

Grimoult, Cédric

Les grandes étapes dans l'histoire de l'évolutionnisme

Organon 37 40, 127-148

2008

Artykuł umieszczony jest w kolekcji cyfrowej Bazhum, gromadzącej zawartość polskich czasopism humanistycznych i społecznych tworzonej przez Muzeum Historii Polski w ramach prac podejmowanych na rzecz zapewnienia otwartego, powszechnego i trwałego dostępu do polskiego dorobku naukowego i kulturalnego.

Artykuł został zdigitalizowany i opracowany do udostępnienia w internecie ze środków specjalnych MNiSW dzięki Wydziałowi Historycznemu Uniwersytetu Warszawskiego.

Tekst jest udostępniony do wykorzystania w ramach dozwolonego użytku.



Cédric Grimoult (Monteuil, France)

LES GRANDES ETAPES DANS L'HISTOIRE DE L'EVOLUTIONNISME

Introduction

L'année 2009 correspond à un double bicentenaire: celui de la première théorie de l'évolution biologique avec la publication de *Philosophie zoologique* de Lamarck et celui de la naissance de Darwin. Cette date correspond aussi au cent-cinquantième anniversaire de la publication de *L'Origine des espèces*, le livre le plus célèbre dans l'histoire de l'évolutionnisme. 1809 et 1859 marquent ainsi la dynamique des sciences d'une empreinte indélébile et constituent même des étapes essentielles dans les mutations de la culture contemporaine. L'historien d'aujourd'hui sait cependant qu'il ne doit pas comprendre ces dates comme des seuils nets et rigides pour l'histoire de l'évolutionnisme. Les spécialistes ont en effet établi depuis longtemps que la conception de Lamarck était achevée dès les premières années du XIX^e siècle, entre son discours du 11 mai 1800 qui rend publique son adhésion au transformisme et la publication, en 1802, de ses *Recherches sur l'organisation des corps vivants*. De même, si *L'Origine des espèces* provoque effectivement l'adhésion d'une majorité de savants à la théorie de l'évolution, cette conversion massive prit plusieurs années, voire même une à deux décennies¹. De plus, l'essentiel de la théorie était prêt depuis longtemps, en particulier depuis *l'Esquisse* de 1844, que Darwin ne voulut pas publier par peur du scandale. Surtout, bien peu de naturalistes de sa génération adoptèrent la sélection naturelle comme explication majeure des changements biologiques. Il fallut en fait attendre près d'un siècle, jusqu'à la formulation de la Synthèse moderne entre 1937 et 1948, pour que la sélection soit reconnue par la communauté scientifique comme étant située au cœur des mécanismes évolutifs.

Nous examinons dans cet article la signification historique des publications qui ont eu lieu en 1809 et 1859, ainsi que quelques autres, en commençant par justifier l'épistémologie évolutionniste. En effet, il n'existe pas de consensus parmi les historiens au sujet de la légitimité d'une histoire des théories de l'évolution, alors que ses enseignements nous apparaissent particulièrement importants. L'examen des arguments apportés dans le débat permettra d'affiner notre présentation de la dynamique des idées scientifiques.

¹ Pour plus de détails, consulter C. Grimoult, *L'évolution biologique en France. Une révolution scientifique, politique et culturelle*, Droz, Genève 2001.

Evolution et structuralisme

La dimension cumulative du progrès des sciences a d'abord encouragé une conception téléologique de leur histoire. Elle offre en effet une image de progrès selon laquelle chaque génération peut développer des connaissances plus nombreuses et plus précises que celles de ses prédécesseurs. Comme le dit Bernard de Chartres au XII^e siècle:

*Nous sommes comme des nains sur des épaules de géants. Nous voyons mieux et plus loin qu'eux, non que notre vue soit plus perçante ou notre taille plus élevée, mais parce que nous sommes portés et soulevés par leur stature gigantesque.*¹

Certes, l'histoire des sciences ne constitue pas seulement une accumulation, mais aussi une rectification de nombreuses erreurs et un renouvellement des questions posées à la nature². Les théories doivent parfois être abandonnées au profit de constructions intellectuelles souvent assez différentes de celles qui les précèdent. Depuis le début du XX^e siècle, l'épistémologie de Gaston Bachelard et l'école structuraliste portent une attention spéciale à la cohérence des idées soutenues à une époque donnée, ce qui les conduit à présenter le cheminement de la science comme une série discontinue de conceptions paradigmatiques. Georges Canguilhem écrit ainsi:

*A vouloir obtenir des filiations sans rupture, on confondrait toutes les valeurs, les rêves et les programmes, les pressentiments et les anticipations; on trouverait partout des précurseurs pour tout*³.

Le mot même de *rupture* révèle l'intérêt primordial accordé par cet auteur à la logique des problèmes propres à chaque scientifique. A la limite, comme chaque chercheur se penche sur des questions particulières, il ne serait pas relié aux scientifiques qui le précèdent.

Canguilhem dénonce ainsi très fortement ce qu'il nomme le *virus du précurseur*, c'est-à-dire la démarche historique qui vise à rechercher des ancêtres aux idées modernes dans des périodes éloignées:

*Sous ce rapport, cette histoire est plutôt celle d'un mythe que d'une théorie scientifique. Rien de moins scientifique et de moins instructif que le rapprochement, pêle-mêle, des noms d'Empédocle et de Lucrèce, de de Maillet et de Robinet, à côté de ceux de Maupertuis, de Buffon, d'Erasmus Darwin et d'Etienne Geoffroy Saint-Hilaire*⁴.

Cette assertion apparaît néanmoins ambiguë car si l'on considère que Maupertuis et, surtout, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire furent des évolu-

¹ J. de Salisbury, *Metalogicon* [1159], Clarendon Press, Oxford 1929, p. 23.

² Cf. C. Grimoult, *Histoire de l'histoire des sciences. Historiographie de l'évolutionnisme dans le monde francophone*, Droz, Genève 2001.

³ G. Canguilhem, *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences*, Vrin, Paris 1983, p. 184.

⁴ G. Canguilhem, *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences*, p. 100.

tionnistes authentiques, pourquoi l'auteur ne mentionne-t-il pas Lamarck, le premier concepteur d'une théorie transformiste qui se réfère d'ailleurs explicitement à Benoist de Maillet parmi d'autres auteurs qui l'ont précédé? Canguilhem rejette tout lien entre ces auteurs, réalisant ainsi un amalgame aussi excessif, mais dans le sens inverse, que celui qu'il reproche aux précédents historiens de la théorie de l'évolution.

Certes, le philosophe a raison d'écrire qu'*Avant de mettre bout à bout deux parcours sur un même chemin, il convient d'abord de s'assurer qu'il s'agit bien du même chemin*¹. Mais, à ce sujet, de nombreuses preuves peuvent être apportées pour justifier l'histoire de l'évolution, en tant que concept unificateur dans les sciences de la vie. Déjà, à l'époque du *miracle grec*, la question des origines et du devenir constituaient un thème central dans les écrits des premiers philosophes. Jean-Pierre Vernant présente ainsi le passage de la pensée mythique à la recherche rationnelle:

*Comprendre, c'était trouver le père et la mère, dresser l'arbre généalogique. Mais, chez les Ioniens, les éléments naturels, devenus abstraits, ne peuvent plus s'unir par mariage à la façon des hommes. La cosmologie, par là, ne modifie pas seulement son langage; elle change de contenu. Au lieu de raconter les naissances successives, elle définit les principes premiers, constitutifs de l'être*².

Aux origines, la physique s'avère indissociable de la cosmologie et la question des origines a fait sa réapparition à la Renaissance, après des siècles pendant lesquels l'Eglise a imposé le dogme vétérotestamentaire du créationnisme et du fixisme inspirés du livre de la *Genèse*. A partir de la fin du XVII^e siècle, les auteurs qui s'intéressent à nouveau à la question des origines en bravant la censure font ainsi référence aux écrits de l'Antiquité dont quelques traces leur sont parvenues. Ce n'est donc pas un hasard si Benoist de Maillet admet l'origine des humains à partir de la métamorphose d'espèces aquatiques, en des termes qui rappellent ceux d'Anaximandre³.

Ici, il faut faire intervenir non plus seulement la communauté d'intérêt pour une question que l'on pourrait qualifier d'éternelle et d'universelle dans les cultures humaines, mais aussi l'esprit critique à la base même de la démarche scientifique. Les spécialistes de la science grecque antique insistent beaucoup sur le fait que les Milésiens – Thalès, Anaximandre, Anaximène – et leurs successeurs se critiquent entre eux. Le combat public des idées, qui rappelle les joutes politiques dans la cité, se trouve à la base du progrès des connaissances, dans la mesure où chaque nouvelle génération ne repart pas de zéro, mais construit à partir des éléments établis et discutés par ses prédécesseurs⁴. Cela n'empêche aucunement de nouvelles approches et même

¹ G. Canguilhem, *Etudes d'histoire et de philosophie des sciences*, p. 21.

