

I. 2. Le darwinisme

3. 2. 9.

Dans l'histoire des sciences, il n'est guère de théorie aussi singulière que celle issue de l'ouvrage de Charles Darwin L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature (1859¹) et qualifiée de "théorie de l'évolution".

Au début du XIX^e siècle, "l'évolution" (du latin evoluer : déployer) désignait le développement de l'embryon à partir de l'œuf préformé (voir 3. 1. 9.), c'est-à-dire les phases successives par lesquelles passe un être vivant avant d'atteindre sa forme parfaite. Soit tout le contraire de son sens actuel, lequel fut forgé en 1852 par Herbert Spencer². Darwin ne l'employa pas avant la sixième édition de son Origine (1872). Il parlait plutôt de "descendance avec modification". Toutefois, dès la première édition de L'Origine des espèces, Darwin parle des formes vivantes qui "have been, and are being, evolved").

Peu de théories invitent comme le darwinisme à se déprendre d'une vision sommaire de l'histoire des sciences - la plus courante, malheureusement - selon laquelle a raison le dernier qui a parlé et selon laquelle les sciences progressent dès lors que des découvertes éclatantes sont à même de réfuter les fausses idées qui les précèdent. Une vision si assurée et si expéditive du progrès des connaissances, qu'elle conduit à ne guère s'attarder à retracer l'histoire des sciences dans l'enseignement de ces dernières. Dans nombre de traités de biologie, Lamarck et même Darwin sont présentés en quelques lignes. Comme si l'intérêt d'un propos tenait d'abord à sa proximité par rapport au moment présent. Et comme si seuls les résultats intéressaient la science et non les idées grâce auxquelles ils ont pris sens.

Néanmoins, en exposant les idées transformistes dans la précédente section, nous aurons pu mesurer à quel point la gamme des conceptions relatives au vivant est étroite. De fait, en un peu plus d'un siècle, entre 1750 et 1860,

¹ trad. fr. Paris, La Découverte, 1989. Il convient de noter que le titre français ne traduit pas exactement le titre anglais : *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. La "préservation des races favorisées" a disparue en français.

² Voir G. Canguilhem & al. *Du développement à l'évolution au XIX^e siècle*, Paris, PUF, 1962.

pratiquement tous les débats touchant à l'évolution sont posés et Darwin, en regard, n'apparaît nullement comme un précurseur ; comme celui qui, le premier, aurait formulé une théorie de l'évolution. Ces débats, son œuvre entend bien plutôt les clore et elle y est parvenue sans doute puisque, depuis, aucun autre modèle biologique n'est venu la supplanter. De là, c'est finalement rendre hommage à cette œuvre singulière que d'en présenter un exposé critique, comme nous le ferons. Car Darwin ne procède pas autrement pour défendre ses idées.

De plus, force est de reconnaître que la théorie darwinienne n'est pas sans difficultés et, sur certains points, on peut se demander si beaucoup de biologistes, de nos jours, ne sont pas revenus, le plus souvent sans le savoir, à une vision largement pré-darwinienne et même pré-lamarckienne du vivant. Mais cela, encore, notre vision commune de l'histoire des sciences ne nous prépare guère à l'envisager... Quoiqu'il en soit, il faut bien reconnaître que ce qu'on peut entendre de nos jours par darwinisme contient des éléments qui vont tout à fait à l'encontre des principes posés par l'Origine des espèces³. Il est vrai qu'à ces principes, au fil des éditions, Darwin lui-même n'a pas toujours été fidèle. L'évolutionnisme, ainsi, n'est pas le dernier mot de la science. Son idée même, de nos jours, est devenue assez incertaine.

*

Au total, nous nous attacherons à présenter : A) le darwinisme, dans sa singularité, en nous attardant aux principes modernes de l'élevage, dont l'importance générale et l'impact particulier sur l'Origine des espèces demeurent trop largement négligés ; B) la sélection naturelle, principe clé du darwinisme ; C) le darwinisme après Darwin, dans ses méandres ; un bref récapitulatif des grandes étapes de l'histoire de la vie nous étant nécessaire pour comprendre certains débats.

³ Sur le darwinisme actuel, voir la somme de Philippe Huneman, Thomas Heams, Guillaume Lecointre, Marc Silberstein (dir.) *Les mondes darwiniens*, Paris, Éd. Matériologiques, 2011.

A) Une théorie singulière

3. 2. 10.

Singulier, le darwinisme l'est au moins pour trois raisons :

1) *les principales objections qu'on peut lui faire existaient avant même qu'il ne soit formulé !*

Ce sont celles que déjà Cuvier opposait à Lamarck (voir la section précédente), fondées notamment sur l'absence de formes intermédiaires dans les archives géologiques et l'impossibilité d'imaginer que l'organisation vivante, parce qu'elle semble former un tout indissoluble adapté à son environnement, puisse changer autrement que du tout au tout, par saut de spéciation et non partie par partie, graduellement.

2) *Aucune autre théorie n'est véritablement venue le mettre scientifiquement en balance.*

De sorte que le darwinisme, pour s'imposer, n'a pas tant eu à affronter d'autres modèles biologiques que des présupposés idéologiques et religieux.

On ne peut en effet citer autrement que pour mémoire la multitude de petites théories qui ont tenté d'amender ou de réviser le darwinisme : l'ologenèse de Rosa (1902), le psycho-lamarckisme de Pauly (1905), le holisme de Smuts (1916), la monogenèse de Berg (1922), l'allélogenèse de Labbé (1924), l'apogenèse de Przi Bram (1929). De semblables théories sont encore produites de nos jours⁴. Aucune, néanmoins, n'a jamais rencontré plus qu'une reconnaissance d'estime.

3) Cependant, à défaut d'avoir suscité l'apparition d'une théorie capable de se substituer à lui, *le darwinisme a éclaté en différents courants allant parfois tout à fait à l'encontre de ce qu'enseignait Darwin, sans renier pourtant leur affiliation à sa pensée*⁵. Darwin, lui-même, nous le verrons, a varié dans ses principes. Ce qui a assuré et continue à assurer la prédominance quasi incontestée du darwinisme est ainsi, souligne-t-on, davantage la "métaphysique" générale du vivant qu'il promet que les stricts principes scientifiques qu'il défendait. Peut-être. Mais en fait, l'idée même d'évolution au sein du darwinisme n'a jamais fait l'objet d'une interprétation unique.

Une métaphysique du vivant capable de soulever des passions.

⁴ Voir par exemple R. Chandeboid *Pour en finir avec le darwinisme*, Montpellier, Ed. Espaces 34, 1993.

⁵ Voir T. Hoquet *Darwin contre Darwin*, Paris, Seuil, 2009.

Il faut en tous cas distinguer deux choses dans le darwinisme. D'une part, la théorie de Darwin, reposant essentiellement sur le rôle de la sélection naturelle et, d'autre part, une attitude plus générale face au vivant, pariant qu'on peut rendre compte de son ordre sans faire intervenir quelque principe ou finalité externes. Une attitude, nous l'avons montré ailleurs, accordant à la contingence le rôle essentiel dans la genèse et la détermination des formes vivantes (voir 2. 6. 15.). Le darwinisme, ainsi, engage toute une vision du monde et cela explique le ton militant et volontiers sectaire avec lequel il peut être critiqué et surtout défendu, ce qui est plus surprenant. Car les thèses de Darwin - malgré l'opposition de l'évêque d'Oxford Wilberforce, contre lequel Thomas Huxley se fit, selon ses propres termes, le "bouledogue de Darwin", répétant notamment qu'il préférerait être un singe perfectionné plutôt qu'un Adam dégénéré - les thèses de Darwin furent très loin de soulever les refus enflammés que la légende leur prête ; une légende pourtant soigneusement entretenue⁶. Le darwinisme fut peut-être la première théorie qui, pour se formuler, aura nécessairement eu besoin de se penser comme révolutionnaire et outrageante vis-à-vis des idées reçues, au point de paraître en retirer comme une sorte de légitimité. Cette attitude deviendra fort répandue au XX^e siècle. Il suffit de songer, par exemple, à la psychanalyse. Mais en fait, il est peu de théorie aussi institutionnalisée que le darwinisme, qui représente, avec le freudisme, l'un des rares cadres de pensée formulés au XIX^e siècle qui fait encore école de nos jours.

