eu, dès sa parution, un effet profond sur la communauté scientifique. Dès les années 1861, il est devenu une représentation paradigmatique du « fait général » de l'évolution, susceptible d'organiser les recherches sur l'évolution. Dès 1866, Haeckel introduisit les termes « phylogénie » et « arbre phylogénétique » pour désigner des schémas concrets de dérivation généalogique entre groupes [21]. La même année, le paléontologue français Albert Gaudry produisait les premiers exemples de schémas généalogiques ramifiés appliqués à des groupes de mammifères fossiles (chevaux, éléphants, etc.), d'une manière strictement conforme au symbolisme darwinien : les formes fossiles sont clairement identifiées, les strates horizontales – qui chez Darwin représentent des intervalles de temps – symbolisent des périodes géologiques [12]. Ce genre de représentation a fait l'objet d'âpres contestations pendant des décennies [53] (en fait jusqu'au milieu du xx^e siècle [18]), car les arbres phylogénétiques ne sont pas des représentations brutes des faits, mais des inférences conjecturales. Mais il est clair que le diagramme de Darwin a d'emblée offert un paradigme de travail fondateur pour l'étude de l'évolution.

3.2. Après Darwin

D'un point de vue méthodologique, le diagramme de Darwin n'est certainement pas un mode de représentation neutre des faits, comme l'a trop suggéré dans le passé l'expression de « fait général de l'évolution ». C'est une authentique construction théorique. Le genre de théorie impliqué n'est pas celui d'une théorie causale, bien que les arbres phylogénétiques puissent être utilisés à des fins explicatives. Considéré dans sa qualité d'outil général, le diagramme de Darwin est une théorie qui postule l'existence dans la nature de diverses classes de phénomènes (modification graduelle, évolution ramifiante, divergente, extinction. . .). Ce diagramme a l'allure d'une généralisation descriptive, mais ce n'est pas le cas. C'est plutôt un pari heuristique sur la forme et l'allure générale des phénomènes qui manifestent l'évolution *by and large* et requièrent des explications causales. L'aspect conjectural et théorique de ce schéma apparaît aisément si l'on veut bien remarquer que Darwin ne s'est pas contenté de postuler que les espèces « descendent » les unes des autres, se « modifient », se « ramifient » et « s'éteignent ».

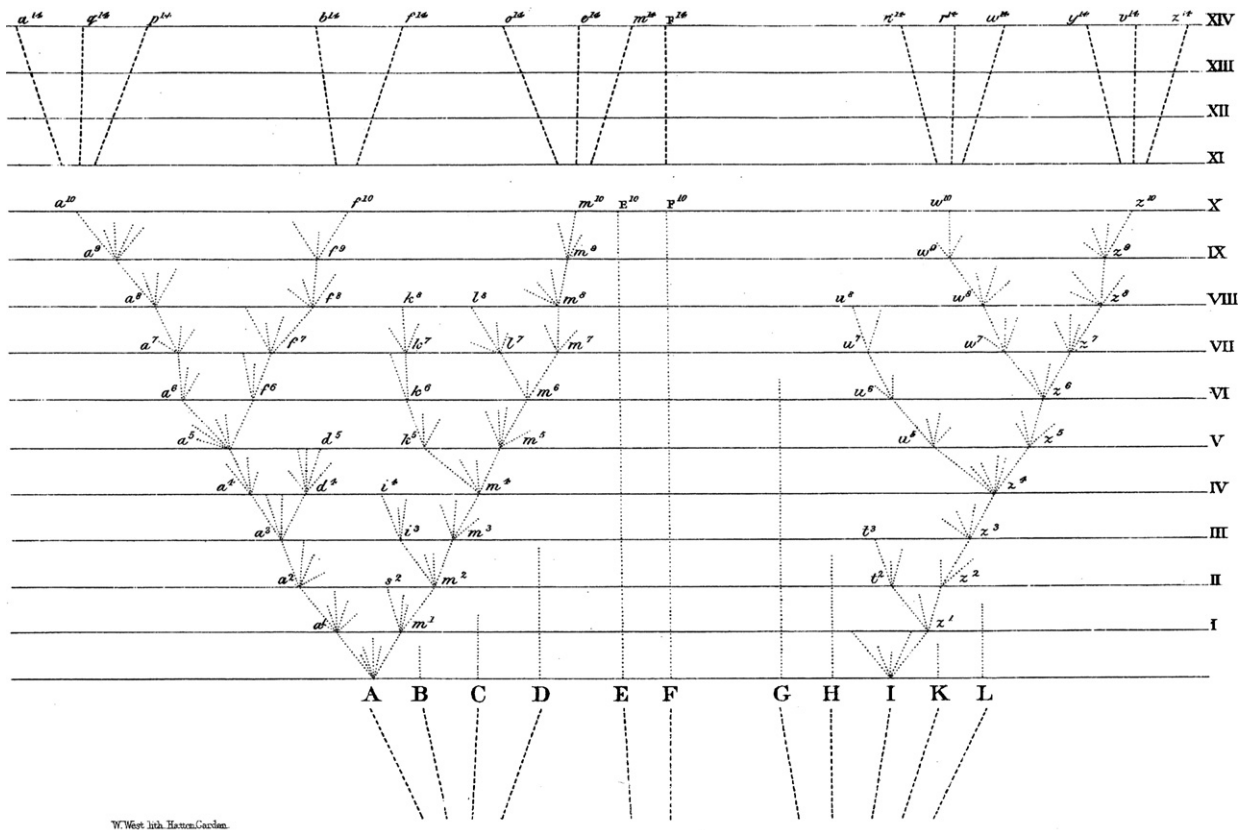


Fig. 1. Charles Darwin, *On the Origin of Species* (1859), double page *contra* p. 117 [3]. Cela est la seule figure insérée dans le livre. Il n’y a pas de légende, mais Darwin commente à deux reprises le diagramme, au chapitre IV intitulé « *Natural selection* » (pp. 116–125), et au chapitre XIII, section intitulée « *classification* » (pp. 420–422). Au chapitre XIV, les lettres A, B, C, ..., L représentent les espèces d’un genre dans une région géographique. Ces espèces produisent des variétés locales qui se modifient et s’éteignent ou divergent, pendant de nombreuses générations. Les intervalles entre les lignes horizontales (I, II, etc.) figurent des périodes arbitraires, par exemple 1000 ou 10000 générations. Au bout d’un certain temps, la différenciation est suffisante pour que les systématiciens parlent de « bonnes espèces » (selon leurs conventions propres). Ainsi l’espèce A s’est différenciée au niveau XIV en huit nouvelles espèces constituant un genre. Au chapitre XIII, les lettres A, B, C, ..., L représentent des genres, qui conduisent, à la ligne XIV, à d’autres genres. Par exemple, le genre A s’est différencié en huit genres constituant désormais une famille. Le même raisonnement peut être appliqué à tout niveau taxinomique. Darwin souligne que seul est naturel « l’arrangement généalogique » des groupes concrets d’organismes. Le « rang » des catégories taxinomiques (variété, espèce, genre, famille, etc.) est affaire de convention.

Fig. 1. Charles Darwin, *On the Origin of Species* (1859), double page *contra* p. 117 [3]. This is the only figure included in the book. There is no caption, but Darwin delivers a comment on the diagram twice in the text, in chapter IV entitled “*Natural selection*” (pp. 116–125), and in chapter XIII, the part entitled “*classification*” (pp. 420–422). In chapter XIV, letters A, B, C, ..., L represent the species of a genus for a given geographic region. These species generate local varieties which are modified and become extant or diversify, in the course of numerous generations. The intervals between horizontal lines (I, II, etc) represent arbitrary periods, for example 1000 or 10,000 generations. A certain time having elapsed, the differentiation is sufficient for systematicians to speak of “good species” (according to their own conventions). For example, species A is differentiated at level XIV in eight new species which constitute a genus. In chapter XIII, letters A, B, C, ..., L represent genera leading at line XIV to other genera. For example, genus A has been differentiated in eight genera, constituting henceforth a family. The same reasoning may be applied to every taxonomic level. Darwin emphasizes that “*the genealogic arrangement of concrete groups of organisms*” is the only natural one. The rank of taxonomic categories (variety species, genus, family, etc) is matter of convention.

Il a proposé un *modèle* particulier de sa vision généalogique et transformatrice de l’histoire de la vie. C’est pourquoi, contrairement à une opinion répandue, il n’est tout simplement pas vrai qu’il y ait eu consensus après Darwin sur le « fait général de l’évolution ». Le diagramme darwinien a en fait été l’objet de controverses fondamentales ininterrompues depuis sa proposition.

Certes, l’immense majorité des biologistes et des paléontologues ont vite admis la théorie générale sous-tendue par le diagramme darwinien (les espèces dérivent généalogiquement les unes des autres, se modifient, divergent, s’éteignent). Mais ils n’ont jamais été unanimes sur le *modèle* particulier que Darwin a donné de cette théorie-enveloppe. Selon nous, la forme particulière que Darwin

a donnée à son diagramme a fait l'objet de trois sortes principales de critiques. Les deux premières sont récurrentes depuis *L'origine des espèces* ; la troisième est plus récente.

Le premier défi est venu des biologistes et des paléontologues qui ont défendu une vision non gradualiste de la modification et de l'origine des espèces. De Thomas Henry Huxley et Francis Galton à Victor Gold-Schmidt et au-delà, les théories saltationnistes de l'évolution ont été innombrables. À l'époque contemporaine, l'exemple le plus spectaculaire en est donné par la théorie des équilibres ponctués de Eldredge et Gould [11]. Selon ces auteurs, le changement des espèces est principalement concentré dans les événements de cladogenèse, les espèces étant *grosso modo* stables dans la durée de leur existence. Les auteurs ont éprouvé le besoin de représenter cette hypothèse par un schéma qui est vite devenu aussi fameux que le diagramme darwinien (Fig. 2). On voit facilement que la topologie des relations généalogiques est strictement la même dans un diagramme darwinien et dans un diagramme punctualiste, mais l'allure des événements est différente. Au lieu que les branches de l'arbre divergent graduellement, l'arbre a la forme de candélabres successifs. On remarquera aussi qu'Eldredge et Gould n'ont pas hésité à qualifier comme une « théorie » leur vision du *pattern* de l'évolution. Comme cette vision vient en alternative au diagramme darwinien classique (dont le gradualisme phylétique de George Gaylord Simpson était une version moderne), cela renforce notre affirmation selon laquelle le diagramme darwinien est l'expression d'une théorie et pas simplement d'un « fait », si général fût-il.