² J.-P. Vernant, *Mythe et pensée chez les Grecs. Etudes de psychologie historique* [1957], La Découverte, Paris 1996, p. 381.

³ Cf. G. E. R. Lloyd, *Une histoire de la science grecque* [1974], trad. J. Brunschwig, Seuil, Paris 1993, p. 33.

⁴ Cf. G. E. R. Lloyd, *Une histoire de la science grecque*, pp. 24–30.

d'ailleurs la révision parfois radicale des apports considérés jusqu'ici comme valables. Mais le chercheur se positionne par rapport à ses prédécesseurs, même lorsqu'il oriente le chemin de sa réflexion sur une voie différente. A moins de considérer la science comme une somme d'aventures individuelles et de nier ainsi l'accord des esprits qui fonde la communauté scientifique pour un consensus au moins partiel, l'historien doit reconnaître le bout de route que les chercheurs explorent en commun à une époque donnée, ainsi qu'entre deux moments consécutifs. L'histoire des sciences doit ainsi préférer les tournants aux ruptures.

La barque de Thésée constitue une image utile pour se représenter l'évolution des organismes biologiques¹ et elle fonctionne aussi pour l'histoire des théories scientifiques. Selon la légende des anciens Athéniens, le bateau du héros Thésée avait été conservé, mais il avait dû être restauré plusieurs fois en raison de l'usure du temps. Le navire est donc à la fois toujours celui de Thésée et un autre, de même que le vieillard n'est plus l'enfant qu'il était, tout en ayant gardé certains souvenirs et aussi des expressions de sa jeunesse. L'actuelle théorie de l'évolution constitue, elle aussi, une sorte de mosaïque articulée et cohérente, mais dont les différents éléments proviennent de périodes plus ou moins anciennes. Les changements en son sein ne se font pas par des créations entièrement nouvelles, mais par des ajouts, des substitutions et des recompositions, ponctuels ou plus drastiques, selon les époques. De même que l'individu change souvent davantage au moment de l'adolescence que pendant les vingt ans qui suivent, de même certains moments apparaissent plus propices à des modifications théoriques majeures. C'est justement ces temps forts qui nous intéressent dans cet article.

Le découvreur et ses prédécesseurs

Dans un article récent et clairement hostile au structuralisme², Jonathan Hodge s'attaque aussi à la conception évolutionniste de la science mais avec des arguments différents. Cet auteur a raison d'insister sur l'erreur qui consiste à considérer les œuvres scientifiques par rapport à celles qui les suivent. En effet, la commémoration qui entend, à chaque date anniversaire, montrer l'actualité des idées des grands savants du passé, fait écran à leur pensée véritable et nuit finalement à l'histoire. Des termes ambigus tels que *lamarckisme* ou *darwinisme* trouvent ainsi leur origine dans des entreprises partielles et partiales de légitimation *a posteriori* au service de théories ultérieures. Ces commémorations s'expliquent en partie par une caractéristique originale que présente le *devoir de mémoire* dans la communauté scientifique. La reconnaissance et les honneurs font partie de l'éthique de la recherche, ce qui explique la compétition acharnée pour l'attribution de la découverte et les voies multiples d'accès progressif au panthéon des grands savants. Mais il ne faut pas en déduire que l'œuvre du savant serait indépendante de celles qui la précèdent.

¹ Cf. A. Danchin, *La barque de Delphes. Ce que révèle le texte des génomes*, Odile Jacob, Paris 1998.

² Cf. J. Hodge, *Against "Revolution" and "Evolution"* in: *Journal of the History of Biology* 38, 1/2005, pp. 101-121.

Parmi ses arguments Hodge considère que Lamarck, par exemple, ne s'inspire pas seulement de Buffon, mais aussi de Linné, lesquels s'inscrivent clairement dans des traditions de recherche différentes voire opposées. Buffon insiste beaucoup sur la cosmologie dans la logique inaugurée cent ans plus tôt par Descartes¹. Linné, quant à lui, observe la nature actuelle et cherche les clés de détermination d'une classification dont il dévoile le caractère hiérarchique. Ces deux approches apparaissent antithétiques, au moins aux yeux de Buffon qui s'inscrit en faux par rapport à Linné dont il critique le caractère artificiel de la classification. Dans la génération suivante cependant, les apports de Buffon et de Linné sont comparés, évalués, pesés, passés au crible des nouvelles découvertes et finalement recomposés au sein de nouveaux assemblages théoriques. Lamarck peut être à la fois l'héritier de Buffon et de Linné, sans être le continuateur de l'un ou de l'autre exclusivement. De même que chaque individu hérite de la moitié du patrimoine héréditaire de chacun de ses parents, il ne constitue pas la somme de ces parties, mais une nouvelle combinaison, à la fois nouvelle et porteuse d'éléments plus anciens. Concrètement, Lamarck adopte la définition de l'espèce posée par Linné, tout en élargissant le transformisme limité de Buffon, sans adopter la forte dimension historique du passé de la terre de ce dernier.

Un autre argument présenté contre la conception évolutionniste de l'histoire des sciences apparaît tout à fait pertinent, bien que ses conséquences soient plus limitées que ce que Hodge en déduit. Cet auteur a raison de signaler que les diagrammes dessinés par Lamarck et Darwin ne correspondent pas au même raisonnement:

C'est seulement en repoussant de son esprit tout ce qui est suggéré par le mot évolution et en regardant les assertions et les arguments vraiment différents de Lamarck et de Darwin que l'on peut apprécier le fait que leurs raisons d'invoquer des branchements étaient entièrement différentes et de manière très instructive, et pas seulement parce que les branchements de Lamarck ne représentaient pas d'ancêtre commun².

Les différences entre les théories de Lamarck et de Darwin sont en effet significatives et l'on aurait tort de considérer que leurs schémas, qui ne correspondent ni l'un ni l'autre à de véritables arbres généalogiques, tiennent un rôle équivalent dans leurs théories. Pourtant, il serait aussi inadéquat de ne pas observer que les deux diagrammes s'inscrivent dans une pensée transformiste.

Dans *L'Origine des espèces*, de nombreux historiens ont attiré notre attention sur le fait que l'unique diagramme du livre reste théorique et ne correspond pas à la diversification d'un groupe particulier. Mais Darwin précise que l'arbre du vivant qu'il est désormais possible de tenter de reconstituer *représente bien la classification de toutes les espèces éteintes et vivantes*

¹ Cf. C. Grimoult, *Mon père n'est pas un singe? Histoire du créationnisme*, Ellipses, Paris 2008.

² J. Hodge, *Against "Revolution" and "Evolution"*, p. 113.

en groupes subordonnés à d'autres groupes¹. De nombreux historiens anglo-saxons considèrent que la conception de Lamarck² serait quant à elle très différente, car elle ne reposerait pas sur l'idée d'ancêtres communs. Elle devrait plutôt être rapprochée de l'hétérogénisme d'Etienne Serres ou de Félix Pouchet. Cette théorie admet les transformations morphologiques mais le long de trajectoires parallèles, qui ne constituent nullement des branches d'un même tronc. Pour les hétérogénistes, la génération spontanée donnerait naissance à de nouvelles souches sans relation généalogique entre elles. Toutes les espèces suivraient alors des voies parallèles menant du simple au complexe. Mais les prototypes apparus précocement auraient parcouru plus de chemin et seraient donc plus évolués que ceux qui se seraient formés plus tardivement. Lamarck admet cependant l'idée d'une origine commune à de nombreuses espèces sur le modèle de la *dégénération* proposée à une échelle limitée par Buffon. Lamarck s'intéresse en effet à la *production* des corps organisés soit directe, par les générations spontanées, soit indirectes, c'est-à-dire par le biais de la reproduction. Il ne nomme pas sa théorie par le mot d'*évolution*, mais il indique clairement que l'échelle de complexité dans laquelle il range les animaux représente *le véritable fil qui lie toutes les productions de la nature*, révélant ainsi *sa marche* à partir des plus simples qui *ont successivement donné l'existence à toutes les autres*³. Il ne fait par ailleurs aucun doute que ce fil est généalogique, puisque les transformations *se conservent et se propagent par la génération*⁴.