Ce cadre de pensée, fondé sur un principe de contingence, Darwin n'est nullement le premier à l'avoir défendu - on peut notamment le faire remonter aux atomistes antiques. Mais Darwin, tout en lui donnant une dimension d'évolution, l'a fondé et développé à partir d'une démarche scientifique crédible et d'un modèle explicatif qui finira par chasser tous les autres. A l'époque où il écrivait, ces idées, il est vrai, étaient dans l'air du temps. La première édition de *L'origine des espèces*, rapporte-t-on, fut épuisée en vingt-quatre heures.

Genèse de L'Origine des espèces.

Dès 1842 et 1844, Darwin diffuse à ses amis des mémoires présentant déjà ses positions. Mais il ne se décidera pas à faire connaître autrement sa pensée avant d'apprendre que le

⁶ Voir A. Pichot. Le chapitre IX, consacré au darwinisme, est remarquable ; à l'instar de la plupart des analyses de son *Histoire de la notion de vie* (Paris, Tel Gallimard, 1993).

naturaliste Alfred Russel Wallace, parvenu aux mêmes conclusions que lui, s'apprêtait à le devancer (*On the Tendancy of Varieties to depart indefinitely from the Original Type* "Sur la tendance des variétés à s'écarter indéfiniment du type original", 1858⁷). Ce sera *l'Origine des espèces* en 1859.

Toutes les conséquences de ses idées, Darwin les avait aperçues fort tôt. Elles apparaissent ainsi dans ses *Carnets* (publiés en 1960) dès les années 1837-1839. Néanmoins, pour faire accepter son point de vue, il n'hésitera pas à en gommer les principales audaces. Cette prudence fit que, dans son second grand ouvrage, *La descendance de l'homme* (1871⁸), Darwin se retrouvera à présenter des thèses que d'autres darwiniens, comme Ernst Haeckel, avaient soutenues avant lui et notamment la fameuse affirmation que l'homme descend du singe (*Generelle Morphologie der Organismen*, 1866⁹).

Dans la sixième édition de *l'Origine des espèces* (1872), Darwin rédigera une notice historique présentant ses précurseurs ; reconnaissant ainsi à Buffon d'avoir le premier traité le sujet de manière scientifique et trouvant chez Aristote une ébauche du principe de la sélection naturelle, qu'il indique n'avoir par ailleurs clairement rencontré que chez d'obscurs naturalistes, comme Patrick Matthew (*Naval Timber and Arboriculture*, 1831). Darwin "oublie" ainsi de mentionner ou ne signale qu'en passant les idées sur la lutte pour l'existence d'Augustin Pyrame de Candolle (1778-1841), reprises par Charles Lyell, chez lequel il les découvrit sans doute¹⁰ ; ainsi que celles de Lamarck. L'influence de ce dernier sur Darwin semble avoir été beaucoup plus importante que celui-ci ne le reconnaissait. Dans sa lettre au naturaliste Asa Gray du 5 septembre 1857¹¹, qui fut publiée dans le *Linnean Journal* et qui contenait déjà, deux ans avant *l'Origine des espèces*, l'essentiel des thèses qui y sont défendues, dans cette lettre Darwin se moque des modèles adaptatifs de Lamarck et de son fameux principe selon lequel la fonction fait l'organe (voir la section précédente). Mais Darwin n'en finira pas moins par soutenir lui aussi que les variations individuelles sont causées en large partie par les conditions extérieures et l'usage.

*

La théorie de l'évolution.

L'explication qu'offre Darwin de l'origine des espèces est relativement simple :

⁷ trad. fr. *La sélection naturelle*, Paris, Reinwald, 1872. Sur Wallace, voir P. Raby *Alfred. R. Wallace*, trad. fr. Paris, Ed. de l'Evolution, 2013.

⁸ trad. fr. Paris, Reinwald, 1891.

⁹ Voir en trad. fr. E. Haeckel *L'homme ne vient pas de Dieu mais du singe !*, Herblay, Ed. de l'Idée libre, 1933.

¹⁰ Voir C. Limoges *La sélection naturelle. Etude sur la première constitution d'un concept (1837-1859)*, Paris, PUF, 1970.

¹¹ in C. Darwin *La vie et la correspondance*, trad. fr. en 2 volumes, Paris, Reinwald, 1888.

- il naît plus d'êtres vivants, animaux ou plantes, que les ressources naturelles ne permettent d'en faire vivre. Il en suit une concurrence, une lutte pour l'existence (*struggle for life*), non pas tant entre espèces d'ailleurs, qu'entre les individus d'une même espèce ;

- ces individus, c'est un fait, présentent entre eux des différences le plus souvent légères, qui apparaissent de manière aléatoire, se transmettent par hérédité et sont à même de favoriser ceux qui les portent dans leur lutte pour l'existence. Que ces différences soient aléatoires ne signifie pas, il convient de le noter, qu'elles peuvent faire apparaître n'importe quoi - il s'agit toujours de *petites* variations par rapport à un type - mais que la probabilité d'une variation particulière est sans rapport avec sa possible utilité. L'apparition spontanée d'un pelage plus clair, par exemple, n'est pas plus fréquente dans les régions polaires qu'ailleurs.

Que la sélection naturelle agisse au niveau des individus et suppose chez eux une transmission héréditaire de leurs caractères différentiels, c'est ce qui distinguait Darwin de Wallace, pour lequel la sélection s'exerçait entre espèces au sein d'une même région¹².

Les individus qui portent des différences favorables à leur survie, ainsi, sont naturellement sélectionnés et ce phénomène, exactement comparable à la sélection que les éleveurs appliquent à leur cheptel, accumule à la longue ces différences jusqu'à transformer entièrement une espèce en une nouvelle.

Principes d'élevage

Nous l'avons vu, considérant les pratiques d'élevage, Buffon et Lamarck furent loin d'en tirer les mêmes enseignements que Darwin. C'est là en effet un point qu'étrangement personne ne souligne : la systématisation des méthodes d'élevage par sélection de variations héréditaires était relativement récente à l'époque où écrivait Darwin. Ces méthodes s'étaient généralisées en Grande-Bretagne mais elles commençaient seulement à être véritablement employées en France. Et le XVIII^e vit également l'apparition des premiers semenciers, sélectionnant les plantes les plus rentables.

Naissance de l'élevage par sélection.

Jusqu'au XVIII^e siècle, les pratiques de l'élevage furent assez anarchiques et inefficaces. L'Europe connaissait notamment de périodiques pénuries de chevaux, comme lors de la Guerre

¹² Voir J. Gayon *Darwin et l'après-Darwin*, Paris, Kimé, 1992.

de Trente ans (1618-1648), ce qui, en France, décida Colbert à créer des Haras nationaux (1665-1668), fondés sur le principe que seuls les étalons qui y étaient sélectionnés devaient être autorisés à la monte. Ce système, néanmoins, ne fonctionna guère. Outre des difficultés techniques et administratives, il se heurta au fait qu'*on ne croyait nullement que la sélection puisse améliorer les races*. C'est un thème que l'on rencontre en effet fréquemment chez Buffon : la reproduction en vase clos conduit à la dégénérescence des lignées (voir la section précédente). Cette idée sera systématisée par Claude Bourgelat, le fondateur, à Lyon, de la première école vétérinaire : les races françaises sont lourdes, grossières et l'apport de souches étrangères est indispensable pour produire de "beaux" chevaux (*Elémens de l'art vétérinaire. Traité de la conformation extérieure du cheval, de sa beauté et de ses défauts*, 1775¹³).

L'apologie du métissage freinera le développement de l'élevage.

L'apologie du métissage est toujours fréquente de nos jours. Il est vrai que la génétique des populations, nous le verrons, y conduit (voir ci-après). Mais c'est aussi un lieu commun facile à expliquer : la diversité est séduisante, la variété est plus valorisante que la répétition, les termes de "race pure" évoquent trop volontiers le racisme, etc.