Quelle que soit leur forme particulière, les conceptions saltationnistes de la « descendance avec modification » contestent au moins deux des postulats darwiniens énumérés plus haut : celui de la gradualité de changement des espèces (postulat 2) et celui de la divergence indéfinie *d'espèces données* après des événements de clivage (postulat 6). Cette catégorie de critiques se situe au niveau des espèces. Elle doit être bien distinguée d'une deuxième catégorie de critiques qui lui a été souvent associée mais, dans la cible théorique, est différente.

Cette deuxième classe de critiques consiste en effet à dire que l'évolution n'est pas fondamentalement quelque chose qui arrive au niveau des espèces (ou au moins aux niveaux taxinomiques les plus élémentaires), mais se produit à des niveaux taxinomiques élevés. Dans sa forme la plus crue, elle postule que les taxons de rang élevé apparaissent et se diversifient de manière soudaine et donnent naissance à des types morphologiques qui ensuite restent approximativement stables pendant toute la durée de l'existence de ces taxons. Ce genre de théo-

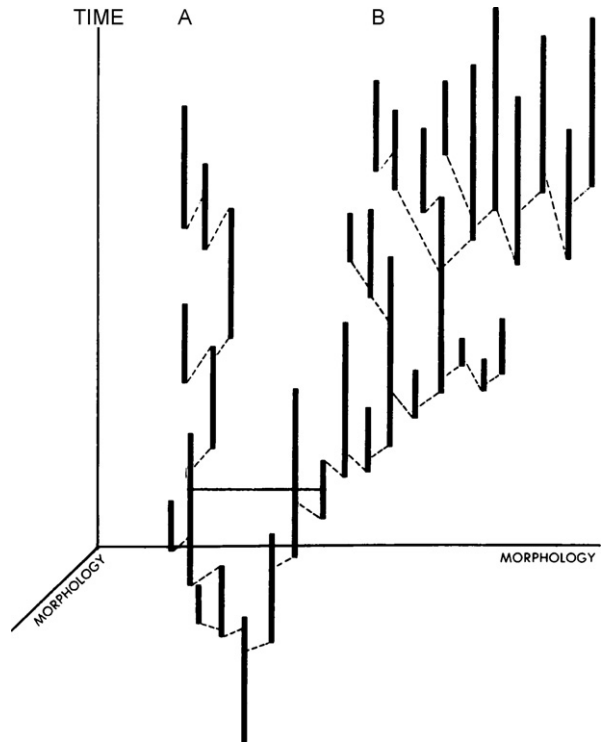


Fig. 2. N.G. Eldredge et S.J. Gould, « Punctuated equilibria: an alternative to Phyletic gradualism » (1972), p. 113 [11]. Légende originale : « Three-dimensional sketch contrasting a pattern of relative stability (A) with a trend (B), where speciation (dashed lines) is occurring in both major lineages. Morphological change is depicted here along the horizontal axes, while the vertical axis is time. Though a retrospective pattern of directional selection might be fitted as a straight line in (B), the actual pattern is stasis within the species, and differential success of species exhibiting morphological change in a particular direction. » On remarque comment les auteurs mêlent le point de vue *pattern* et le point de vue *process*.

Fig. 2. N.G. Eldredge and S.J. Gould, “Punctuated equilibria: an alternative to Phyletic gradualism” (1972), p. 113 [11]: original legend: “Three-dimensional sketch contrasting a pattern of relative stability (A) with a trend (B), where speciation (dashed lines) is occurring in both major lineages. Morphological change is depicted here along the horizontal axes, while the vertical axis is time. Though a retrospective pattern of directional selection might be fitted as a straight line in (B), the actual pattern is stasis within the species, and differential success of species exhibiting morphological change in a particular direction.” It is to be noted that the authors mix the viewpoint “pattern” and that of “process”.

rie, qui a un parfum typologique prononcé, a souvent conduit à considérer que le changement des espèces proprement dites (leur modification et leur multiplication) est un phénomène certes réel, mais superficiel, une sorte de bruit qui se surimpose au vrai phénomène évolutif qui est celui de l'émergence et de la stabilité des grands types morphologiques (ou, dans des versions plus modernes, développementaux ou encore métaboliques). Les biologistes et paléontologues qui adoptent

une telle vision de l'allure générale de l'évolution n'acceptent pas non plus le schématisme darwinien. Ils lui préfèrent celui d'un buisson exhibant des rameaux verticaux et parallèles prenant racine à un certain niveau. Le morphologiste français Louis Vialleton a donné en 1929 l'une des expressions les plus impressionnantes de ce genre de conceptions dans son livre *L'origine des êtres vivants. L'illusion transformiste* [55]. Ce titre recouvre l'opposition catégorique que Vialleton faisait entre « évolution » et « transformisme ». Le transformisme, c'est la vision (indifféremment) lamarckienne ou darwinienne, où toute la théorie de l'évolution est (indûment) concentrée au niveau du changement des variétés et des espèces. Vialleton ne conteste pas ce niveau de changement, mais estime que ce n'est qu'un bruit d'arrière-fond. Le phénomène important – qui seul selon Vialleton mérite le nom d'« évolution » – est l'émergence des « types » que les morphologistes observent à des niveaux tels que celui des classes. Quant au schématisme approprié pour représenter cette « évolution », Vialleton le commente en ces termes :

« Les arbres généalogiques, matérialisant d'une manière simple des rapports infiniment complexes dans la réalité, ont beaucoup servi le transformisme, en lui fournissant les exemples concrets de transformation que Lyell réclamait à Darwin. . . Ces premiers schémas donnèrent d'abord pleine satisfaction. Ils représentaient d'une manière saisissante, facile à retenir, le déploiement évolutif des êtres et ils paraissaient donner la solution si longtemps recherchée de leurs rapports naturels. Mais on déchantait bientôt. On s'aperçut bien vite que les arbres étaient très différents suivant les auteurs, en raison même du critérium choisi pour les construire. La plupart d'entre eux en effet n'étaient point fondés sur l'ensemble des caractères et sur une juste appréciation de la constitution ou de la vraie nature des êtres. . . En tenant compte de l'époque de l'apparition des diverses formes, on ne tarda pas à voir que les arbres généalogiques prenaient un aspect tout différent de celui adopté jusqu'alors. Au lieu de présenter un tronc plus ou moins allongé répondant à la durée pendant laquelle existait seule la forme initiale supposée, ils avaient la forme de buissons dont les tiges, partant à peu près du même niveau au-dessus du sol, s'écartaient parallèlement les unes des autres en se ramifiant plus ou moins » ([56], pp. 179–180).

Plus récemment, la théorie des équilibres ponctués, dissidente aussi sur ce point, a fourni une version totalement nouvelle de la vieille idée selon laquelle l'évolution n'est pas confinée au seul niveau des espèces.

Le fameux diagramme reproduit sur la Fig. 2 illustre l'hypothèse selon laquelle la tendance évolutive d'un groupe (soit évolution stabilisante, soit évolution directionnelle) pourrait résulter de changements se produisant à un niveau au-dessus de l'espèce. Selon la légende originelle de cette figure, la tendance évolutive résulte du succès différentiel des espèces (elles-mêmes statiques dans la durée) qui, lors de leur formation, ont montré un changement dans une certaine direction.

Bien que ce mode de pensée soit très éloigné de l'approche ouvertement typologique de Vialleton – et en cela beaucoup plus proche de la vision dynamique de Darwin – il relève aussi de la thèse d'une évolution au-dessus du niveau de l'espèce. Dans les deux cas, trois des huit postulats darwiniens sont violés : les entités qui divergent activement ne sont pas nécessairement les espèces (postulat 5) ; le patron du changement évolutif n'est pas le même à tous les niveaux taxinomiques (postulat 6) ; enfin le processus total de diversification de la vie n'est pas une simple amplification du processus au niveau taxinomique le plus élémentaire (postulat 8). On notera que ce postulat 8 est à la charnière de la théorie descriptive de l'évolution et de la théorie explicative (en langage moderne *patterns* et *processes*).

La troisième classe de critiques est plus récente. Elle est fondée sur l'idée que le diagramme darwinien, et plus largement toute reconstitution de la généalogie de la vie qui représente celle-ci comme divergence progressive et irréversible d'*espèces*, ne représente qu'une fraction de l'histoire de la vie. Le diagramme darwinien a conduit naturellement les évolutionnistes à admettre qu'il doit exister un unique « arbre de la vie », dont les rameaux (les espèces) deviennent à un moment ou à un autre totalement isolés les uns des autres en termes de reproduction et de transmission héréditaire. Or plusieurs phénomènes viennent aujourd'hui menacer cette vision du changement évolutif, en dessous et au-dessus du niveau de l'espèce. Les principaux sont le transfert latéral de gène et la symbiose.

Depuis les années 1990, on sait que le transfert latéral de gènes est un phénomène majeur qui affecte toutes les espèces (via les virus), mais tout particulièrement chez les procaryotes (virus, mais aussi conjugaison bactérienne et transfert de plasmides). Lorsqu'on a commencé à utiliser les techniques moléculaires à la phylogénie des procaryotes, cela a d'abord engendré l'espoir de découvrir l'arbre unique et universel de la vie et donc l'ancêtre universel de toutes les formes vivantes [59]. Or la découverte de l'ampleur des transferts génétiques horizontaux entre bactéries et archées a sérieusement ébranlé cet espoir. Après 20 années de controverses sur le sujet, il semble aujourd'hui qu'il y ait de sérieuses rai-

sons de douter qu'il existe un arbre généalogique *unique* des relations naturelles entre tous les organismes. Certains pensent que le transfert latéral rend impossible, en pratique, la reconstitution de l'arbre universel de la vie, mais maintiennent l'idée. D'autres pensent que cet arbre universel n'existe pas, car il existe en réalité plusieurs histoires généalogiques, toutes partielles, dont certaines peuvent prendre la forme d'un arbre et d'autres celles d'un réseau, selon que les grands groupes que l'on étudie (procaryotes/eucaryotes) et selon le niveau qu'on analyse – gènes, membranes, organismes, espèces (pour une revue récente, voir McInerney et al. [40]). C'est pourquoi certains ténors de cette approche ont plaidé en faveur d'une approche « pluraliste » des *patterns* évolutifs, où la vision darwinienne n'est qu'une possibilité parmi d'autres : « *descent with modification is only one of the [13] mechanisms and a single tree-like pattern is not the necessary (or expected) result of their collective operation* » [9].