Au fil des publications successives, Lamarck transforme son échelle systématique globalement linéaire en une série *rameuse, irrégulièrement graduée*⁵ qui se rapproche de la présentation zoologique de Cuvier, en montrant que les formes de vie se sont déployées dans des directions variées, offrant ainsi de la classification une image en forme d'arbre. En 1800, il a déjà renoncé à l'arrangement linéaire des genres et des espèces qu'il avait adopté dans son travail de botaniste⁶. Le changement se poursuit dans les années suivantes et se reconnaît dans la comparaison des schémas récapitulatifs de la classification proposés dans *Recherches sur l'organisation des corps vivants* (1802) et *Philosophie zoologique* (1809). En 1802, la série est linéaire. Elle présente, du groupe le plus complexe aux êtres les plus simples, la disparition successive des organes. En 1809 au contraire, des branches séparées apparaissent à partir des vers, dont l'origine est distincte de celle des infusoires, polypes et radiaires, mais aussi à partir des reptiles d'où divergent les oiseaux d'une part et les mammifères d'autre part. La classification de Lamarck pré-

¹ Ch. Darwin, *L'Origine des espèces*, trad. E. Barbier, Garnier-Flammarion, Paris 1992, p. 181.

² En particulier avec le diagramme représentatif de P. J. Bowler, *Evolution. The History of an Idea* [1983], University of California Press, Berkeley – Los Angeles 1989, p. 85.

³ J.-B. Lamarck, *Recherches sur l'organisation des corps vivants*, Fayard, Paris 1986, p. 38.

⁴ J.-B. Lamarck, *Discours d'ouverture*, p. 13. Site lamarck – www.lamarck.net.

⁵ J.-B. Lamarck, *Philosophie zoologique*, Garnier-Flammarion, Paris 1994, p. 104.

⁶ J.-B. Lamarck, *Flore française*, Impr. royale, Paris 1779, t. 1, pl. XCIII–XCIV. Cf. aussi H. Daudin, *Cuvier et Lamarck. Les classes zoologiques et l'idée de série animale* [1926–1927], Ed. des archives contemporaines, Montreux – Paris 1983, pp. 110–115.

sente désormais un aspect buissonnant, répartissant les espèces en *masses* distinctes, dont seule la considération globale offre encore l'image d'un progrès.

Ce branchement apparaît clairement évolutif dans plusieurs passages de *Philosophie zoologique* où Lamarck montre la complémentarité entre les changements dans le temps et dans l'espace. Le naturaliste offre ainsi l'exemple de l'ancêtre des chiens *race première et unique, alors fort voisine du loup, s'il n'en est lui-même le vrai type* et que les humains ont domestiqué:

*Cette race, qui n'offrait alors aucune différence entre ses individus, a été peu à peu dispersée avec l'homme dans différents pays, dans différents climats; et après un temps quelconque, ces mêmes individus ayant subi les influences des lieux d'habitation et des habitudes diverses qu'on leur a fait contracter dans chaque pays, en ont éprouvé des changements remarquables, et ont formé différentes races particulières.*¹

Enfin, à une plus grande échelle de temps, Lamarck rapproche différentes familles animales en ces termes, aujourd'hui périmés, mais qui expliquent pourquoi Geoffroy Saint-Hilaire fait dériver les mammifères des crocodiles fossiles de Caen²:

*[...] les mammifères terrestres proviennent originairement de ceux des mammifères aquatiques que nous nommons amphibiens. Car ceux-ci s'étant partagés en trois branches, par la diversité des habitudes qu'ils prirent à la suite des temps, les uns amenèrent la formation des cétacés, les autres celle des mammifères ongulés, et les autres encore celle des différents mammifères onguiculés connus*³.

N'est-il pas question d'une radiation évolutive?

Les deux causes présentées par Lamarck pour la formation des animaux sont le temps et les *circonstances favorables*⁴. Dans sa table raisonnée des matières accompagnant ses *Recherches sur l'organisation des corps vivants*, Lamarck définit le mot *organisation* en écrivant que

*les différents états de l'organisation dans les animaux, fournissent le nombre et l'étendue de leurs facultés, et chacun de ces états a été acquis peu à peu à l'aide des circonstances qui s'y sont trouvées favorables, à la suite de beaucoup de temps, et par des habitudes contractées et devenues nécessaires*⁵.

¹ J.-B. Lamarck, *Philosophie zoologique*, pp. 214–215.

² Cf. C. Grimoult, *Evolutionnisme et fixisme en France, histoire d'un combat 1800–1882*, CNRS Ed., Paris 1998.

³ J.-B. Lamarck, *Philosophie zoologique*, pp. 646–647.

⁴ J.-B. Lamarck, *Discours d'ouverture*, pp. 12–13 et J.-B. Lamarck, *Philosophie zoologique*, p. 108 et p. 218.

⁵ J.-B. Lamarck, *Recherches sur l'organisation des corps vivants*, p. 142.

Les circonstances expliquent donc la diversité croissante de l'organisation au fil des temps:

J'observe néanmoins que lorsque les circonstances l'exigent, la nature passe d'un système à l'autre, sans faire de saut, pourvu qu'ils soient voisins [sic]. C'est en effet par cette faculté qu'elle est parvenue à les former tous successivement, en procédant du plus simple au plus composé¹.

Chez Darwin, les branchements qu'il suggère sont imputés à la diversification des êtres sous l'influence de la sélection naturelle. Le diagramme se trouve d'ailleurs inséré dans le chapitre IV de *L'Origine des espèces*, intitulé *La sélection naturelle*, après une discussion au sujet de la divergence des caractères:

les descendants modifiés d'une espèce quelconque réussissent d'autant mieux que leur structure est plus diversifiée et qu'ils peuvent ainsi s'emparer de places occupées par d'autres êtres².

De la discussion précédente, il résulte que les diagrammes de Lamarck et de Darwin ne renvoient pas aux mêmes phénomènes, mais qu'on ne peut les comprendre sans faire référence au transformisme de leurs auteurs et à la manière dont ils conçoivent la diversité du vivant rapportée à celle des milieux.

Les branches de la généalogie des idées

L'œuvre de Lamarck représente justement, dans l'évolution des idées, un branchement comparable à l'une des bifurcations entre espèces biologiques dans l'histoire de la vie. Non seulement il n'hésite pas à rapprocher de nombreux groupes animaux que Buffon tenait séparés, mais surtout Lamarck commence à développer les conséquences de l'évolutionnisme, en formulant une véritable théorie. De plus, celle-ci constitue le cœur de toute sa *biologie*, terme dont Lamarck est l'inventeur, avec Treviranus, en 1802, pour désigner la science de l'ensemble des phénomènes vitaux. Comme celle-ci est seulement esquissée dans *Recherches sur les corps vivants*, il faut attendre *Philosophie zoologique* pour découvrir en détail comment Lamarck agence les différentes idées qui expliquent la production de nouveaux êtres vivants.

Lamarck ne parvient pourtant pas à convaincre la majorité des naturalistes de son temps. Certains étaient déjà transformistes³, d'autres le deviennent (comme Virey, Geoffroy Saint-Hilaire, Serres, Omalius d'Halloy, etc.), mais Cuvier et son école dominant l'histoire naturelle pendant la première moitié du XIX^e siècle⁴. En Grande-Bretagne, le scandale suscité par la publication anonyme en 1844 des *Vestiges de la Création* montre que non seulement l'opinion publique, mais aussi la communauté scientifique, n'est pas encore prête à se rallier à l'évolutionnisme. En Allemagne, les idées des philosophes

¹ J.-B. Lamarck, *Recherches sur l'organisation des corps vivants*, p. 40.

² C. Darwin, *L'Origine des espèces*, p. 168.

³ Cf. C. Grimoult, *L'évolution biologique en France ...*, p. 50.

⁴ Cf. C. Grimoult, *Evolutionnisme et fixisme en France ...*, p. 115.

de la nature restent proches des prototypes morphologiques d'un Owen et d'un Agassiz, même si elles pourront s'inscrire facilement dans une perspective transformiste. Ainsi, quoi qu'en disent plusieurs historiens dans une confrontation récente autour du concept de la *révolution darwinienne*¹, l'œuvre du génial naturaliste britannique marque un autre tournant dans l'histoire de l'évolutionnisme.