D'ailleurs, l'observation semble immédiatement confirmer cet a priori. On parle en effet d'hétérosis ou de "luxuriance des métis", pour rendre compte du fait que ces derniers ont souvent une plus grande taille, une constitution plus vigoureuse et plus harmonieuse que les individus appartenant aux lignées dont ils sont issus. Néanmoins, l'élevage moderne ne prendra véritablement son essor qu'en renonçant à l'impératif du croisement et c'est un souci de rentabilité qui l'y conduira. En Grande-Bretagne, avec Robert Bakewell de Dishley (1725-1795), l'animal ne sera bientôt plus considéré que comme une pure machine à transformer de l'énergie.

Robert Bakewell et l'inbreeding.

Améliorant les essais de Jethro Tull (1674-1740) et de Lord Townshend (1674-1738), Bakewell cherchait à ce que ses moutons paient le plus rapidement possible la nourriture qu'ils absorbaient. Pour ce faire, il se mit à croiser les plus beaux spécimens - à l'aune de la taille, de la qualité de viande, etc. - à l'intérieur d'une même lignée. Cette technique exploitant la consanguinité des reproducteurs pour accroître leurs caractéristiques propres fut nommée l'*inbreeding*. Bakewell créa ainsi plusieurs races ovines et bovines et fut très rapidement imité.

Dès la fin du XVIII^e siècle, la Grande-Bretagne était devenue le premier pays où la viande n'était plus un luxe et, désormais, les sociétés d'élevage n'eurent plus qu'un seul but : standardiser des races pures. Les livres généalogiques (*Stud-Book*) apparurent en 1791. Ils étaient indispensables pour détecter les bons "raceurs", c'est-à-dire les reproducteurs transmettant le plus régulièrement leurs qualités. Le fameux pur-sang anglais fut ainsi créé à

¹³ Paris, Vve Vallat-La-Chapelle, 1775.

partir de trois reproducteurs seulement sur le seul critère de la vitesse. A la fin du XIX^e siècle, la vitesse au galop sur les hippodromes parisiens était de 13,7 mètres à la seconde sur 4 kilomètres. Elle est aujourd'hui de l'ordre de 16 m/s¹⁴.

Longtemps, la France se montra réticente et seuls les haras nationaux adoptèrent d'abord ces techniques. Au sein des écoles vétérinaires, de longs débats opposaient ceux qui prônaient toujours les croisements, comme Raoul Baron à Maisons-Alfort (*Méthode de reproduction en zootechnie*, 1888¹⁵), à ceux qui voulaient développer des races pures comme André Sanson à Toulouse (*Economie du bétail*, 1867¹⁶). Ce fut là, par rapport au pragmatisme britannique, un bel exemple de l'académisme français. Car n'intervint guère dans ces débats le seul critère qui aurait pu les trancher : l'utilité. Les haras nationaux, de fait, s'évertuaient à l'époque à produire pour l'armée un cheval de selle dont les militaires ne voulaient pas.

Les grandes races de bétail ne furent créées en France que vers 1860 et se développa alors le mythe selon lequel ces races étaient autant de crus mûris au cours des siècles et propres à certains terroirs. Il fallait sans doute ce caractère tout romantique d'enracinement, de "naturel", pour rendre acceptable la sélection exercée.

*

La sélection massale. Incertitudes concernant les fondements génétiques des caractères quantitatifs.

Darwin put donc s'appuyer sur le modèle anglais de l'élevage par sélection des variations individuelles. Ce que l'on nomme "sélection massale", qui revient à prendre pour seuls reproducteurs dans une population d'élevage les plus performants pour un critère donné.

Un modèle, toutefois, qu'ignorant tout des lois de la génétique, Darwin ne pouvait guère expliquer. Nous-mêmes n'en savons d'ailleurs pas beaucoup plus que lui concernant la reproduction et l'intensification des caractères *quantitatifs* et continus (taille, poids, intensité de la robe, etc.), les plus importants d'un point de vue économique. C'est que ceux-ci reposent sur un grand nombre de gènes (on parle de "polygènes") et subissent de manière importante l'influence du milieu. Mendel lui-même élimina de ses études les caractères variant de manière continue, comme la couleur de la fleur de certaines plantes (voir 3. 1. 23.).

En regard, les caractères *qualitatifs*, discontinus (fertilité, facilité du vêlage, etc.) reposent en général sur un nombre beaucoup plus réduit de gènes (dits "majeurs"), qui entraînent à eux seuls des effets suffisamment importants pour qu'on puisse les identifier. Le problème est que ces gènes contrôlent souvent des caractères différents : les chats blancs aux yeux bleus, par exemple, sont sourds la plupart du temps.

¹⁴ Voir L. Gallien *La sélection animale*, Paris, QSJ PUF, 1967, pp. 7-8.

¹⁵ Paris, Firmint-Didot, 1888.

¹⁶ 2 volumes, Paris, Librairie agricole de la maison rustique, 1867. Voir J-P. Digard *Animaux hybrides et métis* in (collectif) « Penser l'hérédité » *Ethnologie française* T. 24 n°1, 1994. Sanson s'opposait pourtant aux idées darwiniennes... Voir C. Bressou *Histoire de la médecine vétérinaire*, Paris, QSJ PUF, 1970, p. 104.

On ne peut guère sélectionner les individus sur un seul caractère.

C'est pourquoi il est généralement utopique de vouloir sélectionner des individus sur un seul caractère et l'on n'est par exemple jamais parvenu à sélectionner des races de caprins sans cornes¹⁷. Chez certaines lignées caprines, comme la race Saanen, l'absence de cornes est liée à l'expression d'un gène dominant P, dont l'allèle récessif p conditionne, lui, l'apparition de cornes. Les individus cornus sont donc des homozygotes pp et ceux qui sont dépourvus de cornes sont soit des homozygotes PP, soit des hétérozygotes Pp. Toutefois, P est "pléiotropique", il contrôle des caractères différents : la reproduction en l'occurrence. Les chèvres PP sont stériles. La population doit donc demeurer hétérozygote, empêchant ainsi l'élimination de p¹⁸.

Le clonage promet l'idéal de l'élevage : la race pure.

En plus des croisements, qui permettent de tirer parti de l'interaction entre génotypes différents, l'élevage moderne a donc permis également d'exploiter la valeur génétique additive des reproducteurs pour une série de caractères choisis. Toutefois, qu'il s'agisse des caractères quantitatifs ou qualitatifs, la pureté des races reste un idéal assez inaccessible car il est rare que deux parents présentant une morphologie semblable aient le même génotype. Le phénotype des individus n'exprime pas tout leur génotype. L'élevage n'atteint pas l'homozygotie parfaite et cela explique l'intérêt, pour lui, de techniques comme l'insémination artificielle, qui permet de limiter le nombre des reproducteurs et le clonage, qui seul permettrait d'obtenir des individus vraiment identiques (voir 3. 1. 22.), n'obligeant plus à maximiser un caractère, dès lors qu'on peut à volonté le multiplier.

* *

B) La sélection naturelle

3. 2. 11.

Quant aux modalités de la lutte pour l'existence, Darwin en emprunte le modèle à Thomas Malthus (*Essai sur le principe de population*, 1798¹⁹), qui l'empruntait lui-même à Benjamin Franklin (*Observations concerning the Increase of Mankind and the Peopling of Countries*, 1755²⁰) : les individus croissent en nombre de façon géométrique, tandis que les ressources, elles, n'augmentent au mieux que de manière arithmétique. *Au fondement de la*

¹⁷ Voir INRAP *Amélioration génétique des animaux d'élevage*, Paris, Ed. Foucher, 1989, pp. 63-64.

¹⁸ Pour l'explication des termes techniques, voir 3. 1. II.

¹⁹ trad. fr. Paris, GF Flammarion, 1992.

²⁰ Boston-London, J. Clarke, 1755.

théorie darwinienne, il y a donc cette loi de progression qui, nous le verrons, n'a pas grand sens.