Le phénomène de symbiose est le second phénomène qui ébranle la représentation darwinienne de la généalogie sous forme d'un arbre irréversiblement ramifié. On sait aujourd'hui que la symbiose a été probablement un phénomène d'une grande importance. Ce phénomène est beaucoup plus rare que le transfert latéral de gènes. Mais lorsqu'il se produit, il peut avoir des effets considérables, car il implique la coexistence de génomes entiers [36]. Les méthodes moléculaires suggèrent que la symbiose a été un processus-clé de l'émergence de plusieurs groupes majeurs d'eucaryotes unicellulaires. Consistant en une fusion d'organismes, la symbiose introduit dans les schémas généalogiques des complications qui ne peuvent être représentées par des schémas exclusivement arborescents. Le défi adressé au diagramme darwinien est cependant moindre, car il n'affecte que quelques portions de l'arbre général de la vie (qu'il suffit de rectifier par quelques anastomoses), tandis que le transfert latéral de matériel génétique, phénomène indéfiniment récurrent, notamment chez les procaryotes, brouille la quasi-totalité des signaux moléculaires susceptibles d'être utilisés par le systématique et conduit à douter de la pertinence même d'un arbre universel et unique des *espèces*.

Pour conclure sur l'aspect « descendance avec modification » de la théorie de Darwin, le diagramme de *L'origine des espèces* s'est révélé immensément fécond. Il est à la base de tous les travaux de phylogénie et a constitué une référence incontournable pour tous ceux qui se sont intéressés à l'évolution biologique après Darwin, qu'ils fussent ou non en accord avec sa théorie de la sélection naturelle. Mais il n'est pas vrai que ce diagramme n'ait subi aucune altération et aucune contes-

tation. Au moins quatre des huit postulats sous-jacents à ce diagramme ont été sérieusement contestés :

- gradualité de l'évolution (postulat 2) ;
- divergence irréversible des espèces après scission (postulat 5) ;
- applicabilité du diagramme arborescent à tous les niveaux (postulat 6) ;
- refus d'une évolution au-dessus du niveau de l'espèce (postulat 8).

En effet, les évolutionnistes modernes ne s'accordent pas sur la question de savoir si l'évolution des espèces est toujours un processus lent et graduel (contre postulat 2) ; l'idée de divergence indéfinie des espèces n'est pas strictement fautive, mais ce n'est qu'une partie de l'histoire de la vie (d'importantes relations horizontales doivent être prises en compte ; contre postulats 5 et 6) ; enfin de nombreux paléobiologistes contestent que l'évolution se réduise à l'évolution des *espèces* et d'elles seules (contre postulat 8).

4. Sélection naturelle

4.1. Darwin

La sélection naturelle était pour Darwin une hypothèse explicative, visant à rendre compte des phénomènes évolutifs dans leur totalité et donc à les unifier. Comme dans le cas de la théorie de la descendance avec modification, nous rappellerons d'abord la manière dont Darwin comprenait son statut théorique. Puis, nous évaluerons l'histoire de la biologie de l'évolution post-darwinienne à la lumière de ces conceptions.

Parmi les critiques adressées à *L'origine des espèces*, certaines ont particulièrement affecté Darwin. Venant de savants et philosophes des sciences tels que John Herschel, William Whewell ou John Stuart Mill, elles portaient sur sa méthodologie scientifique. On reprochait à l'auteur d'avoir confusément mélangé la méthode inductive et la méthode hypothético-déductive. Darwin a répondu à cette critique en 1868 dans un remarquable passage de l'introduction de son ouvrage publié en 1868 sous le titre *La variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication* [4]. Assez étrangement d'ailleurs, cette introduction est presque entièrement consacrée à répondre aux objections de divers ordres qu'avait soulevées *L'origine des espèces*. Voici le passage en question :

« Dans les recherches scientifiques, il est licite d'inventer une hypothèse quelconque ; si celle-ci

explique de grandes classes de faits indépendants, on l'élève au rang de théorie bien établie. On peut envisager le principe de sélection naturelle comme une simple hypothèse, rendue cependant probable par ce que nous savons positivement de la variabilité des êtres organiques à l'état de nature, de la lutte pour l'existence de la préservation quasiment inévitable des variations qui s'ensuit et de la formation analogique des races domestiques. Or cette hypothèse peut être testée – et c'est là à mon sens la seule manière honnête et légitime d'aborder la question dans son ensemble – en examinant si elle explique plusieurs grandes classes de faits indépendants, tels que la succession géologique des êtres organiques, leur distribution dans les temps passés et présents, leurs affinités mutuelles et leurs homologues. Si le principe de sélection naturelle explique bien ces grands ensembles de faits, elle doit être acceptée. » ([4] pp. 8–9, notre traduction).

Ce texte dense explicite de manière précise la stratégie argumentative qui fut celle de Darwin. D'abord, Darwin admet clairement que l'hypothèse de sélection naturelle, n'est pas obtenue par une voie inductive passive, mais est une libre invention. Puis il indique les deux niveaux de justification de l'hypothèse. À un premier niveau, l'hypothèse de sélection naturelle est « rendue probable » par des arguments empiriques, eux-mêmes de deux ordres. D'une part, l'existence de la sélection naturelle est fortement suggérée par des généralisations empiriques relatives à la lutte pour l'existence (qui elle-même résulte du taux de reproduction des organismes et des subsistances disponibles), la variabilité des caractères, l'héritabilité des variations. D'autre part, l'analogie avec la sélection artificielle fournit un modèle décisif, car la sélection artificielle, dont l'existence et l'efficacité sont prouvées, partage avec la sélection naturelle plusieurs traits communs (variabilité, hérédité). Pris ensemble, ces arguments, que Darwin a développés dans les quatre premiers chapitres de *L'origine des espèces*, établissent la plausibilité de l'existence de la sélection naturelle en tant que processus largement répandu dans la nature, pour toutes les espèces et pour de nombreux caractères de celles-ci. Cette partie de l'argumentation consiste à s'appuyer sur des classes de faits bien établis pour en tirer l'hypothèse de sélection naturelle.

Toutefois Darwin ne se contentait pas de cette justification. D'où un second niveau de justification qui fait appel à la capacité de l'hypothèse à expliquer un large spectre de « classes de faits indépendants », dont il donne une liste : succession géologique des organismes, distribution géographique présente et passée, etc.). La liste

n'est qu'indicative. Elle renvoie aux chapitres 7 à 13 de *L'origine des espèces*, où effectivement l'hypothèse de sélection naturelle est utilisée pour expliquer les adaptations (morphologiques et instinctuelles), la distribution géographique des espèces, la distribution stratigraphique des fossiles, l'extinction, la divergence, les homologues, les relations entre développement et évolution, l'allure de la classification. Ce second niveau de justification était crucial pour Darwin qui n'a cessé d'utiliser ce mode d'argumentation en se référant à Newton. De nombreux darwiniens, parmi lesquels Wallace et Pearson, ont abondamment fait usage de cette caution dans le dernier tiers du XIX^e siècle. On ne peut manquer de rappeler ici la conception des hypothèses qui était celle de Newton, souvent reprise aux XVIII^e et XIX^e siècles par les savants anglais. Dans cette conception, une bonne hypothèse est celle qui évite le reproche d'être une fiction *ad hoc*, en montrant sa capacité à expliquer des classes de faits indépendants. L'exemple canonique est celui du principe de gravitation universelle qui permet, avec l'aide de données appropriées, d'expliquer (idéalement déduire), des lois empiriques ou faits relatifs comme la chute des corps, le mouvement des planètes (lois de Képler), la loi des petites oscillations du pendule (loi de Huyghens), la forme de la Terre ou encore les marées.

L'ensemble de cette stratégie de justification des hypothèses était censé conduire à la découverte d'hypothèses ayant le statut de *verae causae*, c'est-à-dire, selon l'expression même de Newton dans l'appendice méthodologique de son *Optique*, des « causes vraies et non fictives ». De telles hypothèses doivent satisfaire à deux conditions :

- être proposées, parce qu'elles sont vraisemblables au regard de données empiriques disponibles (soit parce qu'elles résultent directement d'une démarche inductive, soit parce qu'elles sont suggérées par des données empiriques) ;
- avoir une large capacité explicative.

Des travaux historiques [28,49] ont montré que c'est délibérément, et de très bonne heure (dès le début des années 1840), que Darwin a construit son cadre argumentaire dans l'idée d'être aussi proche que possible du modèle newtonien tel que John Herschel et William Whewell l'avaient élaboré justement dans les années 1830 [23,57]. Sur la Fig. 3, nous résumons la stratégie argumentative darwinienne (d'après Gayon [15]). On y voit que l'hypothèse de sélection naturelle est exemplairement conforme au modèle darwinien. En tant que « simple hypothèse », elle est déduite d'une série de généralisations empiriques (sur le taux de croissance des