Certes, ce sont les darwiniens eux-mêmes, et en particulier Robert Chambers et Thomas Huxley qui ont, les premiers, considéré *L'Origine des espèces* comme révolutionnaire. Mais elle l'est véritablement, contrairement à ce que considère le philosophe Michael Ruse, pour qui le manque d'institutionnalisation universitaire marque le caractère périphérique de la tradition évolutionniste au sein des sciences à la fin du XIX^e siècle, ce qui l'apparenterait davantage à une *religion séculière*². Le changement introduit par l'évolution est pourtant bien visible à l'intérieur des disciplines d'enseignement traditionnel, que ce soit l'anatomie comparée, la zoologie, la botanique, la paléontologie ou, surtout, l'embryologie. Ensuite, et surtout, l'évolution est bâtie sur des faits, alors que la religion reste affaire de foi. Certains évolutionnistes de la fin du XIX^e siècle espèrent éradiquer le christianisme à partir de leurs connaissances biologiques³, mais leur approche scientifique échoue dans la mesure où la question de l'existence de Dieu reste extérieure à la démarche expérimentale et donc scientifique⁴. Contrairement à ce qu'écrit récemment Richard Dawkins, l'agnosticisme ne considère pas qu'il existe 50% de chances que Dieu existe et 50% qu'il n'existe pas, mais que cette croyance ne se place pas du tout sur le même plan de la connaissance rationnelle⁵.

Il faut cependant s'entendre sur les termes. Hodge écrit avec raison:

*Si un changement révolutionnaire en science est un changement de régime soudain, total et irréversible, alors les historiens n'en ont pas trouvé de cas convaincants. Chaque fois qu'il y a eu un changement fondamental en science, il n'a pas procédé à la fois soudainement et comme l'échange d'un consensus exclusif dans les croyances, les pratiques et les autorités pour un autre consensus unitaire*⁶.

Il n'en demeure pas moins que l'adoption de l'évolution a profondément modifié les représentations biologiques et de la culture dans son ensemble. Comme l'écrit Thomas S. Kuhn, spécialiste des révolutions scientifiques⁷, celles-ci s'inscrivent dans une certaine durée, de l'ordre d'une génération. De

¹ Cf. *Journal of the History of Biology* 38, 1/2005.

² M. Ruse, *The Darwinian Revolution, as seen in 1979 and as seen Twenty-Five Years Later in 2004* in: *Journal of the History of Biology* 38, 1/2005, pp. 12–13.

³ C. Grimoult, *Sciences et politique en France de Descartes à la révolte des chercheurs*, Ellipses, Paris 2008.

⁴ C. Grimoult, *Mon père n'est pas un singe? Histoire du créationnisme*, pp. 110–115.

⁵ R. Dawkins, *Pour en finir avec Dieu* [2006], trad. M.–F. Desjeux–Lefort, Robert Laffont, Paris 2008, p. 56.

⁶ J. Hodge, *Against "Revolution" and "Evolution"*, p. 102.

⁷ Cf. Th. S. Kuhn, *La structure des révolutions scientifiques* [1969], trad. L. Meyer, Flammarion, Paris 1983.

plus, on croit moins aujourd'hui à la domination d'un paradigme, alors que de nombreuses hypothèses et théories s'affrontent en permanence au sujet des différents points où la science progresse¹.

Un autre thème essentiel, développé par Peter J. Bowler, vient d'un paradoxe, dans la mesure où Darwin a pu convaincre la communauté scientifique internationale de la validité du transformisme, mais pas de celle de son mécanisme essentiel, la sélection naturelle. De ce point de vue, le changement de 1859 représente une révolution *non darwinienne*. Tout en reconnaissant avec Bowler que Darwin fut très *en avance sur son temps*², il faut sans doute préciser la chronologie en observant que, jusqu'à la célèbre réfutation de Weismann, en 1883, la plupart des évolutionnistes ne rejettent pas la sélection naturelle comme mécanisme au moins adjuvant des transformations biologiques. La plupart des naturalistes de premier plan admettent soit l'existence d'un principe immanent expliquant l'apparente orthogénèse des lignées, soit des saltations, soit, plus souvent, l'action directe du milieu par l'hérédité de l'acquis. Mais c'est seulement l'introduction du néodarwinisme qui rejette toute intervention directe du milieu dans l'origine de la variation. Cela provoque une radicalisation des positions et ce que Julian Huxley a nommé *l'éclipse du darwinisme* jusqu'aux années 1930.

De l'incommensurabilité des paradigmes

Comme les structuralistes, Kuhn insiste sur les ruptures épistémologiques, quand il considère les changements théoriques majeurs dans l'histoire des sciences. Il convient cependant d'observer que de nombreux éléments, non seulement factuels, mais aussi explicatifs se transmettent depuis un passé plus ou moins lointain, quitte à se trouver réinterprétés au sein des néotypes théoriques³. Ils sont la preuve du caractère modulaire de l'activité rationnelle qui utilise d'anciens schémas explicatifs au profit de nouvelles architectures causales. La *conversion* des naturalistes d'un archéotype à un néotype théorique prouve que le passage d'un paradigme à l'autre est possible. Quand Darwin abandonne le créationnisme au profit de l'évolutionnisme, il évalue consciemment les points forts et les maillons faibles des explications en compétition. De ce point de vue, les révolutions scientifiques constituent un bouleversement du savoir, mais qui ne remet pas tout en question, auquel cas nous ne pourrions comprendre les auteurs dont le temps est séparé du nôtre par une – et *a fortiori* s'il y en a plus d'une – *coupure épistémologique*. Nous tombons ici dans l'aporie de la rupture et de la continuité qui peut se comprendre en utilisant encore une fois la comparaison entre l'histoire des idées et l'évolution biologique. Le changement théorique peut être comparé, en simplifiant pour la démonstration, à la mutation génétique. Celle-ci ne relève pas d'une liberté absolue, mais doit composer avec les lois physiques qui régissent les microphénomènes et qui canalisent *a priori* le jeu des possibles.

¹ Cf. C. Grimoult, *Histoire de l'histoire des sciences ...*, pp. 117–119.

² P. J. Bowler, *Revisiting the Eclipse of Darwinism* in: *Journal of the History of Biology* 38, 1/2005, p. 27.

³ Cf. D. Buican, *Biognoséologie. Evolution et révolution de la connaissance*, Kimé, Paris 1993, pp. 143–158.

De plus, pour avoir un avenir il faut que cette mutation s'avère compatible au moins avec la survie de l'organisme où elle s'insère et qu'elle s'avère ne pas être létale. De la même façon, un changement théorique qui serait trop en avance sur son temps, comme le paradigme probabiliste de Mendel au sujet des lois de base de l'hérédité, ne serait pas compris par son environnement scientifique, social et institutionnel.

Sur ce terrain, on ne peut pourtant pas suivre le déterminisme historique de Canguilhem lorsqu'il écrit:

En son temps, Mendel ne pouvait confirmer Darwin. Au contraire, l'intérêt passionné qu'on accordait au darwinisme, c'est-à-dire à l'évolution, aurait incliné à tenir la théorie mendélienne de l'hérédité pour une forme aberrante et attardée de fixisme. Ce sont les néo-mendéliens, quand ils ont répété Mendel, avant de le ressusciter, qui ont rendu possible la confirmation de Darwin.¹

Au contraire, à la fin de son article de 1865, Mendel – en avance sur son temps aussi du point de vue transformiste, surtout pour un homme d'Eglise – estime que son travail *semble pouvoir conduire finalement à résoudre une question dont il ne faut pas méconnaître l'importance quant à l'histoire de l'évolution des êtres organisés*². Si le mendélisme est resté incompris par ses contemporains, dont le savant Karl von Nägeli, c'est sans doute à cause du fait que le hasard, même de nature probabiliste, était alors considéré comme non scientifique. La pensée populationniste de Darwin, mise en lumière par Mayr, apparaît tout aussi difficile à saisir par ses collègues en son temps. Et cet épisode prouve qu'il existe des savants *maudits*, marginalisés dans leur époque pour des motifs internes et/ou externes à la science.

En 1883, la fondation du néodarwinisme par Weismann constitue un autre nœud majeur de l'arbre des théories évolutionnistes et permet d'éclairer un point important de l'épistémologie évolutionniste. Les types théoriques des générations successives apparaissent connectés les uns aux autres: il existe des hypothèses et des axes de recherche qui passent de l'un à l'autre, même quand leurs désignations changent. Cela ne signifie pourtant pas qu'il faut tenir pour acquis que les savants traitent du même sujet lorsqu'ils emploient les mêmes termes. Quand les biologistes moléculaires parlent aujourd'hui de *gène*, ils ne l'emploient pas toujours selon la même définition et en aucun cas en suivant la définition initiale que lui a donnée Johannsen en 1909. D'une façon comparable, l'hypothèse de l'hérédité de l'acquis, aujourd'hui clairement reconnue comme fausse, a donné lieu à différentes définitions susceptibles d'embrouiller les historiens contemporains.