Ne retenons néanmoins que le principe de la sélection naturelle : il naît beaucoup plus d'individus qu'il n'en peut survivre, de sorte que tout être que ses caractères particuliers favorisent a une plus grande chance de survivre et de se reproduire. Il propagera sa forme particulière par hérédité. Dès la page 44 de *l'Origine des espèces*, ainsi, tout est dit ou presque et Darwin ne s'efforcera plus, tout au long des centaines de pages restantes, qu'à surmonter les principales objections que ses principes soulèvent.

Objections que Darwin dut affronter.

En premier lieu, quelle est la cause des variations individuelles ? Nous savons aujourd'hui les expliquer génétiquement : mitose et fécondation brassent les données génétiques, déterminant aléatoirement des individus uniques dont une partie du génome n'est pas exprimée (récessivité) mais pourra l'être chez les descendants.

A l'époque, tout cela demeurait assez mystérieux et Darwin, de fait, finira par reprendre l'idée d'une transmissibilité des caractères acquis - tout comme Lamarck. Et de donner à ce propos cet exemple assez étrange : les animaux domestiques ont souvent les oreilles pendantes car ayant moins l'occasion d'être en alerte que dans leur milieu naturel, ils cessent d'utiliser les muscles de leurs oreilles (chapitre I). Il est assez étrange que Darwin, pourtant si au fait des pratiques d'élevage, ait pu envisager - d'une manière toute lamarckienne - que telle était la cause des oreilles pendantes et non un simple choix des éleveurs ou un effet dérivé des sélections qu'ils pratiquent (dans le même chapitre, Darwin parle pourtant des "corrélations", soit le fait qu'en retenant une particularité et en la sélectionnant, on modifie indirectement sans le vouloir d'autres parties de l'organisme).

D'une importante contradiction de la théorie darwinienne.

Dans la variabilité des individus, Darwin refuse ainsi finalement de voir le simple effet du hasard. La transformation des espèces, selon lui, est finalement directement guidée par l'adaptation, dont l'effet se transmet héréditairement. C'est là une modification brutale de ses propres principes, car *l'hérédité des caractères acquis réduit presque à rien le rôle de la sélection naturelle*. C'est une chose en effet que de soutenir qu'une sélection naturelle retient des caractères dont la manifestation est aléatoire. C'en est une autre que

d'affirmer que l'usage d'un organe finit par le modifier et que cette modification se transmet héréditairement. Ainsi, lorsque Darwin attribue le développement de la fourrure des animaux vivant sous des climats polaires non pas à la sélection graduelle et continue d'un caractère apparu de manière contingente mais à une spécification appuyée sur l'usage, il est très proche de Lamarck.

On a parlé d'un tournant lamarckien de Darwin, comme paraît en témoigner une lettre à Moritz Wagner de 1876. On a même pu écrire que Darwin fut "le premier lamarckiste sérieux"²¹. *En fait de darwinisme, ainsi, nous avons dès l'origine une théorie que Darwin lui-même n'a pas soutenue jusqu'au bout.*

Dans *L'origine des espèces*, la transmissibilité des caractères acquis ne prend véritablement de poids que de façon tardive (6^e édition, 1872). On rapporte que Darwin, à la fin de sa vie, doutait de l'importance du rôle de la sélection naturelle.

Dans *Les variations des animaux et des plantes sous l'effet de la domestication* (1868²²), Darwin propose une explication de l'hérédité des caractères acquis, selon laquelle chaque partie du corps participe à la composition de la semence grâce à des "gemmules", des particules émises par chaque cellule et qui sont rassemblées dans la semence ("hypothèse de la pangénèse"). C'était là une très vieille idée qu'Hippocrate déjà défendait (*De la génération*²³) et qu'Aristote réfutait, notant que les parents transmettent des caractères qu'ils ne possèdent pas encore lorsqu'ils engendrent, comme les cheveux gris et que leurs enfants ressemblent parfois davantage qu'eux à de lointains ancêtres (*De la génération des animaux*, 330-322 av. JC, 721b-722a²⁴).

De fait, nous le verrons, l'étendue et l'importance de la sélection naturelle ne cesseront d'être discutées dans les débats ultérieurs relatifs à l'évolution.

*

Une nouvelle vision du vivant à travers l'idée de sélection naturelle.

Dans le modèle darwinien, la sélection naturelle est agent de rareté. Et c'est une toute nouvelle vision du vivant qui se met en place ainsi. Traditionnellement, en effet, on louait plus volontiers la nature pour sa bonté et sa prodigalité. On a beaucoup glosé sur l'emprunt de Darwin à Malthus à ce propos. Cet emprunt, pourtant, se limite au modèle

²¹ Voir E. Schoffeniels *L'anti-hasard*, Paris, Gauthier-Villars, 1973.

²² Reproduit in C. Lenay *La découverte des lois de l'hérédité, une anthologie*, Paris, Presses Pocket, 1990.

²³ in *Œuvres complètes*, trad. fr. en 10 volumes, Paris, Baillière, 1839-1861, VII.

²⁴ trad. fr. Paris, Les Belles Lettres, 1966.

tout théorique d'une lutte pour l'existence ; c'est-à-dire non pas l'idée elle-même assez commune à l'époque mais sa *dramatisation* : une pression constante s'exerçant sur les vivants. La vie est une lutte impitoyable.

En regard, cependant, le darwinisme doit finalement bien plus aux idées de l'Angleterre industrielle et libérale de son temps²⁵. Bien plus qu'au seul Malthus, une référence alors presque obligée - à laquelle Wallace lui aussi avait d'ailleurs recours - c'est à l'économie politique que la sélection naturelle emprunte ses effets de régulation fondés sur le partage de la rareté. En bien des aspects, son jeu est assimilable à celui d'un marché.

Car tel est le destin de la biologie de n'avoir été que très rarement à même d'élaborer ses propres modèles d'intelligibilité. Son histoire est jalonnée d'emprunts - à la théorie de la gravitation, à la thermodynamique, à la théorie de l'information, etc. - et le darwinisme, de ce point de vue, ne fait pas exception.

La sélection naturelle, affirme ainsi Darwin, a deux effets essentiels : elle détermine l'extinction des individus les moins favorisés et accentue la divergence des caractères entre individus. Elle conduit ainsi à stabiliser les espèces sous les attributs les plus spécialisés. Par là même, elle atténue les conflits entre espèces dans la mesure où plus les vivants d'une même région diffèrent entre eux, affirme Darwin, plus ils peuvent être nourris en grand nombre car la concurrence entre eux est alors moindre (chap. IV). C'est pratiquement la théorie de l'avantage comparatif entre nations pour la production d'un bien chez l'économiste Samuel Ricardo²⁶.

Au total, l'effet le plus sensible de la sélection naturelle est de produire une arborescence d'espèces, ramifiées quoique nettement différenciées - toute forme intermédiaire ayant disparue. Elle favorise la progression régulière de grands groupes dominants (tous les descendants d'une même espèce originaire pouvant être regroupés au sein d'une même classe).

La sélection sexuelle.

Un autre mode de sélection intervient également, la sélection sexuelle, peu développée dans *L'origine des espèces* mais à laquelle Darwin s'intéressera davantage dans

²⁵ Ce point est néanmoins en débat, voir R. J. Richards & M. Ruse *Debating Darwin*, University of Chicago Press, 2016.

²⁶ Bonne présentation in C. P. Kindleberger & P. H. Lindert *Economie internationale*, 1978, trad. fr. Paris, Economica, 1981, p. 18 et sq.

La descendance de l'homme et la sélection sexuelle (1871 ; l'ouvrage est présenté en 2. 6. 15.).

Elle correspond à la lutte des individus mâles pour la possession des femelles ainsi qu'aux choix exercés par ces dernières. Son issue est le défaut de descendance pour les perdants. La sélection sexuelle développe ainsi chez les mâles les attributs qui leur sont les plus utiles dans leur rivalité, comme les andouillers chez les cerfs (chap. IV). Elle peut ainsi rendre compte du développement d'organes qui, comme la queue du paon, sont des aberrations du point de vue de l'adaptation (voir ci-après). Le principe de Bateman pose que, dans la nature, les mâles ont plus d'ornements car leur succès reproducteur est plus variable que celui des femelles.