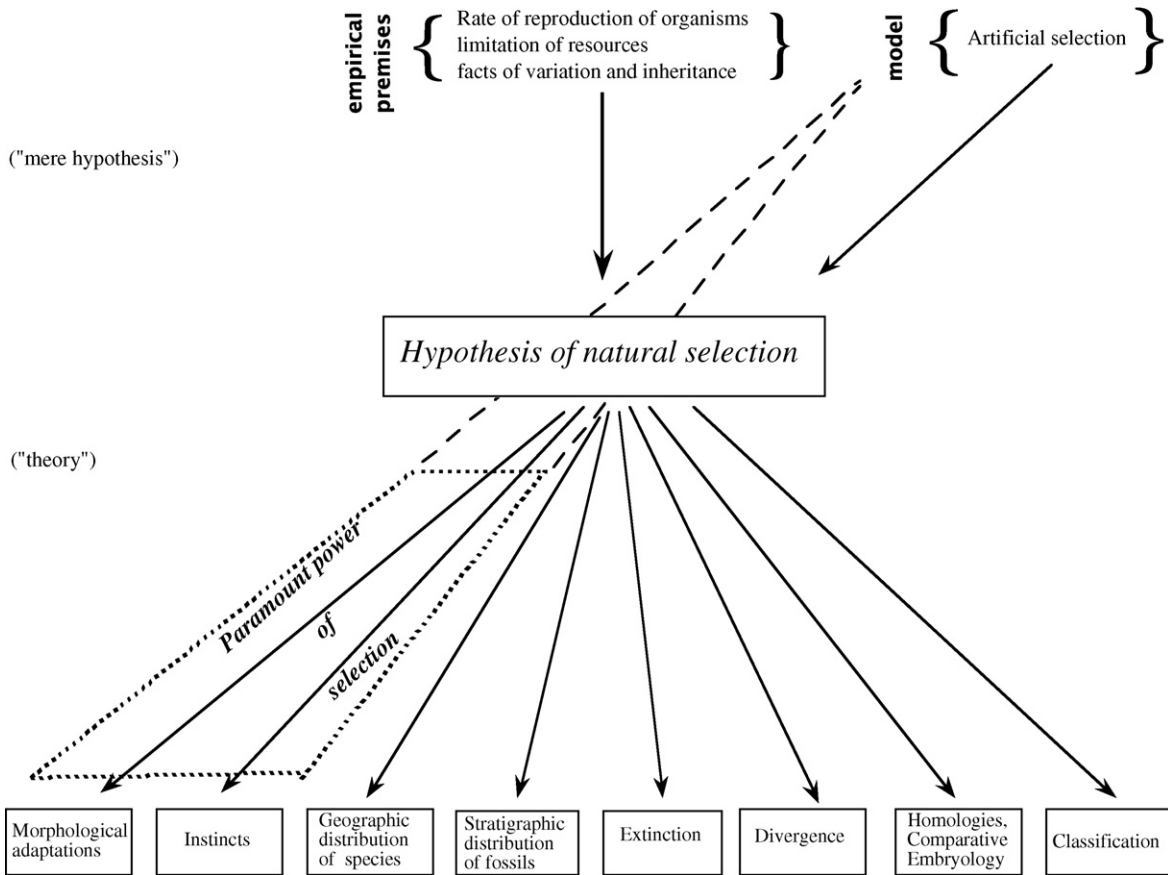


Fig. 3. Tiré de Gayon, « The “Paramount power of selection”: from Darwin to Kauffman » (1997), p. 270 [15]. Ce diagramme représente la structure de l’argument qui vient à l’appui de l’hypothèse de sélection naturelle dans *L’origine des espèces*. Les deux niveaux du diagramme (au-dessus et au-dessous de l’hypothèse de sélection naturelle) représentent les deux niveaux de justification de l’hypothèse selon Darwin. La partie haute mentionne les classes de faits qui conduisent à faire l’hypothèse qu’il existe dans la nature un processus de sélection naturelle pour de nombreux caractères dans toutes les espèces. Les boîtes de la partie basse représentent les classes de faits expliquées (de manière plus ou moins directe) par l’hypothèse de sélection naturelle.

Fig. 3. From Gayon, “The paramount power of selection: from Darwin to Kauffman” (1997), p. 270 [15]. This diagram represents the structure of the argument in favour of the natural selection hypothesis in “Origin of species”. The two diagram levels (above and below the natural selection hypothesis) represent the two levels of justification of the hypothesis according to Darwin. The upper part lists the different classes of facts leading to the hypothesis according to which, a process of natural selection exists in nature for numerous characteristics in all species. Boxes in the lower part represent the classes of facts more or less directly explained by the hypothesis of natural selection.

organismes, la limitation des substances, la variabilité et l’héritabilité des caractères, ainsi que leur incidence sur la probabilité de survie et de reproduction). En tant que principe théorique, elle explique des classes de faits indépendants portés en bas du schéma (sont indiqués ici les principaux domaines développés par Darwin dans *OS*; la liste n’est pas limitative). On remarque enfin, dans la partie haute du schéma, le rôle donné par Darwin à la sélection artificielle. Celle-ci accroît la vraisemblance de l’existence de la sélection naturelle, car elle fournit un modèle empiriquement bien établi du phénomène général de sélection, qui implique toujours (dans la conception darwinienne): variabilité des caractères,

héritabilité, viabilité et fécondité différentielle. En outre, la sélection artificielle appuie aussi l’idée que la sélection a un pouvoir empiriquement prouvé de modification des espèces; c’est pourquoi dans notre schéma, cette analogie étend son influence heuristique à la partie basse du schéma. La preuve par analogie était extrêmement importante pour Herschel qui s’est longuement expliqué sur elle dans son *Preliminary Discourse* [23]. Ici encore, Newton a fourni un exemple paradigmatique, en mobilisant la comparaison entre le mouvement d’un projectile lancé par une fronde à celui de la lune autour de la Terre ou des planètes autour du Soleil; cette analogie lui permettait d’appliquer le théorème des « forces centrales ».

Darwin ne procède pas autrement : le pouvoir modificateur de la sélection naturelle (totalement hors de portée pour Darwin du point de vue d'une preuve directe) trouve dans la sélection artificielle l'un de ses plus puissants arguments ; de même que la sélection artificielle change les caractères des espèces domestiques en fonction des intérêts et caprices de l'homme, de même la sélection naturelle, qui partage d'importantes propriétés avec elle, change les caractères des espèces naturelles en fonction du principe malthusien (qui, lui, est empiriquement établi et accepté du temps de Darwin).

4.2. Après Darwin

4.2.1. Bref rappel historique (1859–1950)

Quel a été le sort de ce dispositif théorique après Darwin ? Comme dans le cas de la théorie darwinienne de la descendance avec modification, nous chercherons ici à identifier dans quelle mesure le cadre théorique darwinien a été robuste et dans quelle mesure il a été ébranlé ou même infirmé. Nous ne nous attarderons guère sur les 100 premières années qui ont suivi la publication de *L'origine des espèces*. Dans une période d'environ 70 ans, la plupart des critiques ont porté sur l'existence même du processus de sélection naturelle, et sur sa capacité à rendre compte de son effet immédiat, les adaptations (partie haute de notre schéma sur la Fig. 3). La raison en était l'absence d'une théorie convaincante de la variation et de l'hérédité. Dans les années 1920–1930, la génétique des populations a permis une reformulation quantitative, testable et prédictive de l'hypothèse de Darwin, tout en clarifiant la question des limites que lui imposent des facteurs tels que la taille des populations, les pressions de mutation et de migration et la structure des populations. Nous ne commenterons pas davantage ici cette histoire bien connue [16,43].

Dans le sillage de la génétique des populations, et d'un mouvement de reconstruction des disciplines naturalistes sur une base populationnelle (systématique animale et végétale, paléontologie), la « Synthèse moderne » a marqué, selon l'expression de Julian Huxley, une « renaissance du darwinisme » ([26], p. 26). L'expression de « Synthèse moderne » a d'abord été le titre de l'ouvrage publié par Huxley en 1942 [26], mais elle est devenue à partir des années 1950 le nom conventionnel d'une approche de l'évolution qui fut le fruit des travaux collectifs ou convergents d'un nombre impressionnant de savants et de disciplines : cytogénétique (Darlington, White), génétique des populations théorique (Fisher, Haldane, Wright) et expérimentale (Dobzhansky, Timoffeef-Ressovsky,

Teissier, L'Héritier), systématique animale (Mayr) et végétale (Stebbins), paléontologie (Simpson, Newell), embryologie (Schmalhausen, Waddington), écologie (Lack), évolution humaine (Rensch). La liste précise ne pourra jamais être établie avec précision, car il s'agit d'une reconstruction rétrospective. Ce n'est qu'après 1950, une fois le paradigme établi, que les évolutionnistes se sont réclamés ouvertement de la nouvelle école. Nous ne détaillerons pas davantage cet épisode si important dans l'histoire de la biologie de l'évolution (pour une rétrospective, voir Mayr et Provine [39] ; pour une histoire sociale, voir Smocovitis [50]). L'unique point que nous voudrions souligner ici est celui-ci : venue après les travaux biométriques et géométriques qui ont pleinement établi la plausibilité de l'hypothèse de sélection naturelle (biométrie, génétique des populations), la Synthèse moderne représente une phase de l'histoire du darwinisme dans laquelle les évolutionnistes ont porté leur attention sur le second volet du cadre théorique mis en place par Darwin, c'est-à-dire la capacité explicative de l'hypothèse de sélection naturelle. On ne peut certes pas réduire l'ensemble de la Synthèse moderne à cela ; le consensus de ses fondateurs quant à la nécessité de rendre toutes les approches de l'évolution compatibles avec la génétique, et quant à l'importance du niveau microévolutif pour la compréhension des processus fondamentaux, est tout aussi important. Toutefois ces trois options théoriques s'accordaient remarquablement bien. C'est pourquoi la Synthèse moderne a été vue par tous ces protagonistes comme une réhabilitation spectaculaire de la conception darwinienne de l'évolution, dont Ernst Mayr a parfaitement résumé l'esprit : « *The term “evolutionary synthesis” was introduced by Julian Huxley... to designate the general acceptance of two conclusions: gradual evolution can be explained in terms of small genetic changes (“mutations”) and recombination, and the ordering of this genetic variation by natural selection; and the observed phenomena, particularly macroevolutionary processes and speciation, can be explained in a manner that is consistent with the known genetic mechanisms* » ([38], p. 1).

4.2.2. Critiques microévolutionnistes de la sélection naturelle darwinienne

Nous voudrions maintenant nous concentrer sur les défis que la théorie darwinienne de la sélection a rencontrés après la période d'euphorie synthétiste, dont l'acmé se situe dans les années 1950 à 1970 environ. Ces défis ont concerné les deux niveaux du cadre théorique mis en place par Darwin, niveaux, que par commodité, nous nommerons microévolution et macroévolution.

Au niveau de la microévolution, il faut d'abord souligner ce que la science moderne *ne met plus en question* et qui constitue, sans doute d'un point de vue rétrospectif, le plus solide apport de Darwin. Depuis la Synthèse moderne, nul ne semble plus contester que la sélection naturelle soit l'unique explication recevable de la genèse des adaptations. Cela est un lieu commun des manuels et traités, dans lesquels les étudiants apprennent aujourd'hui l'évolution [voir par exemple, Ridley [45], pp. 338–368]. Ce constat peut paraître banal. Il ne l'est pas d'un point de vue historique. Il a fallu plus d'un siècle pour que cette thèse si importante de Darwin, et sans aucun doute la plus centrale de *L'origine des espèces*¹. Cela dit, le principe de sélection naturelle a rencontré trois difficultés majeures au niveau microévolutif au cours des 50 dernières années.