L'histoire commence longtemps avant Lamarck, puisque l'on trouve référence à l'idée d'une hérédité des particularités physiques acquises par

¹ G. Canguilhem, *Idéologie et rationalité dans l'histoire des sciences de la vie. Nouvelles études d'histoire et de philosophie des sciences* [1977], Vrin, Paris 1981, p. 113.

² G. Mendel, *Recherches sur divers hybrides végétaux* in: *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* 41, 1907, p. 372.

l'imagination dans l'*Ancien Testament*¹. Aristote admet aussi l'hérédité des cicatrices². Au XVIII^e siècle, Maupertuis considère le rôle direct du milieu:

*Il semble que la chaleur de la zone torride soit plus propre à fomentier les parties qui rendent la peau noire, que celles qui la rendent blanche, et je ne sais pas jusqu'où peut aller cette influence du climat ou des aliments, après une longue série de siècles.*³

Plusieurs naturalistes des Lumières y font référence, sans forcément distinguer s'il s'agit d'une transmission physique ou psychologique. Une telle confusion se retrouve chez Lamarck, dans sa fameuse *deuxième loi*:

*Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis longtemps exposée, et par conséquent par l'influence de l'emploi prédominant de tel organe, ou par celle d'un défaut constant d'usage de telle partie, elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, pourvu que les changements acquis soient communs aux deux sexes, ou à ceux qui ont produit ces nouveaux individus.*⁴

Il admet aussi, pour les plantes et pour les animaux dont le système nerveux reste très peu développé, une intervention directe du milieu. Etienne Geoffroy Saint-Hilaire vérifie expérimentalement les modifications enregistrées par les embryons dont il perturbe le développement dans ses couveuses d'Auteuil et de Bourg-la-Reine, dans la région parisienne. Il ne cherche malheureusement pas à vérifier si ces transformations sont héréditaires.

Les idées de Lamarck et de Geoffroy reposent en partie sur des observations solides qui tiennent à la plasticité phénotypique de la plupart des espèces. Lamarck note ainsi:

Tant que le ranunculus aquatilis est enfoncé dans le sein de l'eau, ses feuilles sont toutes finement découpées et ont leurs divisions capillacées; mais lorsque les tiges de cette plante atteignent la surface de l'eau, les feuilles qui se développent dans l'air sont élargies, arrondies et simplement lobées. Si quelques pieds de la même plante réussissent à pousser, dans un sol seulement humide, sans être inondé, leurs tiges alors sont courtes, et aucune de leurs feuilles n'est partagée en découpures capillacées; ce qui donne

¹ Cf. C. Grimoult, *L'évolution biologique en France ...*, p. 20.

² Cf. J. Gayon, *Hérédité des caractères acquis* in: Lamarck, *philosophe de la nature*, PUF, Paris 2006, p. 105.

³ Maupertuis cité par P. L. Mallet, *Pierre-Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759) pour le bicentenaire de sa mort* in: *Les conférences du palais de la Découverte*, série D, n° 69, 30 avril 1960, p. 20.

⁴ J.-B. Lamarck, *Philosophie zoologique*, p. 217.

*lieu au ranunculus hederaceus, que les botanistes regardent comme une espèce, lorsqu'ils le rencontrent.*¹

Les descendantes de ces plantes adoptent d'emblée ce phénotype, ce qui donne l'apparence d'une hérédité de l'acquis, alors qu'il s'agit seulement de l'un des aspects que peut prendre cette espèce en fonction des conditions du milieu. En effet, comme le montrent les exemples de vrais jumeaux, qui partagent un même génotype tout en présentant des phénotypes distincts, il ne faut pas croire, comme Evelyn Fox Keller, que *la stabilité phénotypique est plus grande que la stabilité génotypique*². Il est clair que cette question scientifique de première importance ne pouvait pas être élucidée avant que ne soient compris les mécanismes de base de l'hérédité, et en particulier leur support matériel. Botaniste, Lamarck connaissait le fait que de nombreuses plantes ne se multiplient pas seulement par les graines, mais aussi par marcottage. Il savait aussi qu'un lombric coupé en deux peut, dans certaines conditions, régénérer spontanément la partie manquante et donner ainsi *naissance* à deux individus distincts. De là, il résultait que la base matérielle de l'hérédité devait être présente dans tout l'organisme.

Darwin ne fut pas le premier à postuler une théorie corpusculaire de l'hérédité, loin de là. Mais, à son habitude, le naturaliste britannique a rassemblé de nombreux matériaux ainsi qu'une abondante documentation pour faire le point sur cette question, en étroite connexion avec sa théorie évolutionniste. Lorsqu'il formule l'hypothèse de la pangenèse, en 1868, Darwin cherche à expliquer l'hérédité de l'acquis par la migration de *gemmules* portant l'hérédité de chacune des parties de l'organisme. C'est cette hypothèse que réfute Weismann en 1883, après avoir vainement coupé la queue de ses souris de laboratoire pendant huit générations successives. Le biologiste allemand nie ainsi non seulement l'hérédité des mutilations, déjà rejetée par l'anthropologue et médecin James Cowles Prichard dès 1813³, mais aussi l'hérédité de l'acquis par défaut d'usage. Michel Delsol, parmi d'autres auteurs, rejette tout rapport entre l'expérience sur les souris et l'hérédité de l'acquis telle que Lamarck l'avait conçue⁴. Lamarck décrit pourtant une expérience fictive:

Si, à deux enfants nouveaux nés et de sexes différents, l'on masquait l'œil gauche pendant le cours de leur vie: si ensuite on les unissait ensemble, et l'on faisait constamment la même chose à l'égard de leurs enfants, ne les unissant jamais qu'entre eux, je ne doute pas qu'au bout d'un grand nombre de générations, l'œil gauche chez eux ne vînt à s'oblitérer naturellement, et insensiblement à s'effacer. Par la suite même d'un temps énorme, les circonstances né-

¹ J.-B. Lamarck, *Philosophie zoologique*, p. 213.

² E. F. Keller, *Le siècle du gène* [2000], trad. S. Schmitt, Gallimard, Paris 2003, p. 102.

³ J. Gayon, *Hérédité des caractères acquis*, p. 149.

⁴ M. Delsol, *L'hérédité des caractères acquis*, PUF, Paris 1998, p. 14.

*cessaires restant les mêmes, l'œil droit parviendrait petit à petit à se déplacer.*¹

De même que le défaut d'usage de l'œil gauche est ici imposé par une mutilation, le défaut d'usage de la queue des souris de Weismann est provoqué par l'expérimentateur dans le but de produire une adaptation forcée de l'organisme. Selon la logique lamarckienne, les animaux apprennent à vivre sans cet appendice et leur comportement les invite à compenser par d'autres organes. Cette expérience réfute donc bien le cœur de l'hérédité de l'acquis. Il faut néanmoins reconnaître que Weismann ne parvient pas à clore le débat puisque ce dernier demeure vif jusqu'au triomphe de la génétique classique, dans les années 1930.

Même s'il reste peu suivi en son temps, Weismann ouvre une piste pour explorer les questions de l'hérédité et de l'évolution indépendamment de l'hérédité de l'acquis. Depuis Darwin, la prise en considération des variations inutiles, voire parfois désavantageuses dans le contexte de la lutte pour la vie, lui permet de montrer qu'au moins une partie des innovations évolutives ne sont pas dictées par les milieux. Chez les transformistes de la fin du XIX^e siècle cependant, ces exemples constituent des exceptions et non le cas général. Theodor Eimer, professeur de zoologie et d'anatomie comparée à l'université de Tübingen, développe ainsi une doctrine finaliste axée sur le concept pseudoscientifique d'orthogenèse, c'est-à-dire d'évolution en ligne droite, dirigée par une force inconnue. Cette conception insiste sur les transformations apparemment similaires entre des branches séparées de l'arbre de la vie, ce qui indiquerait certaines directionalités dans le processus évolutif, indépendantes de l'environnement. Autour de 1900, le néodarwinisme apparaît tout à fait minoritaire parmi les naturalistes et l'on ne peut admettre, avec Mayr, que les théories non-darwiniennes constitueraient une branche secondaire dans l'histoire de l'évolutionnisme moderne. Et c'est sans doute ce que nous enseigne cette bifurcation des années 1880: le consensus peut éclater du fait de la tension entre des options théoriques divergentes, en l'occurrence, à cause du fait de l'absence de fait décisif permettant de trancher entre quatre grandes conceptions: néodarwinisme, néolamarckisme, mutationnisme et finalisme. La recomposition théorique, dans les années 1930, constitue donc logiquement l'étape majeure qui suit cette période de divisions.