Que les femelles exercent un rôle actif de choix et donc de sélection quant aux reproducteurs, c'est ce que confirment certaines études, qui mettent à jour autant de nouveaux déterminants évolutifs. Car les femelles ne semblent pas uniquement sensibles aux apparences physiques (couleurs plus vives, etc.) mais également à un comportement courageux ou au prestige social. Par ailleurs, l'imitation joue entre elles un rôle important et explique qu'un même mâle puisse aller jusqu'à accaparer pratiquement toutes les femelles d'un groupe²⁷.

La théorie de Darwin suscita finalement assez peu de réserves si l'on considère son caractère très abstrait, ses hésitations et son absence de démonstrations rigoureuses. Contre elle, en effet, on pourrait notamment faire valoir que son modèle de sélection naturelle est tout théorique (Darwin n'a d'ailleurs aucun cas avéré sur lequel l'appuyer).

*

Objections contre la sélection naturelle.

Parler d'une croissance géométrique des populations en regard d'un accroissement seulement arithmétique des ressources n'a pas grand sens, car cette croissance n'est pas indépendante des conditions extérieures et l'on peut imaginer que celles-ci suffisent à la réguler. Même si des phénomènes de surplus peuvent apparaître, il est douteux qu'ils soient la règle. De plus, en un tel cas de figure, ce serait, avec les plus vieux, les individus

²⁷ Voir W. G. Eberhard *Female control: sexual selection by cryptic female choice*, Princeton University Press, 1996.

les plus jeunes - soit les individus seuls porteurs de caractères nouveaux - qui seraient les premiers éliminés.

Mais, quoi qu'il en soit, ce que l'on invoqua le plus fréquemment à l'encontre de la théorie darwinienne fut essentiellement le fait que les couches fossiles ne nous livrent le plus souvent que des espèces nettement et non graduellement distinguées. Les formes intermédiaires manquent et avec elles les preuves d'une élimination naturelle progressive.

Objection tenant à la non-continuité des couches fossiles.

Darwin connaissait par avance l'objection. C'était déjà, nous l'avons dit, celle que Cuvier opposait à Lamarck. Il s'efforce donc d'y répondre (chap. VI). Il pense avoir expliqué, nous l'avons vu, pourquoi les espèces sont si nettement définies les unes en regard des autres et pourquoi les formes intermédiaires ont été rapidement exterminées. Ceci, plus les importantes lacunes de nos documents géologiques (chap. X), expliquent à son avis leur absence à l'état fossile.

Mais pourquoi ne rencontrons-nous pas de telles formes de transition à l'état présent ? Surtout lorsque la différenciation entre deux espèces ou entre les variétés d'une même espèce (polytypisme) tient essentiellement à une répartition géographique ? Darwin souligne le caractère graduel et fort lent, donc imperceptible, des variations conduisant à une spéciation. Par ailleurs, il pose pour règle générale que la spéciation est plus forte dans un isolat géographique. Or, selon lui, les terres sont bien plus continues de nos jours que dans le passé.

L'isolat insulaire comme facteur d'évolution.

De 1831 à 1836, Darwin avait accompli le tour du monde à bord du *Beagle*, un navire dont la mission consistait à faire des relevés cartographiques et chronométriques. En 1835, il avait été frappé par la parenté, malgré leur spécificité, des faunes d'Hawaï, des Galápagos ou des Iles malouines avec celles du continent Sud-Américain. Rien mieux que l'isolat insulaire ne pouvait le convaincre de la réalité des diversifications spécifiques par adaptation à un milieu particulier. Chaque île des Galápagos, avait-il noté, possédait sa propre espèce de pinsons et de tortues, quoiqu'elles semblassent toutes dériver d'une même forme commune sur le continent américain (*Voyage d'un naturaliste autour du monde*, 1845²⁸). Notons cependant qu'il s'agit sans doute là d'une présentation quelque peu rétrospective. Au Galápagos, a-t-on pu souligner,

²⁸ trad. fr. Paris, Reinwald, 1983.

Darwin n'a rien compris, mélangeant ses échantillons de pinsons et ne sachant pas interpréter leurs différences. Il lui faudra l'aide de l'ornithologue John Gould en 1837 pour découvrir que les pinsons sont apparentés, qu'ils ont une origine commune²⁹.

Que l'état d'isolement soit la condition même de toute spéciation, cela sera formulé pour la première fois par Moritz Wagner (*Die Darwinische Theorie und das Migrationgesetz der Organismen*, 1868³⁰) et deviendra un dogme du darwinisme, suscitant nombre de débats, dès lors que seront reconnus des phénomènes de spéciations sympatriques³¹.

On nomme *allopatrique* une spéciation issue d'un isolat et *sympatrique* la différenciation d'espèces sur un même territoire. Cette dernière possibilité a longtemps été mise en doute mais est reconnue aujourd'hui, sous deux conditions : l'adaptation à un habitat particulier de l'espèce en voie de différenciation et le fait que les gènes responsables de cette adaptation sont associés à des gènes impliqués dans la reconnaissance entre partenaires.

De plus, souligne Darwin, il serait faux de soutenir qu'on ne rencontre absolument pas d'espèces intermédiaires. Il cite le *Mustela*, une sorte de vison dont le mode de vie est mi-aquatique et mi-terrestre et qui semble ainsi comme indiquer le passage vers le retour à l'océan des mammifères marins.

Rien ne s'oppose, conclut Darwin, à ce qu'on imagine qu'une série de variations toutes utiles, donc sélectionnées peu à peu, assure graduellement la transition d'une espèce à une autre ayant des habitudes et une conformation toutes différentes ou mène à bien la formation d'un organe aussi parfait que l'œil ou l'aile. Ceci, même si des zones d'ombres subsistent, comme les organes électriques qu'on rencontre chez différents poissons très éloignés et qu'on ne saurait guère rattacher à un ancêtre commun.

Nous verrons que ces questions, en l'état actuel de nos connaissances, ne peuvent être facilement tranchées. Retenons simplement pour le moment que *Darwin pose pour axiome que la nature ne fait pas de sauts. Tout avec elle se fait graduellement, ce qui explique tout à la fois l'abondance des variétés et le faible nombre de types d'organisation et d'innovations* - par élimination des formes intermédiaires et non performantes, selon les impératifs posés par la sélection naturelle.

Les places, dans la nature, ne sont guère marquées - tout se transforme - et pourtant on ne constate pas une grande prodigalité de formes. *L'économie des formes témoigne de*

²⁹ Voir S. J. Gould *Les pierres truquées de Marrakech*, 2000, trad. fr. Paris, Seuil, 2002, chap. 8.

³⁰ Nous n'avons pu consulter cette référence.

³¹ Voir M. Schilthuizen *Grenouilles, mouches et pissenlits, les mécanismes de la spéciation*, Paris, Dunod, 2002.

leur contingence. Leur rareté est sans doute la meilleure objection que l'on peut faire au créationnisme, souligne judicieusement Darwin.

Le créationnisme

Il serait faux de croire que le darwinisme n'a cessé de rencontrer l'opposition des Eglises. Dès 1860, en fait, des théologiens se rallièrent à l'évolutionnisme. L'Eglise catholique condamna certes longtemps les thèses de Darwin mais, en 1950, le pape Pie XII admit qu'il n'y a pas d'opposition radicale entre *L'origine des espèces* et la version biblique des origines de l'homme (encyclique *Humani generis*). En 1996, le pape Jean-Paul II a reconnu de même que les principes de Darwin représentent "plus qu'une hypothèse".

C'est aux USA que les fundamentalistes protestants, soit les tenants d'une lecture littérale des Ecritures, s'opposeront de la manière la plus vive et la plus constante à la théorie de l'évolution. Celle-ci, en effet, a suscité l'écllosion du créationnisme, qui n'existait certainement pas en tant que doctrine nettement définie avant lui. Théologiquement, le créationnisme, dérivé de l'allemand *Kreatianismus*, désignait la conviction selon laquelle toutes les âmes ont été créées par Dieu plutôt que celle d'Adam seulement, qui aurait ensuite été transmise de génération en génération. Le terme n'est néanmoins plus guère employé qu'en référence au darwinisme, quoiqu'un auteur ait pu récemment s'en servir pour désigner les doctrines confiant à un demiurge la création du monde, comme le *Timée* de Platon³².