Le premier défi s'est présenté à l'échelle moléculaire. Dès les années 1960, des taux de polymorphisme au niveau des protéines, puis de l'ADN, beaucoup plus importants que tout ce qu'on avait anticipé au cours du xx^e siècle, ont été découverts [25]. Le phénomène s'est vite révélé très général [42]. De tels taux étaient inexplicables à partir des hypothèses traditionnelles fondées sur la sélection (en particulier polymorphisme transitoire et avantage à l'hétérozygote), car le coût génétique était trop élevé. C'est pour résoudre cette difficulté que Kimura a proposé d'expliquer la plus grande partie du polymorphisme moléculaire, en supposant qu'il était neutre du point de vue de l'explication et dû au seul effet cumulé des mutations et de la dérive génétique aléatoire [29]. Il fut bientôt suivi par d'autres généticiens des populations qui n'hésitèrent pas à qualifier comme « évolution non darwinienne » la théorie de la fixation aléatoire de mutations sélectivement neutres [31]. Kimura, pour sa part, s'en est tenu à la formule plus prudente et plus précise d'« hypothèse d'évolution moléculaire fondée sur les mutations neutres et la dérive aléatoire » [29]. Cette hypothèse a soulevé l'une des querelles les plus vives dans la génétique des populations de la seconde moitié du xx^e siècle. Elle mettait en effet en question l'idée que la sélection naturelle contrôle l'évolution des organismes à tous les niveaux. On trouve dans le beau livre de Lewontin, *The Genetic Basis of Evolutionary Change*, l'expression la plus spectaculaire de cette controverse [35]. Lewontin y adoptait

un parti ouvertement pansélectionniste. Toutefois, vers 1990, la théorie neutraliste l'a emporté ; elle est devenue une pièce importante de la génétique des populations et a éclairé d'un jour nouveau l'évolution génétique des populations naturelles, notamment humaines. La théorie neutraliste ne dit pas que l'évolution est neutre. Elle dit seulement qu'elle ne contrôle pas tout au niveau moléculaire, en particulier au niveau de l'ADN. À un moment donné, elle ne contrôle en fait que la fraction limitée des mutations qui affectent la valeur sélective du phénotype, autrement que de manière minimale. Kimura, qui pensait comme Fisher que la majeure partie des caractères phénotypiques constituait la cible de la sélection naturelle, a clairement récusé l'idée fishérienne selon laquelle la sélection naturelle agit efficacement sur d'immenses temps géologiques par le moyen de très petits avantages. Dans la vision de Kimura, la plus grande partie du polymorphisme au niveau moléculaire n'est pas strictement neutre mais *approximativement* neutre ; cela signifie que ce ne sont pas des pressions de sélection très faibles (de l'ordre de 10^{-6}) qui peuvent rendre compte de l'évolution adaptative. Dans la vision de Kimura, les changements phénotypiques sont en général causés par des changements majeurs et simultanés à de nombreux locus, sans qu'il y ait pour autant de substitutions géniques. Il y a certes couplage entre évolution moléculaire et évolution génétique, mais les changements moléculaires qui sous-tendent l'évolution phénotypique ne sont pas en règle générale des phénomènes de substitution de gènes particuliers. D'où cette formule forte, mais troublante, qui vient dans la conclusion de son livre testament de 1983 : « Je souligne que les lois qui gouvernent l'évolution moléculaire sont clairement distinctes de celles qui gouvernent l'évolution phénotypique » ([30], p. 326). La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire, on le voit, n'est pas venue menacer la capacité du principe de sélection naturelle à expliquer les adaptations. Elle a attiré l'attention sur l'importance des traits inadaptatifs au niveau moléculaire et donc sur le fait que l'évolution à ce niveau ne relève pas de la sélection naturelle.

Les controverses sur la sélection de groupe relèvent d'un tout autre genre de critique. Elles ont aussi leur origine dans les années 1960 et ont pris une importance croissante, à mesure que l'évolution de la socialité est devenue un objet de recherche de plus en plus important. La controverse remonte en fait aux toutes premières heures du darwinisme. L'une des dissensions entre Darwin et Wallace a en effet porté sur la question de savoir s'il était plausible de postuler un mode de sélection efficace au niveau des groupes. Wallace soutenait ce point de vue. Darwin a toujours nié la capacité d'un tel processus

¹ Dans la conclusion de *L'origine des espèces*, Darwin écrit : « *I can see no limit to this power, in slowly and beautifully adapting each form to the most complex relations of life. The theory of natural selection, even we looked no further than this, seems to me to be in itself probable.* » ([3], p. 469).

à engendrer des adaptations, sauf dans le cas particulier des comportements moraux et altruistes des humains [5]. Plus tard, lorsque la génétique des populations s'est développée, les premiers théoriciens ont explicitement rejeté la sélection de groupe ou l'ont ignorée. Fisher rejetait la sélection de groupe en tant que processus efficace de modification, car il pensait qu'un tel processus, en comparaison de la sélection individuelle, était beaucoup moins rapide que celle-ci. Quant à Sewall Wright, il a bien mis en avant, dès 1931, un processus de sélection interdémique, mais l'idée est différente de celle de sélection de groupe. L'idée à la base de la sélection interdémique est que des génotypes avantageux qui sont fixés, sélection naturelle ordinaire dans des populations partiellement isolées, se diffusent dans des populations adjacentes à la faveur de migrations. C'est là une notion différente de celle de sélection de groupe qui postule que des traits peuvent être sélectionnés parce qu'ils bénéficient au groupe plutôt qu'à l'organisme individuel en tant que tel. Wright fut néanmoins le premier à proposer un modèle de sélection de groupe d'un caractère individuellement mais socialement avantageux, dans un texte peu connu de 1945, qui se trouvait être un compte rendu du livre de Simpson, *Tempo and mode in evolution* [60], détail qui peut avoir sa saveur dans un volume de *Palevol*. Ce texte, qui distinguait clairement la sélection de groupe de la sélection interdémique, fut le point de départ de la théorie moderne de la sélection de groupe. Celle-ci ne s'est guère développée qu'après 1960 [51], d'abord sur un mode qualitatif, puis sur un mode quantitatif dans les années 1970 (pour une vision d'ensemble, voir Sober et Wilson [51,58]). C'est principalement dans le contexte de travaux sur l'altruisme évolutionniste que la sélection de groupe a été discutée. En évolution, les traits altruistes sont ceux qui sont désavantageux pour la *fitness* individuelle, mais avantageux pour le groupe. Cette théorie a virtuellement une très large application, car elle s'applique potentiellement à tout phénomène coopératif, depuis l'association de cellules au sein d'organismes pluricellulaires, jusqu'aux comportements altruistes des espèces sociales. La sélection de groupe requiert des modèles très différents de ceux qui traitent de la sélection individuelle ; ces modèles reposent sur des phénomènes récurrents d'isolement partiel et de fusion de groupes. Les groupes qui contiennent des altruistes croissent plus vite que ceux qui n'ont pas d'altruistes. Mais les altruistes tendent à disparaître à l'intérieur d'un groupe, du fait de leur *fitness* moindre. Il semble que la seule façon dont la sélection de groupe puisse produire un changement évolutif passe par l'extinction de groupes composés d'égoïstes et la submersion de groupes altruistes.

La sélection de groupe a engendré d'intenses controverses parmi les généticiens des populations. Cette notion a été en rivalité avec divers modèles de sélection génique, susceptibles de rendre compte aussi de l'émergence de propriétés coopératives, comme les modèles de sélection de parentèle [22,37]. La querelle demeure ouverte, mais il semble acquis que l'existence de la sélection de groupe soit un important processus impliqué dans quelques grands phénomènes biologiques, comme le maintien du sexe, et dans l'évolution de la virulence dans des microorganismes [51]. Cette querelle est un aspect particulier d'un débat plus général sur les niveaux de sélection, qui a son pendant en paléobiologie dans les hypothèses de sélection d'espèces ou même de taxons plus englobants [52], et en écologie dans la notion de sélection d'écosystème [10]. Ces notions ne rentrent pas dans le cadre de la microévolution, mais elles ressortissent à un vaste débat sur le contenu même de l'hypothèse que Darwin a placée au cœur de la théorie explicative de l'évolution. En un sens, les concepts de sélection au-dessus du niveau individuel sont non darwiniens, car Darwin les a exclus, et parce qu'ils ont été ignorés ou récusés par la majorité des biologistes darwiniens, dans les 100 années qui ont suivi la parution de *L'origine des espèces*. En un autre sens, ils font partie du legs darwinien en ce sens que la sélection au-dessus du niveau de l'individu a d'emblée été une possibilité théorique pour les fondateurs de la théorie de la sélection naturelle, Darwin et Wallace, qui ne sont jamais parvenus à un accord sur ce point. Rétrospectivement, et à condition de se placer à une grande échelle historique, on peut dire que c'est un débat constitutif au sein du genre de science dont ils ont marqué les premiers pas [32]. La sélection de groupe est en réalité un autre modèle (ou, plus exactement, un ensemble de modèles) de la sélection naturelle que celui qui a été longtemps exploré dans la tradition darwinienne. Pour autant qu'elle soit empiriquement fondée, elle représente donc un élargissement plutôt qu'une réfutation du darwinisme historique.

La troisième contestation de l'héritage darwinien au niveau de la microévolution est la plus radicale. Elle est venue de théoriciens de la complexité. L'objection qui est alors faite à la sélection naturelle est que ce processus peut dramatiquement échouer à produire ce qu'il est censé faire, c'est-à-dire accroître la *fitness*. C'est ainsi que Kauffman a soutenu que la complexité impose de sérieuses limites au pouvoir de la sélection naturelle [27]. Selon cet auteur, les génomes des organismes, dans la mesure où leur expression dépend de nombreux circuits de régulation génétique, sont des systèmes présentant un haut degré de connectivité. Dans de tels systèmes, un certain nombre de propriétés résultent

de leur degré de complexité intrinsèque, quelles que soient les pressions sélectives qu'on leur applique. Ainsi, émergent des « propriétés génériques » qui ne peuvent être vues comme des résultats spécifiques de quelque processus sélectif que ce soit. Ces propriétés génériques s'expliquent non par la sélection naturelle, mais par des processus d'autoorganisation. Ces propriétés restreignent le spectre des solutions adaptatives accessibles. Dans certaines des situations (hautement) théoriques envisagées par Kauffman et d'autres spécialistes de biologie théorique, la complexité fait par elle-même obstacle à la capacité des systèmes organiques à évoluer sous l'effet de la sélection vers des degrés de *fitness* plus élevés, ou même à se maintenir à un certain niveau de *fitness*. Divers types de « catastrophes de complexité » peuvent résulter des contraintes organisationnelles propres aux systèmes. Ce genre de critique est impressionnant, car il met en question l'aspect le plus intuitif (et traditionnellement considéré comme quasi tautologique) de la sélection naturelle, c'est-à-dire son pouvoir d'accroître la *fitness*. Darwin ne disait-il pas : « pouvons-nous douter que les individus ayant un quelconque avantage sur les autres, si minime soit-il, aient de meilleures chances de survivre et de procréer selon leur type ? » ([27], pp. 80–81).