Une généalogie de l'influence

L'intérêt épistémologique et historique de la Synthèse moderne réalisée entre 1937 et 1948 réside dans le fait qu'elle fait plonger ses racines dans différentes sources. A la différence des arbres de nos forêts, mais beaucoup plus proche d'un véritable arbre généalogique, les lignées de l'histoire des idées peuvent se recouper et se croiser. L'image ainsi offerte ressemble à celle de certains arbustes d'appartement dont le tronc a été tressé artificiellement, comme le *Ficus exotica* Spirale. Il montre ainsi des branchements successifs, mais aussi la coalescence de certaines branches séparées. Au XX^e siècle, la

¹ J.-B. Lamarck, *Recherches sur l'organisation des corps vivants*, op. cit., p. 46.

théorie de l'évolution montre un tel rapprochement entre deux traditions de recherche distinctes: la biométrie néodarwiniste et le mutationnisme.

En 1901, peu après avoir redécouvert les lois de Mendel qui gouvernent la transmission des caractères héréditaires, le botaniste hollandais Hugo de Vries s'intéresse aux mutations génétiques, ces variations héréditaires aléatoires, que l'on sait aujourd'hui être des changements moléculaires de l'ADN. Il propose ainsi une nouvelle explication des mécanismes de l'évolution, dans *Die Mutationstheorie (Théorie des mutations)*. Selon Hugo de Vries, des changements soudains dans les caractères héréditaires, appelés *gènes* à partir de 1909, permettent des sauts morphologiques brutaux qui conduiraient à des changements d'espèces. Une telle conception saltationniste de l'évolution est en fait héritée de Thomas Huxley et plusieurs paléontologues insistent d'ailleurs à cette époque sur l'aspect heurté du rythme de l'évolution des lignées. Cette idée d'une évolution par étapes clairement séparées se retrouve chez d'autres mendéliens, comme William Bateson et Thomas Hunt Morgan qui considèrent alors logiquement la sélection naturelle comme un facteur évolutif secondaire, seulement capable d'éliminer les individus les plus monstrueux et inadaptés. De Vries ne souscrit donc pas au gradualisme, pourtant essentiel selon les naturalistes qui considèrent que les changements évolutifs se font presque insensibles à chaque génération.

La conciliation entre le mutationnisme et le gradualisme se produit dans une nouvelle discipline scientifique, la génétique des populations, qui se met en place à partir de 1918. Elle résulte de la conversion des biométriciens néodarwinistes, comme Karl Pearson, au mutationnisme. Mais leur intérêt réside dans l'étude des variations quantitatives, plutôt que dans les changements qualitatifs qui avaient fait l'objet des premières études de génétique. Pour ce qui concerne la taille des organismes par exemple, ils montrent que la plupart des adaptations résultent de l'implantation progressive des mutations au sein des populations biologiques. De plus, la substitution de la forme ancienne d'un gène par une mutation se fait généralement grâce à une pression sélective. Les généticiens britanniques, Ronald Aylmer Fisher et John B. S. Haldane, ainsi que leur collègue américain Sewall Wright montrent ainsi, grâce à des calculs théoriques complexes, la complémentarité des mutations et de la sélection naturelle dans le processus évolutif. De nombreuses expériences menées notamment par l'Américain d'origine russe Theodosius Dobzhansky et les Français Philippe L'Héritier et Georges Teissier sur les drosophiles – les mouches du vinaigre –, en laboratoire et en plein air, valident l'hypothèse fondamentale de la génétique des populations.

Quelques années plus tard, des expériences menées en pleine nature, notamment celles consacrées par Edmund B. Ford et Bernard Kettlewell au phalène du bouleau, une espèce de petit papillon, confirment le rôle essentiel des différents paramètres de la génétique des populations dans l'évolution des fréquences géniques. Dans les forêts du Pays de Galles, il existait à l'origine deux variétés, l'une blanche, largement répandue; l'autre brune, très rare. Depuis le milieu du XIX^e siècle, les phalènes brunes remplacent progressivement la forme blanche. De nombreuses études mettent alors en évidence le lien entre cette substitution et la pollution atmosphérique causée par

l'industrialisation des vallées galloises. En noircissant le tronc des bouleaux, la fumée des usines entraîne l'élimination progressive de la variété blanche, facilement repérée par les prédateurs qui chassent à vue sur le tronc des arbres, tandis que les phalènes de couleur foncée se trouvent naturellement camouflées. Grâce à l'arrêt de la pollution industrielle dans les années 1960, la variété blanche est revenue en force dans les régions concernées. Dès les années 1940, de nombreux autres exemples confirment ce modèle global issu de la génétique des populations. Dans les années 1960, la prolifération de moustiques résistants aux puissants insecticides qui avaient conduit leur espèce au bord de l'extinction, révèle aussi la capacité adaptative des populations grâce aux mutations présentes dans toutes les espèces.

En tenant compte aussi du rôle de l'isolement géographique qui accélère la vitesse des changements qui affectent la composition génétique des populations plusieurs naturalistes, dont surtout Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr, le zoologiste britannique Julian Huxley et le paléontologue américain George Gaylord Simpson élaborent, entre 1937 et 1948, la théorie synthétique de l'évolution. Celle-ci, toujours majoritairement admise dans ses grandes lignes par la communauté scientifique contemporaine, concilie mutationnisme et néodarwinisme dans un ensemble théorique cohérent, bien que provenant de nombreuses disciplines différentes, mais complémentaires au sein des sciences du vivant. Les biologistes sont désormais en mesure d'expliquer l'apparition de nouvelles espèces (spéciation) à partir des changements génétiques survenant au sein des populations. A cette époque, d'autres découvertes permettent de compléter la théorie synthétique grâce à des scénarios géographiques expliquant l'isolement propice à la spéciation. En se basant sur la disposition des groupes d'espèces apparentées dans la nature, Mayr propose de considérer le cas le plus fréquent d'apparition d'une nouvelle espèce par un changement génétique accumulé dans des populations séparées par une barrière géographique. En 1954, ce scénario de base est complété par la spéciation dite péri-patrique, qui concerne l'isolement géographique d'une petite population, dont la composition génétique n'est pas forcément représentative de celle de l'espèce. Grâce à la sélection naturelle et à la dérive génétique aléatoire, ce petit groupe pourra évoluer plus rapidement et fonder ainsi une nouvelle espèce dans des conditions optimales. D'autres modèles de spéciation ont été proposés par la suite et ont donné lieu à d'importants débats¹. Mais ils ne sont pas déterminants pour notre enquête au sujet des mécanismes causals de l'évolution.

Beaucoup plus important s'avère, dans le cadre de notre sujet, le rejet par les synthéticiens des macromutations, c'est-à-dire des mutations génétiques entraînant des effets phénotypiques de grande ampleur. Mayr s'est fait notamment le porte-parole de cette éviction, dans la mesure où de tels changements semblent rappeler le mutationnisme de Hugo de Vries et réduire le rôle évolutif de la sélection naturelle. Des découvertes ultérieures, en particulier au sujet des mutations homéotiques, dans les années 1980, devaient cependant

¹ Cf. C. Grimoult, *Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France, 1945-1995*, Droz, Genève 2000, pp. 253-286.

rendre crédible l'existence de transformations soudaines et d'emblée concertées, dans la morphologie des espèces¹. Ces saltations n'ont pas dû être très fréquentes, mais elles ont pu occasionnellement permettre aux êtres concernés de gagner de nouvelles niches écologiques ou donner lieu, grâce à des affinements ultérieurs guidés par la sélection, à des adaptations innovantes. On voit ainsi comment la recherche des mécanismes évolutifs s'est poursuivie activement après la Synthèse.

L'évolution de l'évolutionnisme se poursuit aujourd'hui

Un autre branchement majeur, dans l'histoire de l'évolutionnisme, a eu lieu dans les années 1970, le consensus au sein de la théorie synthétique cédant la place à des courants séparés en son sein. Les développements qu'il serait nécessaire d'y consacrer dépassent de loin les dimensions de cet article. Il s'agira seulement pour nous d'éclairer quelques-unes des problématiques qui font actuellement débat entre les spécialistes.