Dès les années 20, plusieurs Etats américains voteront des lois interdisant l'enseignement de la théorie darwinienne. En 1925, John T. Scopes, un professeur de sciences naturelles sera jugé au Tennessee pour avoir enseigné le darwinisme. Ces lois ne seront déclarées illégales par la Cour Suprême qu'en 1968. Reprises par certains promoteurs de "l'ordre moral", les idées créationnistes n'ont pas disparues. En 1982, une loi faillit rendre obligatoire leur enseignement dans les écoles en Arkansas³³. Depuis quelques décennies, le créationnisme se dit scientifique et entend combattre la biologie sur son propre terrain. Il parle de "dessein intelligent", dont participe le principe anthropique (voir 2. 6. 7.). Ainsi des Instituts de recherche ont-ils été créés qui éditent leurs propres revues, délivrent des diplômes, etc.

Essentiellement actif aux USA et en Australie, le créationnisme - animé par différentes officines comme l'Institute for Creation Research, dont le relais francophone est le Centre biblique européen, mettant également sur pied des expéditions pour retrouver les restes de l'arche de Noé sur le Mont Ararat (*Gn* 8 4) - le créationnisme regroupe divers courants³⁴. Certains admettent une évolution limitée à l'intérieur des espèces. D'autres, adeptes de la "Gap Theory", considèrent qu'un long temps s'est écoulé entre les événements rapportés par le premier et le deuxième verset de la *Genèse*, temps

³² Voir D. Sedley *Creationism and its critics in Antiquity*, University of California Press, 2008.

³³ Voir D. Lecourt *L'Amérique entre la Bible et Darwin*, Paris, PUF, 1992.

³⁴ Voir J. Arnould *Les créationnistes*, Paris, Cerf, 1996.

pendant lequel fossiles et couches géologiques se seraient déposés. Les créationnistes stricts, enfin, rejettent purement et simplement toute donnée scientifique qui n'est pas en accord avec la Bible.

Plus que le respect littéral de l'enseignement biblique, le trait commun des courants créationnistes est le refus de considérer que l'homme lui-même est issu d'un processus évolutif contingent. Car si Dieu a fait l'homme à son image, il ne peut que l'avoir exclu, par là-même, du reste de la Création. Pour ne pas être aussi naïvement créationnistes, il n'est pas certain que les autres confessions aient clairement débrouillé ce point. D'ailleurs, judaïsme et islam ont également leurs créationnistes.

L'homme descend du singe.

Les unités de plans d'organisation au sein des classes que l'anatomie comparée mettait en lumière (voir la section précédente) s'expliquent selon Darwin par une unité de descendance. Contre Linné (voir ci-dessus), il ne faut donc pas dire que les caractères donnent le genre mais le contraire (chap. XIV). Les espèces s'engendrent les unes les autres et le genre n'est que la trace de cet engendrement. Et Darwin de rencontrer à présent l'obstacle de la stérilité des hybrides, soulignée par Buffon (voir ci-dessus), qu'il s'efforce d'amoinrir dans la mesure où elle marquerait une barrière infranchissable entre espèces et serait la marque de leur irréductibilité (chap. IX).

De tout cela, une conclusion s'imposait : l'homme descend du singe. C'est là un point que, par prudence, *L'origine des espèces* n'envisage aucunement et dont Darwin ne traitera que dans *La descendance de l'homme*.

C'est en revanche ce que n'avait pas hésité à soutenir Lamarck (*Recherches sur l'organisation des corps vivants*, 1802, II^o partie, pp. 92-93³⁵), affirmant que l'homme a acquis progressivement son état d'organisation, comme en témoigne la position centrale du trou occipital, déjà adapté à la station debout chez l'orang-outang et plus encore chez le Nègre, où il est néanmoins plus excentré que chez le Blanc (sic).

* *

C) Le darwinisme après Darwin.

3. 2. 12.

Weismann et la remise en cause de l'hérédité des caractères acquis.

Après Darwin, le darwinisme va être conceptuellement défini principalement par August Weismann. Il en éliminera la théorie de l'hérédité des caractères acquis et le

³⁵ Paris, Corpus Fayard, 1986.

conjuguera avec les premiers acquis de la génétique. Cette dernière, fondant le caractère aléatoire des variations individuelles, donnera pleinement leur essor aux principes darwiniens³⁶.

D'August Weismann, on retient généralement qu'il coupait la queue à des générations de souris pour montrer que celles-ci continuaient à naître pourvues d'un appendice caudal intact. Il fait en effet état de telles expériences dans *La prétendue transmission héréditaire des mutations* (1888³⁷). S'il entendait rendre ainsi insoutenable le lamarckisme, ses expériences n'avaient pourtant pas grand-chose à voir avec le principe lamarckien de la traduction héréditaire d'une réaction vitale, *active*, à une pression extérieure compromettant l'adaptation des vivants³⁸. Weismann le savait et il admettait que ses expériences ne tranchaient pas la question (p. 441).

Comment une idée scientifique peut passer pour être réfutée par une expérience qui ne l'infirmes pas du tout.

Selon Lamarck, le caractère acquis par habitude ne se transmet héréditairement que s'il a directement trait à l'adaptation de l'espèce. La transmission héréditaire ne concerne pas n'importe quel trait - sinon, une pratique étendue sur des siècles comme la circoncision suffirait à l'infirmes. Weismann n'apporte pourtant pas beaucoup plus d'argument que ce dernier exemple et on peut lui objecter que si en coupant la queue des souris on provoquait un déséquilibre statique compensé par un accroissement de la musculature des pattes, cette modification-là deviendrait peut-être héréditaire mais certainement pas, en effet, la disparition de la queue³⁹. Mais *dans un domaine non axiomatisable comme dans les sciences dures, c'est toujours le raisonnement le moins compliqué, le plus rudimentaire qui l'emporte*. A ce compte, Weismann "réfuta" donc l'idée d'hérédité des caractères acquis.

Weismann voulait seulement montrer que rien n'atteste la transmission des caractères acquis et notamment des mutilations. Le lamarckisme semblait jusque-là conforté par une opinion communément admise. Les chiens auxquels de génération en génération on a coupé les oreilles et la queue transmettent ces défauts à leurs descendants, lit-on dans *l'Histoire naturelle* de Buffon ! (*De la dégénération des animaux*, 1766). L'idée

³⁶ Voir D. Becquemont *Darwin, darwinisme, évolutionnisme*, Paris, Kimé, 1992.

³⁷ Traduction française des textes cités in A. Weismann *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (Paris, Reinwald & Cie, 1892).

³⁸ Voir M. Caullery *Le problème de l'évolution*, Paris, Payot, 1931, pp. 414-416.

³⁹ Voir M. Delsol *L'hérédité des caractères acquis*, Paris, QSJ PUF, 1998.

d'une hérédité des caractères acquis est fort ancienne et s'imposera jusqu'à la fin du XIX^e siècle. Charge lui serait désormais d'apporter la preuve de ses conclusions. Quant au darwinisme, déclare Weismann, il doit lui s'efforcer d'expliquer la transformation des espèces sans hérédité des caractères acquis ; c'est-à-dire de considérer les variations individuelles comme purement aléatoires. Cela ne pouvait avoir lieu sans peine et, de fait, l'idée d'une transmission héréditaire des caractères acquis connut encore bien des avatars, dont le plus célèbre est le lyssenkisme.

Le lyssenkisme

Après que Weismann eût montré, non pas que l'idée de l'hérédité des caractères acquis était fausse mais que rien de positif ne permet de la valider, certains ne s'estimèrent pas quittes en effet de cette démonstration. Les lamarckiens, d'abord, évidemment, dont la malheureuse affaire Kammerer, compromit néanmoins les positions.