Ces défis adressés au darwinisme traditionnel au niveau de la microévolution ont induit des remaniements théoriques importants, mais nous ne croyons pas qu'ils menacent radicalement le cadre darwinien. Le premier (théorie neutraliste de l'évolution moléculaire) et le troisième (complexité) ont quelque chose en commun : ils relativisent l'idée, imputée à Wallace et à Kauffman (cf. *supra*), de la toute-suffisance théorique du principe de sélection naturelle. Dans les deux cas, l'action de la sélection naturelle apparaît comme limitée par des contraintes formelles, la stochasticité et la complexité. Ces contraintes formelles sont épistémologiquement du même ordre que la dérive génétique aléatoire, dont le concept remonte aux années 1920 et a en définitive enrichi la tradition darwinienne, en rendant les théoriciens de l'évolution mieux conscients des scénarios d'« hypothèse nulle » sur arrière-fond desquels se déploient les effets de la sélection naturelle.

Le deuxième défi (sélection de groupe) est différent. En effet, les modèles de sélection naturelle multinationaux, pour autant qu'ils soient empiriquement fondés, accroissent le contenu théorique et le pouvoir explicatif de la sélection naturelle, plus qu'ils ne les restreignent. Cela rend évidemment le contenu de l'hypothèse de sélection moins intuitif et plus abstrait dans son noyau central, mais aussi plus complexe du point de vue de l'articulation des divers modèles particuliers, qui donne

sens à l'hypothèse fondamentale. C'est pourquoi les théoriciens modernes de la sélection ont reconstruit l'hypothèse sur une base différente de celle de Darwin. Lewontin a ainsi proposé un concept général de sélection qui s'applique *a priori* à toute population d'entités qui possèdent trois propriétés : variation, reproduction, hérédité [34]. Ainsi présentée, l'hypothèse de sélection naturelle se distingue en deux points importants de la présentation qu'en donnait Darwin, indéfiniment repris par ses successeurs jusqu'à une époque récente :

- l'hypothèse ne dépend plus d'un principe malthusien : le fait que l'effectif de la population soit stationnaire ou non n'a pas d'importance. Autrement dit, la capacité de la sélection naturelle à changer la composition d'une population ne dépend pas d'un obstacle général mis à la survie et à la reproduction des individus. La sélection naturelle est parfaitement concevable dans une population dont les ressources ne sont pas limitées ;
- l'hypothèse a une forme beaucoup plus générale : sa plausibilité ne dépend pas des classes concrètes d'entités (gènes, organismes, etc.) auxquelles elle s'applique et qui étaient si importantes pour Darwin. Elle est ainsi plus abstraite, ce qui contribue à accroître son caractère d'évidence *a priori*, la question importante étant de savoir à quelles entités elle s'applique effectivement dans la nature.

En résumé, la « simple hypothèse » de sélection naturelle est aujourd'hui moins intuitive qu'elle n'était du temps de Darwin ou même de la synthèse ; elle doit composer avec des contraintes formelles nouvelles ; elle peut être instanciée par de multiples modèles à divers niveaux d'explication évolutionniste ; mais elle demeure plus que jamais la seule explication recevable des adaptations.

4.2.3. Critiques macroévolutionnistes de la sélection naturelle darwinienne

Comme on vient de le voir, les critiques contemporaines de l'hypothèse darwinienne de sélection naturelle en tant que processus ne la menacent pas fondamentalement. Elles témoignent au contraire d'une meilleure compréhension de son contenu, de ses limites, de ses conditions d'application. C'est en fait au niveau des phénomènes macroévolutifs que le paradigme darwinien s'est trouvé le plus ébranlé. Souvenons-nous aussi que pour Darwin, le test crucial de « l'acceptabilité » de la sélection naturelle était son aptitude à valoir comme principe explicatif pour diverses classes indépendantes de faits : non seulement les adaptations, mais aussi,

les extinctions et la divergence des espèces, ainsi que d'autres phénomènes rappelés dans les encarts situés au bas de la Fig. 3. Le mode de raisonnement de Darwin est bien reflété dans des phrases comme celles-ci, assez fréquentes dans *L'origine des espèces*: « [...] *we shall see how Natural Selection almost inevitably causes much Extinction of the less improved forms of life, and induces what I have called Divergence of character* » ([3], p. 5). Par ce genre de déclaration, Darwin ne voulait pas dire que des phénomènes tels que les extinctions ou la divergence étaient un effet direct de la sélection naturelle, mais qu'on pouvait identifier des types de chaînes causales fortement structurées conduisant du processus de la sélection naturelle à telle ou telle classe de phénomènes (pour un exemple précis, voir comment Darwin déduit les extinctions à partir du principe de sélection naturelle ([3], pp. 109–111). Cette stratégie explicative a été reprise par les pionniers de la Synthèse moderne. Ernst Mayr appelait cela « l'extrapolation » de la microévolution à la macroévolution. Mais c'est sans doute Dobzhansky qui a donné la formulation la plus forte de ce principe heuristique : « *Experience seems to show... that there is no way toward an understanding of the mechanisms of macroevolutionary changes, which require time on a geological scale, other than through a full comprehension of the microevolutionary processes observable within the span of a human lifetime and often controlled by man's will* » ([8], p. 12). Si l'on ajoute, comme l'ont fait tous les synthétistes, que la sélection naturelle est le facteur dominant qui oriente le changement microévolutif, il s'ensuit qu'elle est aussi le principe-pivot de la théorie de la macroévolution. Or c'est justement ce que de nombreux évolutionnistes ont contesté depuis une quarantaine d'années. Voici quelques exemples.

L'exemple le plus spectaculaire est sans doute celui des extinctions. Selon Darwin, les extinctions d'espèces ne sont rien d'autre qu'un effet à grande échelle de processus cumulés de sélection naturelle dans les espèces : à mesure que la sélection naturelle transforme les espèces biologiques une à une, certaines espèces se révèlent plus efficaces que d'autres dans la compétition avec d'autres espèces. Les espèces qui évoluent moins vite sous l'effet de la sélection naturelle voient leurs effectifs décroître et deviennent rares, tandis que d'autres croissent en nombre et viennent occuper les « places de la nature » laissées vides par d'autres. Or comme l'a bien expliqué David Raup, cette explication des extinctions est insuffisante. Raup ne nie pas que beaucoup d'espèces disparaissent graduellement selon le mécanisme avancé par Darwin, mais il conteste que toutes les extinctions s'expliquent ainsi. En effet, l'explication darwinienne ne s'applique pas aux extinctions de masse

qui ne peuvent être expliquées seulement par des facteurs biotiques. Les extinctions de masse, dont Raup montre qu'elles représentent une fraction importante des extinctions, sont en général déclenchées par des perturbations physiques majeures qui elles-mêmes ont des conséquences écologiques complexes. Sans doute les phénomènes de compétition interspèces ont-ils leur place au sein de ces dernières, mêmes s'ils ne peuvent constituer toute l'explication. Dans les extinctions de masse, les espèces ne s'éteignent pas à raison de leur succès adaptatif relatif sur le théâtre écologique, mais d'abord et avant tout parce qu'elles se révèlent mal équipées pour faire face à des changements brutaux de leur environnement physique [44].

On voit que dans cet exemple, la sélection naturelle ne peut plus être invoquée comme un processus fondamental qui suffit (moyennant des hypothèses auxiliaires et des données) à rendre compte des extinctions dans leur ensemble. Elle demeure sans doute un agent local qui opère toujours, mais elle ne vaut plus comme clé de voûte de la théorie explicative des extinctions dans leur ensemble. En fait, pour Raup, l'explication des extinctions, et tout particulièrement des extinctions de masse, est épistémologiquement pluraliste. Ce qui nous intéresse ici dans cette position, c'est la position à la fois nuancée et ferme qu'il adopte sur la sélection naturelle. D'un côté il dit qu'il est « darwinien » au sens où il admet que la sélection naturelle est un phénomène extrêmement important, et que les connaissances contemporaines ne réfutent pas l'hypothèse de sélection naturelle : le processus est massivement présent dans tous les phénomènes évolutifs, et est la seule explication recevable des adaptations. Mais la sélection naturelle n'est ni une condition suffisante, ni une condition nécessaire des extinctions ainsi que des phénomènes de diversification qui les accompagnent souvent. Cette critique de l'explication darwinienne des extinctions est un exemple particulièrement clair d'infirmité du grand cadre théorique dans lequel Darwin situait la sélection naturelle. Dans un cas au moins, en effet (l'une des boîtes inférieures de la Fig. 3), l'hypothèse n'a pas la capacité explicative que lui reconnaissait Darwin.

Un autre exemple allant dans le même sens est celui de la divergence. Darwin en faisait aussi une conséquence directe du principe de sélection naturelle. D'une part, il expliquait le clivage des espèces (on dirait aujourd'hui la spéciation) selon un modèle écologique (voir chap. d'OS). D'autre part, il pensait qu'une fois que des espèces se sont clivées, la sélection naturelle suffit à expliquer la divergence indéfinie de leurs caractères. Ces deux sens du terme « divergence » ne sont d'ailleurs

pas toujours bien distingués. En toute rigueur, on ne devrait l'appliquer qu'au second aspect (la « divergence de caractères »). Mais ni Darwin, ni les synthétistes, ni les évolutionnistes contemporains n'ont toujours été parfaitement rigoureux sur ce point. Quoi qu'il en soit, la Synthèse moderne s'est démarquée de la première thèse, en niant l'importance de la spéciation écologique. Quant à la seconde (différenciation indéfinie des espèces après spéciation), les paléobiologistes contemporains ont défendu des hypothèses explicatives alternatives à celle de Darwin. Ils ont proposé d'expliquer la divergence à partir d'événements répétés de spéciation et d'extinction d'espèces, ou encore à partir d'une dérive aléatoire des événements de spéciation et d'extinction [19,20,52].