Parmi les désaccords initialement mineurs qui se font jour au sein de la communauté des évolutionnistes, la question du ou des niveaux au(x)quel(s) intervient la sélection naturelle devient centrale à partir des années 1960. La plupart des spécialistes considèrent que la sélection joue seulement au niveau de l'organisme individuel. Dès 1942, Mayr souligne avec force: *Il ne doit pas être oublié que le génotype d'un organisme n'est pas seulement la somme de ses gènes, mais un tout intégré.*² Certains généticiens insistent cependant sur l'existence de modalités sélectives au niveau des gènes. Dès 1976, le biologiste britannique Richard Dawkins plaide ainsi vigoureusement en faveur du gène en tant qu'élément central de la sélection. Ses arguments sont nombreux, dont plusieurs issus, de manière étonnante de prime abord, de l'étude des phénomènes sociaux. Dawkins inscrit en effet sa réflexion dans un débat commencé depuis les années 1960 et animé notamment par William D. Hamilton, George C. Williams et John Maynard-Smith au sujet de la *sélection par le groupe*. Il apparaît en effet qu'au sein d'une société animale, un seul individu au comportement égoïste peut exploiter l'altruisme régnant au sein de la population. Si ses enfants héritent de ce trait, alors la cohésion du groupe s'en trouve menacée. Dans de telles conditions, il devient très difficile de comprendre comment des sociétés biologiques ont pu apparaître et se maintenir. Hamilton montre cependant que, chez les abeilles, les ouvrières s'avèrent génétiquement plus proches de leurs sœurs que de leurs éventuelles filles. Il propose de résoudre l'essentiel des difficultés en montrant l'origine de la coopération entre individus dans le fait qu'ils partagent des gènes en commun et dont ils assurent une meilleure transmission par leur entraide. Dawkins distingue alors ce qui constitue *l'unité fondamentale de la sélection*, à savoir le gène qu'il appelle *réplicateur*, et l'organisme individuel qui en constitue le véhicule biologique lui permettant de se multiplier³.

¹ Cf. C. Grimoult, *Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France, 1945-1995*, pp. 412-431.

² E. Mayr, *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist* [1942], Harvard University Press, Cambridge - London 1999, p. 295.

³ R. Dawkins, *Le gène égoïste* [1976], trad. L. Ovion, Odile Jacob, Paris 1996, p. 30.

Dans ces conditions, toute sélection par le groupe repose sur le partage de gènes en commun. Mais de multiples associations interspécifiques reconnues par les spécialistes de l'écologie qui emploient des termes comme *mutualisme* et *coopération* ne reposent nullement sur le partage de gènes. De plus, l'entraide ponctuelle de plusieurs chimpanzés, contre une troupe étrangère par exemple, n'empêche pas, à d'autres moments, leur affrontement dans le cadre de la compétition alimentaire ou sexuelle. La conception popularisée par Dawkins butte enfin sur l'histoire ancienne des organismes pluricellulaires, dont la plupart des plantes et des animaux, qui ont évolué à partir de cellules individuelles. La sélection continue d'évaluer les cellules indépendantes, comme les bactéries. Mais quand elles se sont unies comme le prône la théorie de l'endosymbiose développée par Lynn Margulis dans les années 1960, la sélection sur chaque cellule individuelle s'est transformée, tandis qu'est apparue la sélection au niveau de l'organisme qui les fédère.

Cette conception bancale de la sélection au seul niveau du gène doit de surcroît faire appel à de mystérieuses *contraintes internes* agissant pendant le développement ontogénique et qui sont censées canaliser l'expression des gènes au sein d'une architecture d'ensemble cohérente. Le paléontologue Stephen Jay Gould, par exemple, estime que l'agencement des parties d'un organisme individuel empêche la viabilité de certaines monstruosité qui ne respecteraient pas la loi des corrélations, déjà adoptée par Darwin¹. Cela s'avère fort probable, mais Gould en tire l'étrange conclusion que les contraintes s'opposent à la sélection :

[...] *les organismes sont des structures intégrées et grevées de contraintes, luttant contre la sélection naturelle pour canaliser les changements le long des voies permises; les animaux complexes ne sont pas formés de parties indépendantes, aux performances optimales*².

Quoi qu'il en soit, ces contraintes demeurent mystérieuses, et ce concept paraît même assez peu scientifique :

*Qu'est-ce qui est le plus important: l'adaptation ou les contraintes qui canalisent celle-ci dans une voie acceptable? Nous ne pouvons ni ne devons choisir, car ces deux facteurs définissent la tension essentielle qui règle toute l'évolution*³.

Selon Gould et d'autres auteurs, les *contraintes historiques* jouent aussi un rôle complémentaire à celui de la sélection naturelle en limitant le *jeu des possibles*⁴ évolutifs. Pour les partisans des contraintes, celles-ci semblent réduire *a priori* les combinaisons génétiques disponibles. L'embryologiste

¹ Cf. S. J. Gould & R. Lewontin, *L'adaptation biologique* in: *La Recherche* 139, 1982, pp. 1494–1502.

² S. J. Gould, *La foire aux dinosaures. Réflexions sur l'histoire naturelle* [1991], trad. M. Blanc, Seuil, Paris 1993, p. 155.

³ S. J. Gould, *Quand les poules auront des dents. Réflexions sur l'histoire naturelle* [1983], trad. M.-F. de Paloméra, Seuil, Paris 1991, pp. 58–59.

⁴ F. Jacob, *Le jeu des possibles. Essai sur la diversité du vivant* [1981], Livre de Poche, Paris 1994.

Charles Devillers et le paléontologue Henri Tintant confondent ainsi le terme *viable* avec ce qu'ils estiment *possible*: *Une combinaison de gènes est irréalisable parce qu'elle est létale*.¹ Mais cette phrase est sémantiquement incorrecte, dans la mesure où, pour être létal, c'est-à-dire causer la mort de l'embryon ou de l'organisme qui le porte, un gène doit s'exprimer. Or, il ne peut le faire que s'il se trouve inséré dans une combinaison génétique non seulement possible, mais existant effectivement. L'hypothèse des contraintes ne se révèle donc pas plus satisfaisante que celle de la sélection au seul niveau du gène, à laquelle elle se trouve liée.

Au cours des années 1970, le généticien franco-roumain Denis Buican offre une solution élégante à ces questions en formulant la théorie synergique de l'évolution². Celle-ci repose sur la reconnaissance d'une sélection multipolaire³ dont les modalités variées interviennent aux différents niveaux d'intégration du vivant, du génotype lui-même jusqu'aux groupes sociaux et aux écosystèmes, en passant par l'organisme individuel, qui reste le palier central concerné par la sélection darwinienne classique. Jacques Monod avait déjà aperçu la présélection génotypique, tout en se gardant d'en explorer les conséquences. En effet, le célèbre biologiste pense avoir atteint les limites de la connaissance dans le domaine de la génétique:

*Non seulement la génétique moléculaire moderne ne nous propose aucun moyen d'agir sur le patrimoine héréditaire pour l'enrichir de traits nouveaux, pour créer un surhomme génétique, mais elle révèle la vanité d'un tel espoir: l'échelle microscopique du génome interdit pour l'instant et sans doute à jamais de telles manipulations.*⁴

En montrant que cette affirmation catégorique de Jacques Monod risque de faire obstacle au développement scientifique, Denis Buican écrit quelques mois plus tard, non sans discernement critique:

*"Sans doute à jamais" est sans doute de trop. Pourquoi donc scier sous nos pieds la branche de l'avenir? Aucune raison valable ne nous y oblige. Bien au contraire.*⁵

Cette assertion qui implique l'avenir de la sélection multipolaire au niveau du patrimoine génétique initiale devait être confirmé par des faits expérimentaux quelques années plus tard, ouvrant ainsi la voie théorique vers la sélection génotypique artificielle qui se trouve à la base des biotechnologies actuelles. En effet, à partir de 1974, de nouvelles découvertes permettent aux

¹ Ch. Devillers & H. Tintant, *Questions sur la théorie de l'évolution*, PUF, Paris 1996, pp. 96–97.

² Cf. C. Grimoult, *Histoire d'une pensée scientifique, historique, philosophique: Denis Buican et la biosphère* in: *Organon* 34, 2005, pp. 217–238.

³ Cf. D. Buican, *La Révolution de l'évolution*, PUF, Paris 1989.

⁴ J. Monod, *Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*, Seuil, Paris 1970, p. 180.

⁵ D. Buican, *Hasard, nécessité et logique du vivant* in: *La Nouvelle Revue Française* 225, 1971, p. 81.

génétiens de sélectionner directement certaines portions de l'ADN et de les insérer dans le patrimoine héréditaire d'autres espèces. En se basant sur la même analogie que Darwin a utilisé entre la sélection artificielle réalisée par l'homme sur les plantes cultivées et les animaux domestiqués et la sélection naturelle, Buican considère qu'il existe une sélection génotypique naturelle comparable à la sélection génotypique artificielle réalisée désormais par les manipulations génétiques. Cette présélection génotypique permet ainsi d'éclairer l'apparente finalité de l'organisation intérieure, dans la mesure où elle est responsable de l'élimination *a priori*, c'est-à-dire avant tout contact avec l'environnement extérieur, des individus dont l'organisme s'avère incompatible avec la vie¹.