Au début du siècle, le naturaliste viennois Paul Kammerer (1880-1926) assura avoir apporté la preuve d'une transmission de caractères acquis. Il étudiait le crapaud "accoucheur" (*Alytes obstetricans*), dont une particularité est de s'accoupler sur la terre ferme et non dans l'eau. Aux doigts, le mâle ne possède pas les callosités normalement nécessaires pour maintenir la femelle en milieu aqueux. Or Kammerer prétendit qu'en obligeant ces crapauds à s'accoupler dans l'eau, il avait fait apparaître aux doigts des mâles les callosités typiques, lesquelles se transmettaient à leur descendance. En 1926, cependant, Kammerer fut accusé de supercherie et se suicida. Certains, depuis, ont pris sa défense⁴⁰. Mais l'on n'a plus entendu parler des crapauds accoucheurs... Quelques années plus tard, pourtant, l'idée revenait, en URSS cette fois, avec le biologiste Trofim Lyssenko (1897-1976) qui imposa le dogme de la transmission des caractères acquis à la science officielle soviétique de 1934 à 1964. Cela se traduisit en agriculture par des pratiques le plus souvent inutiles et parfois catastrophiques⁴¹.

Lyssenko reprenait les idées d'un certain Ivan Mitchourine, un agronome qui estimait possible de créer de véritables hybrides végétaux par greffe aussi bien que par reproduction sexuelle. Or, cela est génétiquement impossible, sauf à admettre que des cellules somatiques, en l'occurrence celles du greffon, peuvent modifier le code génétique du porte-greffe. Or tel était bien ce que Lyssenko, comme certains lamarckiens⁴², reprochaient à "l'absurde thèse de Weismann" : de rendre le matériel génétique indépendant de l'organisme et de son environnement.

Pour Lyssenko, l'hérédité était inhérente non seulement aux chromosomes mais encore à chacune des cellules du corps (voir ci-dessus la théorie darwinienne de la pangenèse). Il assimilait les

⁴⁰ Voir A. Koestler *L'étreinte du crapaud*, 1971, trad. fr. Paris, Calmann-Lévy, 1972.

⁴¹ Voir D. Joravsky *The Lyssenko Affair*, Cambridge (Mass.), Harvard University Press, 1970.

⁴² Voir A. Giard *Controverses transformistes*, Paris, Naud, 1904, qui défend justement la possibilité qu'un greffon agisse sur la descendance du porte-greffe (pp. 148-149).

conceptions de Weismann et de Thomas Morgan au fixisme et les accusait de démobiliser ceux qui luttent pour l'amélioration des semences (*Agrobiologie, génétique, sélection et production des semences*, 1953). Il entendait, lui, créer des espèces végétales nouvelles et de meilleur rendement et sauver ainsi l'agriculture soviétique. Passées quelques expériences heureuses, néanmoins, les résultats ne furent guère au rendez-vous⁴³. Dès lors, l'idéologie s'en mêla : force était de souligner que la génétique était incompatible avec le matérialisme dialectique ! *Comment créer l'homme nouveau, en effet, si l'on ne pouvait environnementalement modifier ses caractères héréditaires ?* Ce ne pouvait être là qu'une opinion réactionnaire ! Dès 1929, le gouvernement soviétique avait officiellement adopté le lamarckisme. Lyssenko triomphait. Soutenu par un pouvoir dictatorial, un esprit médiocre ne rencontre guère de difficulté à imposer ses idées. Les brutalités policières eurent tôt fait de réduire au silence ses détracteurs, comme Nikolaï Vavilov⁴⁴.

En France, le lyssenkisme fut, un temps, bien accueilli par une intelligentsia alors assez majoritairement marxiste. S'aveuglait-elle de manière idéologique, ou de manière circonstanciée en croyant réellement aux progrès qu'on lui rapportait ? Il est difficile d'en juger a posteriori et les histoires du lyssenkisme n'y suffisent pas⁴⁵. Beaucoup de scientifiques, d'emblée, le récuserent : comme Julian Huxley (*La génétique soviétique et la science mondiale*, 1949⁴⁶), Jean Rostand ou Jacques Monod, dont l'affaire précipita la rupture avec le Parti communiste⁴⁷.

Mais les intellectuels ? Dans la présentation qu'il donne dans la revue *Europe* du *Rapport sur la situation dans la science biologique* de Lyssenko (octobre 1948), Aragon, par exemple, ne perd pas toute objectivité. Il ne manque pas de souligner, notamment, que le lyssenkisme n'a pas grand-chose à voir avec le lamarckisme et qu'assimiler le mendélisme au fixisme est un "extraordinaire contresens" (p. 179). Pourtant, il objecte également à Monod les "preuves irréfutables" apportées par le lyssenkisme. Se laisse-t-il duper sincèrement ou volontairement, parce que cela l'arrange ? Probablement, comme toujours dans ce genre de cas, un mélange des deux.

En URSS, la critique ouverte du stalinisme permit de faire disparaître le lyssenkisme, qui subissait de plus en plus de critiques ouvertes. A Brno, la statue de Mendel fut remise sur son socle. Depuis lors, cependant, certains, ici ou là, ont cherché à démontrer la transmissibilité héréditaire de caractères acquis, parlant par exemple d'un "héritage épigénétique"⁴⁸ ou du rôle de la pression environnementale dans l'expression des gènes. Or ces idées sont revenues en force avec ce que l'on nomme aujourd'hui « l'épigénétique » (voir 3. 1. 24. et ci-après). Cela ne valide pas a posteriori les thèses lyssenkistes mais cela invite à ne pas trop vite ranger Lamarck parmi les auteurs totalement dépassés, ainsi qu'à se demander si le principe de hasard génétique qu'aura consacré le darwinisme

⁴³ Voir J. Medvedev *Grandeur et chute de Lyssenko*, 1971, trad. fr. Paris, Gallimard, 1971. Voir la préface de J. Monod.

⁴⁴ Voir R. Conquest *La grande terreur*, 1990, trad. fr. Paris, Bouquins R. Laffont, 1995, p. 756 et sq.

⁴⁵ Voir par exemple D. Lecourt *Lyssenko. Histoire réelle d'une "science prolétarienne"*, Paris, Maspéro, 1976.

⁴⁶ trad. fr. Paris, Stock, 1950.

⁴⁷ Voir F. Jacob *La souris, la mouche et l'homme*, Paris, O. Jacob, 1997, p. 47 et sq.

⁴⁸ Voir E. Jablonka & M. J. Lamb *Epigenetic Inheritance and Evolution*, Oxford University Press, 1995.

plus qu'à une vérité établie ne correspondit pas surtout à un parti-pris idéologique ou, en d'autres termes, à un dogme.

La génétique rejoint le darwinisme.

Pour Weismann, toute hérédité est logée dans un "plasma germinatif", au cœur du noyau des cellules. Les chromosomes en sont le support apparent et il est composé de "biophores", dont la composition et l'organisation particulière en "déterminants" commandent la nature propre de la cellule. Le plasma germinatif est réduit de moitié lors de la gamétogenèse et la recombinaison des deux moitiés mâle et femelle lors de la fécondation est directement à la source des variations individuelles.

Weismann, ainsi, fut peut-être le premier à comprendre les effets sur la diversité biologique du brassage génétique issu de la sexualité. Si l'on considère que, toutes proportions gardées, le plasma germinatif joue le rôle de notre moderne génome et que ses déterminants, les "biophores", sont assimilables aux gènes, c'est le schéma de base de la génétique contemporaine que Weismann a assimilé au darwinisme.

Si plasma germinatif et génome reposent tous deux sur un même schéma explicatif, ils ne sont pourtant guère comparables dans le détail⁴⁹.

Le néo-darwinisme.

Plus encore, ce que Weismann a ainsi défini c'est, de nos jours encore, non seulement la forme la plus courante du darwinisme - nommée "néo-darwinisme" - mais également l'interprétation largement dominante des phénomènes biologiques.

Transmis de génération en génération, indépendamment des influences extérieures, le plasma germinatif est potentiellement immortel, souligne Weismann (voir 3. 3. 36.). En regard, le *soma*, l'organisme, a pour rôle essentiel de l'abriter et de le conserver. D'où une fameuse formule : "une poule n'est qu'un moyen imaginé par l'œuf pour que soit pondu un autre œuf".