Les critiques que nous venons de mentionner ont leur origine dans la paléobiologie. D'autres critiques macroévolutionnistes ont émané d'autres disciplines évolutionnistes, comme la morphologie, ou surtout la biologie du développement et son expansion « évo-dévo ». Ce sont alors les contraintes architecturales et les contraintes de développement qui sont mobilisées pour contester que la sélection naturelle soit un principe théorique suffisant pour rendre intelligibles des phénomènes, tels que l'allure générale des phylogénies et de la classification, ainsi que les rapports entre développement et évolution. Ce sont ainsi de proche en proche quasiment toutes les cases inférieures de la Fig. 3 qui deviennent problématiques, à l'exception des adaptations. Stephen Jay Gould est sans doute l'évolutionniste qui a le plus systématiquement exploré les diverses manières d'ébranler la capacité explicative de la sélection naturelle telle que Darwin et, dans son sillage, les synthétistes, la voyaient [20].

La théorie de l'évolution se trouve donc aujourd'hui dans la situation suivante. D'un côté, l'empire de l'hypothèse de sélection naturelle au niveau microévolutif est plus imposant qu'il ne l'a jamais été. Non seulement on ne doute plus de l'existence et de l'efficacité causale du processus de sélection naturelle, mais l'hypothèse a eu une fécondité heuristique considérable, en suggérant de nouveaux problèmes et en acquérant une subtilité théorique qui eût été insoupçonnable au XIX^e siècle. D'un autre côté, ce que Darwin considérait comme le plus fort argument en faveur de la sélection naturelle, c'est-à-dire sa capacité à fournir un cadre explicatif unique pour l'ensemble des phénomènes constituant l'histoire de la vie, est ébranlé. Bien sûr la sélection naturelle est un processus ubiquiste qui a toutes chances de jouer un rôle à chaque fois que la modification des espèces est en jeu. Mais l'histoire de

la vie est sans doute davantage que la modification des espèces.

5. Conclusion : mort ou persistance du darwinisme ? Le cas exemplaire de Stephen Jay Gould

Nous pouvons maintenant revenir à la question que nous avons posée au début de cet article. Que signifient les références répétées et contradictoires des évolutionnistes contemporains à Darwin ? L'évolution de l'attitude du regretté Stephen Jay Gould (1941–2002) sur la question de savoir s'il était « darwinien » ou non, nous servira de pierre de touche. Deux textes serviront ici de repère. Le premier est l'article de 1980 « *Is a new and general theory of evolution emerging?* » [19]. Le second est le livre testament publié en 2002, *The Structure of Evolutionary Theory*, dont l'écriture a demandé pas moins de 11 ans (communication personnelle).

L'article de 1980 fut sans doute l'attaque la plus radicale de Gould contre le darwinisme. Gould y déclare sans ambages que la théorie synthétique est « morte » :

« I well remember how the synthetic theory beguiled me with its unifying power when I was a graduate student in the mid-1960's. Since then I have been watching it slowly unravel as a universal description of evolution. The molecular assault came first, followed quickly by renewed attention to unorthodox theories of speciation and by challenges at the level of macroevolution itself. I have been reluctant to admit it—since beguiling is forever—but if Mayr's characterization is accurate, then that theory, as a general proposition, is effectively dead, despite its persistence as textbook orthodoxy. » ([19], p. 120).

Bien que dans ce texte Gould nomme souvent « darwinisme » ce qu'il attaque, il doit être clair que c'est seulement la version qu'en a donnée la théorie synthétique qui est attaquée. Il n'en ira pas de même dans le livre de 2002, où c'est par rapport au darwinisme de Darwin que Gould se situera.

Cernons avec précision ce qui est « mort » pour le Gould de 2002. Gould cite une formule fameuse par laquelle Ernst Mayr avait défini la théorie synthétique :

« The proponents of the synthetic theory maintain that all evolution is due to the accumulation of small genetic changes, guided by natural selection, and that transpecific evolution is nothing but an extrapolation and magnification of the events that take place within populations and species. » ([19], p. 120).

C'est cette « proposition » que Gould estime « morte » en 1980. L'argumentation de l'article consiste à mettre en avant une « approche hiérarchique » de l'évolution à trois niveaux du processus évolutif : variation intrapopulationnelle, spéciation et patrons macroévolutifs. Gould soutient qu'à chacun de ces niveaux, la conception de l'évolution comme accumulation de petits changements génétiques guidée par la sélection naturelle a été réfutée. Au niveau de la génétique des populations, Gould invoque la neutralité de la majorité des changements génétiques, au niveau moléculaire ([19], pp. 121–122). Au niveau de la spéciation, il se réfère à divers modèles de spéciation (en particulier au modèle parapatrique de White) qui, selon lui, montrent que l'isolement reproductif n'est pas un produit secondaire de l'adaptation, mais un changement rapide et stochastique ([19], pp. 122–125). Cela le conduit à dire que la spéciation, loin d'être un produit dérivé de processus sélectifs, est en fait une source de variation stochastique qui offre prise à une sélection de niveau plus élevé que la sélection darwinienne intraspécifique ([19], p. 124). Enfin, au niveau de la macroévolution, Gould parle principalement des équilibres ponctués et défend l'idée que les tendances évolutives ne sont pas une simple extrapolation de l'évolution intraspécifique, mais résultent de taux différentiels de spéciation et d'extinction parmi les espèces ([19], pp. 125–128).

L'article de 1980 conclut logiquement que la vision « darwinienne » ou synthétiste de l'évolution est désormais désuète et que cette théorie est en passe d'être remplacée par une théorie où la sélection naturelle de petites variations individuelles hérissables n'est qu'un processus parmi d'autres et certainement pas un principe unificateur pour le processus évolutif comme en tout.

C'est une attitude bien différente à l'égard du « darwinisme » qu'on observe dans l'ouvrage de 2002. Dans le chapitre introductif (89 pages !), Gould compare la structure du nouveau cadre théorique exposé dans le reste de son livre avec le cadre théorique classique, qu'il définit cette fois en référence à Darwin plutôt qu'à la théorie synthétique. Il soutient que ce nouveau cadre théorique n'est ni une « extension » de la théorie darwinienne, ni une « destruction » ou une « remplacement » de celle-ci. Par « extension », l'auteur entend que des principes identiques auraient été appliqués à un spectre de phénomènes plus large. Quant au « remplacement », il signifierait que des principes différents auraient été mis au cœur de la théorie de l'évolution. À ces deux termes, Gould préfère le terme curieux d'« expansion », signifiant que les mêmes principes demeurent centraux, mais ont été « reformulés » en un sens tel, que l'apparence de

l'édifice entier est totalement différent. Une comparaison insistante avec l'architecture illustre ce point : la cathédrale de Milan repose toujours sur les mêmes fondations, mais celles-ci ont été aménagées et recouvertes au XIX^e siècle, de telle sorte que l'apparence du monument a totalement changé ([20], p. 3).

Le terme et le concept d'expansion sont inorthodoxes en philosophie des sciences. Ce qui importe en fait à Gould, c'est de pointer les postulats du « cadre darwinien » classique qu'il récuse. Le darwinisme classique (entendons celui de Darwin) s'appuyait selon Darwin sur trois postulats relatifs à l'usage du principe de sélection naturelle :

- *agency* (on pourrait traduire *modus operandi* de la sélection naturelle) : la sélection naturelle opère entièrement (ou presque) au niveau des organismes individuels ;
- *efficacy* (efficacité) : la sélection naturelle est le mécanisme responsable de l'émergence de nouveauté et donc le facteur qui façonne le changement évolutif ;
- *scope* (portée) : l'extrapolation de petits changements incrémentaux suffit à expliquer la totalité de l'histoire de la vie ([20], pp. 14–15).

Or, comme on peut s'en douter, Gould n'accepte aucun de ces trois postulats : la sélection n'opère pas seulement au niveau des organismes (il y a place pour une sélection au niveau des groupes, des espèces et des clades) ; la sélection n'est pas le seul mécanisme responsable du changement évolutif (les contraintes morphologiques, développementales et historiques ont aussi leur rôle, en tant qu'elles canalisent le changement dans des voies limitées) ; enfin la macroévolution est davantage qu'une extrapolation des changements intraspécifiques (outre les facteurs qu'on vient d'indiquer, il y a place pour des principes paléoécologiques).

On reconnaît là de grands thèmes qui ont traversé toute l'œuvre de Gould. Dans ces conditions, que veut dire précisément « expansion » des principes darwiniens, d'un point de vue méthodologique ? Nous avons repéré dans le texte deux sens opératoires raisonnablement clairs (dans une argumentation qu'on peut trouver quelque peu profuse) :

- généralisation de principes darwiniens (ou plus largement synthétistes) : sélection multiniveaux et dérive aléatoire multiniveaux. La conviction de Gould est qu'au cours des trois dernières décennies, la paléobiologie a appliqué les schèmes darwiniens (sélection, compétition et plus généralement approches populationnelles) à des entités qui n'étaient pas considérées par Darwin ([20], p. 6) ;

- addition de principes nouveaux, empruntés à des domaines de recherche que la tradition darwinienne et surtout synthétiste a négligés : contraintes mises en évidence par la morphologie, la biologie du développement et la paléontologie.