L'intérêt de la théorie synergique se révèle lorsque l'on prend en compte l'existence de conflits entre pressions sélectives jouant à des paliers biologiques différents. En effet, une même mutation peut entraîner un avantage à un niveau d'intégration et des inconvénients à d'autres niveaux, générant des conflits sélectifs que seule la théorie synergique permet de comprendre correctement. L'un des conflits sélectifs les mieux connus concerne la mutation *t* chez la souris. Les cellules sexuelles qui portent l'allèle *t*, c'est-à-dire la forme mutante, diminuent la viabilité des autres gamètes par un mécanisme encore mal connu. L'allèle *t* assure ainsi sa transmission quasi certaine. C'est pourquoi il se maintient à une haute fréquence malgré un effet phénotypique grave à l'état homozygote, qui entraîne généralement l'avortement de l'embryon. Un gène qui augmente le nombre de ses copies à la génération suivante est sélectionné, même s'il altère la reproduction de l'individu et la valeur sélective de la mutation *t* apparaît donc très différente si on la considère au niveau du gène ou au niveau de l'individu. En conséquence, un récent manuel de biologie présente:

*Gène et individu sont deux niveaux de sélection différents. Chacun a un fonctionnement d'entité égoïste puisque peuvent être sélectionnés ceux qui augmentent leur reproduction aux dépens de celle des autres.*²

Un autre exemple révélateur parmi les conflits sélectifs est mis en valeur par Pierre-Henri Gouyon chez le thym qui peut exister sous deux formes: hermaphrodite ou femelle³. Les hermaphrodites peuvent se reproduire seuls, puisqu'ils possèdent des gamètes des deux sexes, alors que les femelles doivent être fécondés par les gamètes mâles présents chez les hermaphrodites. Les femelles se reproduisent plus vite, mais ne peuvent remplacer la forme hermaphrodite sans courir à l'extinction. A court terme, les femelles sont favorisées par la sélection, mais à long terme, les hermaphrodites apparaissent

¹ Cf. D. Buican, *La présélection génotypique et le mode évolutif* in: *La Pensée et les hommes*, janv. 1980, pp. 205-208.

² F. Brondex, *Evolution. Synthèse des faits et théories*, Dunod, Paris 1999, p. 146.

³ Cf. P.-H. Gouyon, J.-P. Henry & J. Arnould, *Les avatars du gène. La théorie néodarwinienne de l'évolution*, Belin, Paris 1997, pp. 192-193.

indispensables à la survie de l'espèce. Les généticiens peuvent donc conclure, en des termes qui valident la théorie synergique:

*Si la sélection agit sur l'information génétique à tous les niveaux d'intégration du vivant, elle n'y opère pas de la même manière; chacun des niveaux de sélection constitue de fait une sorte d'unité, plus ou moins indépendante des autres.*¹

Cette assertion se trouve corroborée par de nombreux autres conflits sélectifs observés entre les différents niveaux d'intégration du vivant².

La théorie synergique ne permet pas seulement de mieux comprendre les niveaux d'intervention de la sélection. Elle montre que la présélection génotypique canalise le mouvement évolutif et permet d'expliquer les phénomènes laissés en suspens par l'hypothèse mystérieuse des contraintes:

*Cette présélection génotypique assure, implicitement, une certaine canalisation du processus évolutif qui, sans mettre l'évolution en dehors du modèle probabiliste, peut expliquer le fait que certaines combinaisons héréditaires ou certaines mutations sont éliminées a priori, à cause de leur incompatibilité génotypique, du processus général de la sélection naturelle.*³

Le terme d'*orthogénèse*, imprégné d'une connotation finaliste périmée, peut ainsi être remplacé avantageusement par celui d'*orthodrome*:

*[...] pour désigner la canalisation évolutive constatée grâce à la sélection multipolaire, notamment génotypique, par les développements du génie génétique, fondement de l'évolution artificielle présente et future.*⁴

Ainsi, non seulement la théorie synergique de l'évolution rend mieux compte de tous les faits connus que les mystérieuses *contraintes*, mais elle s'insère dans un paradigme probabiliste qui reste le seul cadre épistémologique adéquat, puisqu'il ne postule ni hasard pur, ni déterminisme absolu pour rendre compte de phénomènes historiques. Enfin, elle offre un cadre utile à l'intégration de toutes les mutations, géniques, chromosomiques ou génomiques, ponctuelles ou systémiques, y compris les macromutations auxquelles ne croyaient pas les synthéticiens mais qui ont acquis ces dernières années un haut degré de certitude, en particulier pour ce qui concerne les mutations homéotiques.

¹ P.-H. Gouyon, J.-P. Henry & J. Arnould, *Les avatars du gène...*, p. 199.

² Pour plus de détails cf. C. Grimoult, *Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France, 1945-1995*, p. 500.

³ D. Buican, *La Révolution de l'évolution*, p. 340.

⁴ D. Buican, *L'évolution et les théories évolutionnistes*, Masson, Paris 1997, p. 47.

Conclusion

Denis Buican n'est pas seulement un évolutionniste renommé. C'est aussi un philosophe et un historien des sciences qui n'a pas manqué d'appliquer la théorie synergique à l'histoire des idées. Les résultats, fructueux, continuent de se dévoiler, en particulier dans le cadre de l'épistémologie évolutionniste et sélectionniste qui est présentée dans cet article. Pour ses conséquences en termes de temporalité et de causalité, nous devons renvoyer le lecteur vers d'autres références¹. Mais le point essentiel qui intéresse dans cette étude est de saisir que la généalogie des idées n'est pas une vague métaphore, du moins quand on peut prouver la continuité des références.

L'arbre généalogique doit néanmoins distinguer au moins trois niveaux. Celui des idées au premier plan, car ces dernières se montrent relativement indépendantes de leur contexte théorique, pouvant être sélectionnées séparément. Cela explique pourquoi il existe de nombreux intermédiaires théoriques entre les différents paradigmes présentés dans cet article, y compris, de manière parfois assez étonnante, entre le créationnisme et l'évolutionnisme généralisé². Il y a ensuite l'arbre généalogique des théoriciens. Qu'ils s'affilient à une école, qu'ils fassent référence à leurs mentors ou s'en séparent pour rejoindre une théorie adverse, ces derniers jouent un rôle essentiel de passeurs, en montrant que les idées du passé, aussi bien que leurs propres innovations peuvent s'intégrer dans des ensembles théoriques cohérents. De ce point de vue, la théorie constitue une sorte d'organisme là où l'idée est analogue au gène (comme l'admet Dawkins qui a proposé le concept de même pour rendre compte de cette caractéristique des idées³). Enfin, il y a la communauté scientifique, qui peut suivre un paradigme de manière consensuelle ou se diviser et même passer en masse d'un type théorique à un autre, pour dessiner une dynamique historique qui se surimpose aux deux précédentes sans forcément les recouper exactement. Quand la communauté scientifique refuse de suivre Mendel en 1865 ou le néodarwinisme de Weismann en 1883, elle ne prend pas le chemin le plus court vers les mécanismes aujourd'hui élucidés à la base des mécanismes évolutifs. Cela est dû au fait que des pressions sélectives internes et externes à la science existent, dans l'évolution des idées, et rappellent la sélection multipolaire biologique. On peut dès lors, en toute légitimité, dessiner des arbres évolutifs théoriques⁴ qui pourraient s'enrichir de nouvelles branches avec l'avenir de la science de la biosphère.

¹ Cf. C. Grimoult, *Causalité, finalité et temporalité en histoire: le modèle évolutionniste* in: *Organon* 28–30, 1999–2001, pp. 111–134, C. Grimoult, *Histoire d'un problème scientifique: tous les caractères des espèces biologiques sont-ils adaptatifs?* in: *Noesis. Travaux du Comité roumain d'Histoire et de Philosophie des Sciences*, 26, 2001, pp. 207–224 et C. Grimoult, *L'évolutionnisme contemporain en France (histoire et épistémologie)* in: *Organon* 31, 2002, pp. 73–94.

² Cf. C. Grimoult, *Mon père n'est pas un singe? Histoire du créationnisme*, p. 84.

³ Cf. R. Dawkins, *Le gène égoïste*, p. 261.

⁴ Cf. C. Grimoult, *Histoire de l'histoire des sciences ...*, pp. 120–121.