Comme Gould, et comme nous avons amplement essayé de le montrer dans cette communication, quoiqu'avec un argumentaire différent, nous pensons que la persistance du darwinisme dans la théorie de l'évolution n'est pas seulement une affaire de généalogie. Le fil qui relie Darwin aux générations successives de darwiniens n'est pas seulement une sorte d'air de famille qui se serait transmis en quelque sorte passivement, pour des raisons identitaires. Dans cette vision historique, une discipline scientifique mal assise dans ses fondements, et loin d'avoir le prestige et la précision des grandes théories physiques, se serait référée avec insistance à une figure tutélaire pour se développer. En réalité, entre le Darwin de 1859, il existe une relation formelle forte. Gould parle d'« isomorphisme » des théories, terme qui est sans doute trop fort et opératoirement trop précis. Après tout, en mathématiques, un isomorphisme signifie identité de structure. Un isomorphisme, sauf à ne vouloir rien dire, ne peut être partiel. La thèse que nous avons ici défendue est que Darwin a mis en place un cadre heuristique qui a contraint la structure de la *recherche* évolutionniste. Qu'il s'agisse de la « descendance avec modification » (l'aspect *pattern* de Darwin en jargon moderne) ou de la théorie de la sélection naturelle (l'aspect *process*), Darwin a mis en place un cadre général qui a en quelque sorte défini les niveaux d'analyse et de grandes options pour chacun d'eux. Pour chaque niveau, nous pouvons rétrospectivement dire qu'il a proposé des *modèles* particuliers qui ont fait place à d'autres modèles, tantôt plus englobants, tantôt différents. La partie du cadre théorique darwinien qui a sans doute le plus souffert au cours des dernières décennies est celle qui assignait à un principe théorique unique une responsabilité explicative pour l'ensemble des phénomènes constituant l'histoire de la vie. Il n'existe sans doute pas aujourd'hui de théorie alternative ayant la même ambition. Les évolutionnistes sont devenus plus pragmatiques, davantage pluralistes et aussi plus contingentistes, c'est-à-dire plus attentifs à la complexité changeante des circonstances qui ont façonné l'histoire de la vie.

Références

[1] G. Canguilhem, L'objet de l'histoire des sciences, in: G. Canguilhem (Ed.), *Études d'histoire et de philosophie des sciences*, Vrin, Paris, 1968, pp. 9–23.

- [2] Y. Conry, L'introduction du darwinisme en France au XIX^e siècle, Vrin, Paris, 1974, 480 p.
- [3] C. Darwin, *On the origin of species*, John Murray, London, 1859, 490 p.
- [4] C. Darwin, *The variation of animals and plants under domestication*, 2, John Murray, London, 1868, pp. 412–486.
- [5] C. Darwin, *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2, Murray, London, 1871, pp. 45–476.
- [6] C. Darwin, *On the origin of species*, sixth ed., John Murray, London, 1872, p. 458.
- [7] C. Darwin, A.R. Wallace, *On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection* (read on Jul. 1, 1858), *Journal of the Proceedings of the Linnean Society (Zoology)* 3 (1859) 45–62.
- [8] T. Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, Columbia University Press, New York, 1937, 364 p.
- [9] W.F. Doolittle, E. Bapteste, Pattern pluralism and the tree of life hypothesis, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (2007) 2043–2049.
- [10] M.J. Dunbar, The evolution of stability in marine environments. Natural selection at the level of the ecosystem, *American Naturalist* 94 (1960) 129–136.
- [11] N.G. Eldredge, S.J. Gould, Punctuated equilibria. An alternative to phyletic gradualism, in: T.J.M. Schopf (Ed.), *Models in Paleobiology*, Freeman, San Francisco, 1972, pp. 82–115.
- [12] A. Gaudry, *Animaux fossiles et géologie de l'Attique d'après les recherches faites en 1855–56 et 1860 sous les auspices de l'Académie des sciences*, Savy, Paris, 1862–67, 2 vols, pp. 474–477.
- [13] J. Gayon, Critics and criticisms of the modern synthesis: the viewpoint of a philosopher, *Evolutionary Biology* 24 (1990) 1–49.
- [14] J. Gayon, Neo-Darwinism, in: G. Wolters, J.G. Lennox, P. McLaughlin (Eds.), *Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences*, Konstanz & University of Pittsburgh Press, Konstanz & Pittsburgh, 1995, pp. 1–25.
- [15] J. Gayon, The paramount power of selection: From Darwin to Kauffman, in: M.L. Dalla Chiara, K. Doets, D. Mundici, J. van Benthem (Eds.), *Structures and Norms in Science, Volume Two of the Tenth International Congress of Logic, Methodology and Philosophy of Science*, Kluwer, Dordrecht, 1997, pp. 265–282.
- [16] J. Gayon, *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural selection*, Cambridge University Press, Cambridge, 1998, p. 16.
- [17] J. Gayon, From Darwin to today in evolutionary biology, in: J.J. Hodge, G. Radick (Eds.), *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge University Press, Cambridge, 2003, pp. 240–264.
- [18] J. Gayon, Les reconstructions phylogénétiques dans les *Annales de Paléontologie* (1906–1950). Comparaison avec d'autres revues françaises, *Annales de Paléontologie* 92 (2006) 223–234.
- [19] S.J. Gould, Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6 (1980) 119–130.
- [20] S.J. Gould, *The structure of evolutionary theory*, Harvard University Press, Cambridge (MA), 2002, p. 1433.
- [21] E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge des organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, 2, Georg Reimer, Berlin, 1866, pp. 462–574.
- [22] W.D. Hamilton, The evolution of altruistic behavior, *American Naturalist* 97 (1963) 354–356.
- [23] J.F.W. Herschel, A preliminary discourse on the study of natural philosophy, The University of Chicago Press, Chicago, 1987, 372 p., originally published 1830.

- [24] L.T. Hogben, Genetic principles in medicine and social science, Williams & Norgate, London, 1931, p. 230p.
- [25] J.L. Hubby, R. Lewontin, A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*, Genetics 68 (1966) 235–252.
- [26] J. Huxley, Evolution: The Modern Synthesis (1^{re} éd. 1942), George Allen & Unwin, London, 1973 (lxxvii, [13]-705).
- [27] S. Kauffman, Origins of order: self-organization and selection, Oxford University Press, New York and Oxford, 1993 (Chapter XVIII, 709 p.).
- [28] V.C. Kavaloski, The *vera causa* principle: a historicophilosophical study of a metatheoretical concept from Newton through Darwin, University of Chicago, Chicago, 1974 (Chapter V, 245 p.).
- [29] M. Kimura, Evolutionary rate at the molecular level, Nature 217 (1968) 624–626.
- [30] M. Kimura, The neutral theory of molecular evolution, Cambridge University Press, Cambridge (UK), 1983 (Chapter XVIII, 686 p.).
- [31] J.L. King, T.H. Jukes, Non-Darwinian evolution: Random fixation of selectively neutral mutations, Science 164 (1969) 788–798.
- [32] M.J. Kottler, Charles Darwin and Alfred Russel Wallace: two decades of debate of natural selection, in: D. Kohn (Ed.), The Darwinian Heritage, Princeton University Press, Princeton, 1985, pp. 367–432.
- [33] T. Lewens, Darwin, Routledge, London & New York, 2007 (Chapter XIII, 289 p.).
- [34] R. Lewontin, The Units of Selection, Annual Review of Systematics of Ecology and Systematics 1 (1970) 1–18.
- [35] R. Lewontin, The Genetic Basis of Evolutionary Change, Columbia University Press, New York, 1974 (Chapter XIII, 346 p.).
- [36] L. Margulis, D. Sagan, Acquiring Genomes. A Theory of the Origins of Species, Basic Books, New York, 2002 (Chapter XVI, 240 p.).
- [37] J. Maynard Smith, Group selection and kin selection, Nature 201 (1964) 1145–1146.
- [38] E. Mayr, W.B. Provine, Prologue: some thoughts on the history of the evolutionary synthesis, in: E. Mayr, W.B. Provine (Eds.), The Evolutionary Synthesis, Harvard University Press, Cambridge (MA), 1980.
- [39] E. Mayr, W.B. Provine (Eds.), The Evolutionary Synthesis, Harvard University Press, Cambridge (MA), 1980.
- [40] J.O. McInerney, J.A. Cotton, D. Pisani, The prokaryotic tree of life: past, present. . . and future, Trends in Ecology and Evolution 3 (2008) 276–281.
- [41] J.R. Moore, The Post-Darwinian Controversies. A Study of the Protestant Struggle to Come to Terms with Darwin in Great Britain and America 1870–1900, Cambridge University Press, Cambridge, 1979 (Chapter xii, 514 p.).
- [42] G. Pasteur, Génétique biochimique et populations ou pourquoi sommes-nous multipolymorphes ? Mémoires de la Société Zoologique de France 37 (1972) 473–533.
- [43] W.B. Provine, The Origin of Theoretical Population Genetics, Chicago University Press, Chicago, 1971 (Chapter VIII), 201 p.
- [44] D. Raup, De l'extinction des espèces, Gallimard, Paris, 1993, 235 p.
- [45] M. Ridley, Evolution, Blackwell, Cambridge (MA) & Oxford (UK), 1996 (Chapter xxi, 719 p.).
- [46] G.J. Romanes, Mr. Wallace on Darwinism, Contemporary Review 56 (1889) 244–258.
- [47] G.J. Romanes, Darwin and after Darwin: An exposition of the Darwinian theory and a discussion of post-Darwinian questions, London, 1892–1897, 3 vols.
- [48] G.J. Romanes, An Examination of Weismannism, Longmans, London, 1893 (Chapter ix, 221 p.).
- [49] M. Ruse, Darwin's debt to philosophy: an examination of the influence of the philosophical ideas of John F.W. Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin's theory of evolution, Studies in history and philosophy of science 6 (1975) 159–181.
- [50] B.V. Smocovitis, Unifying biology. The evolutionary synthesis and evolutionary biology, Princeton University Press, Princeton, 1996 (Chapter XIX, 230 p.).
- [51] E. Sober, D.S. Wilson, Unto Others: the Evolution and Psychology of Unselfish Behavior, Harvard University Press, Cambridge (MA), 1998, 394 p.
- [52] S.M. Stanley, Macroevolution, The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 1979 (Chapter XI, 332 p.).
- [53] P. Tassy, L'arbre à remonter le temps, Christian Bourgeois éditeur, Paris, 1991, 387 p.
- [54] P. Tort, Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution, 3, Presses Universitaires de France, Paris, 1996 (Chapter XIV), 4862 p.
- [55] L. Vialleton, L'Origine des êtres vivants. L'illusion transformiste, Librairie Plon, Paris, 1929 (Chapter VI, 395 p.).
- [56] A. Weismann, The all-sufficiency of natural selection. A reply to Herbert Spencer, Contemporary Review 64 (1893) 309–338 [596–610].
- [57] W. Whewell, The philosophy of the inductive sciences, founded upon their history, Parker, London, 1840, p. 2.
- [58] D.S. Wilson, The group selection controversy: history and current status, Annual Review of Ecology and Systematics 14 (1983) 159–187.
- [59] C. Woese, Bacterial evolution, Microbiology and Molecular Biology Reviews 51 (1987) 221–271.
- [60] S. Wright, Tempo and Mode in evolution. A critical review, Ecology 26 (1945) 415–419.