Privé de l'hérédité des caractères acquis, le modèle darwinien n'est plus soutenu que par la sélection naturelle ; seul discriminant des variations individuelles issues d'un processus aléatoire de recombinaison sexuée. Weismann installe le hasard et l'accident seuls à la source des phénomènes de mutation et du vivant tout entier. Il en fait la question

⁴⁹ Voir A. Pichot *Histoire de la notion de gène*, Paris, Champs Flammarion, 1999, chap. IV.

la plus fondamentale soulevée par le darwinisme⁵⁰. Et il élimine pratiquement l'idée d'évolution ; soit le modèle d'un développement continu dirigé du plus simple au plus complexe. Il souligne, au contraire, le rôle important des régressions dans la spéciation (*La régression dans la nature*, 1886)⁵¹.

Weismann a donné au darwinisme sa forme la plus épurée. La génétique naissante lui a offert la possibilité d'être plus darwinien que Darwin lui-même, obligé, nous l'avons vu, de réintroduire l'hérédité des caractères acquis. Le darwinisme ultérieur, toutefois, éprouvera de grandes difficultés à conjuguer les thèses de Weismann avec le rythme et les modalités apparentes de l'évolution.

*

Hugo de Vries. L'évolution par sauts brusques.

Le XX^e siècle était à peine né que le botaniste hollandais Hugo de Vries substituait à l'idée darwinienne et weismannienne d'une spéciation par accumulation graduelle de petites variations un modèle selon lequel les espèces apparaissent par sauts brusques, sans intermédiaires, au gré de mutations aléatoires (*Espèces et variétés, leur naissance par mutation*, 1903⁵²).

C'est à Linné qu'il fut donné d'être l'un des premiers à observer un cas de mutation héréditaire. En 1742, l'un de ses étudiants découvrit une plante inconnue proche de l'espèce *Linaria vulgaris*. Linné la nomma *Peloria*, la monstreuse. Sa différence essentielle avec les autres linaires était de ne porter qu'un seul éperon à la base de sa corolle et non cinq. Elle se reproduisait. Il s'agissait donc d'une espèce nouvelle. Linné parla de "mutation" (D. Rudberg *Dissertatio botanica de Peloria*, 1744 in Linné *Amoenitates academicae*, 1749, I⁵³). Mais comment en expliquer l'origine ? On fut d'avis qu'il ne pouvait s'agir que d'un hybride entre deux espèces de plantes (N. Dahlberg *Metamorphosis plantarum sub praesidio C. Linnei propositus*, 1755 in Linné *Amoenitates academicae*, 1788, LV⁵⁴). Finalement, Linné lui-même admit la possibilité d'une transmutation entre espèces ; au point de finir par dire que seuls les genres ont été créés tels que nous les rencontrons et, par hybridation, ont donné naissance à toutes les espèces. Dans les dernières éditions de son *Systema naturae*, il biffa l'affirmation selon laquelle l'apparition de nouvelles espèces ne se produit jamais.

L'origine des espèces rapportée à des mutations et non à des variations graduelles.

⁵⁰ Voir D. Buican *La révolution de l'évolution*, Paris, PUF, 1989, p. 309 et sq.

⁵¹ Voir J. Gayon *Darwin et l'après-Darwin*, Paris, Kimé, 1992, p. 417.

⁵² trad. fr. Paris, Alcan, 1909.

⁵³ *Holmiae*, 1749.

⁵⁴ *Erlangae*, 1788.

Pour de Vries, les "pangènes" - ils deviendront par la suite nos "gènes"⁵⁵ - logés dans les chromosomes, étaient les unités de base de l'hérédité. Chacun en portait un caractère distinct ; comme les "biophores" de Weismann, auxquels ils servirent d'ailleurs de modèle.

De Vries distinguait ainsi les *fluctuations*, exprimant les caractères latents (récessifs) logés dans les pangènes et les *mutations*, affectant la nature même de ces pangènes. Les fluctuations, selon lui, déterminaient l'apparition des variétés au sein des espèces et aux mutations correspondait la formation d'espèces nouvelles. L'effet des premières était "génotypique" et celui des secondes "phénotypique". L'origine des espèces était rapportée à de grandes mutations et non à l'accumulation utile de petites variations graduelles. Le rôle directif de la sélection naturelle dans l'évolution était ainsi remis en cause, puisqu'elle n'avait plus à faire le tri entre différentes orientations représentées par autant de variations, chaque mutation se révélant immédiatement viable ou non.

Le mutationisme de De Vries fut d'abord compris comme une réfutation du darwinisme. En fait, après Cuvier (voir ci-dessus), De Vries introduisait, au cœur de l'évolutionnisme, un débat qui n'est toujours pas clos.

*

Le mutationisme.

Les conclusions d'Hugo De Vries s'appuyaient surtout sur l'étude des mutations affectant une plante, l'*Oenothère de Lamarck*. Mais en fait, beaucoup de ces mutations correspondaient sans doute à des aberrations chromosomiques.

Nous ne croyons plus, aujourd'hui, en effet, qu'une seule mutation puisse suffire à créer une espèce. Néanmoins, le mutationnisme, soit l'idée que les espèces se forment soudainement par "sauts", n'a pas disparu, loin de là. On parle de "saltationnisme" ou de "ponctualisme"⁵⁶.

⁵⁵ D'une façon générale, les développements ci-après supposent que l'on se réfère à la section 3. 1. II. 2. qui présente les concepts de base de la génétique. Nous n'y renverrons plus.

⁵⁶ Voir L. Thaler *Le nouveau saltationnisme* in (collectif) *De Darwin au darwinisme*, Paris, Vrin, 1983.

Les idées de De Vries furent notamment reprises par le zoologue Richard Goldschmidt (*The material basis of evolution*, 1940⁵⁷), qui désignait les mutants comme autant de "monstres prometteurs" à l'origine d'espèces nouvelles. Quant au punctualisme, il fut défendu plus tard avec un certain fracas par les paléontologues Stephen Jay Gould et Niles Eldredge (*Punctuated equilibria: An alternative to Phyletic gradualism*, 1972⁵⁸).

Observant les séries fossiles d'invertébrés (trilobites) au Secondaire et au Tertiaire, ces deux auteurs constataient que les espèces y demeurent inchangées pendant des millions d'années, pour disparaître subitement, sans transition décelable avec celles qui les relaient. Ainsi, sur le long terme, l'*anagenèse*, c'est-à-dire l'évolution phylétique (à l'intérieur des lignées) est faible. L'essentiel du changement évolutif est ponctuel. Il correspond à des épisodes de *cladogenèse* (de divergence des lignées), à des événements de spéciation qui sont autant de crises venant ponctuer de longues périodes d'équilibre ou "stases" et qui semblent correspondre à des changements écologiques majeurs venant redistribuer, par sélection naturelle, l'ordre des vivants.

Parce qu'il revient à dire qu'hormis lors de telles crises de spéciation, les espèces n'évoluent pratiquement pas où plutôt ne tendent nullement à varier et de là à évoluer - de sorte que le moteur de l'évolution, ainsi, ne peut être l'accumulation de petites variations graduelles guidée par la sélection naturelle - le mutationnisme ne pouvait qu'être rejeté par le darwinisme orthodoxe.

Il n'en souligne pas moins un problème essentiel, lié au constat d'une différence de rythme d'évolution entre anagenèse et cladogenèse. Il s'agit ainsi de savoir si ces deux phénomènes correspondent au même processus ou s'il ne convient pas, au contraire, de distinguer, comme De Vries, entre fluctuations et mutations, entre variation et spéciation, soit entre une micro et une macro évolution⁵⁹. *C'est que la théorie darwinienne a toujours rencontré un évident problème : l'histoire de la vie, telle que nous la livrent les données paléontologiques, ne la valide apparemment pas.*

Les grandes étapes de l'histoire de la vie

Pendant la plus grande partie de l'histoire de la vie, il n'a existé que des bactéries.

⁵⁷ New Haven, Yale University Press, 1940.

⁵⁸ in T. J. Schopf (Ed.) *Models in Paleobiology*, San Francisco, Freeman, 1972.

⁵⁹ Voir C. Devillers & J. Chaline *La théorie de l'évolution*, Paris, Bordas, 1989, chap. 11.

La vie est sans doute apparue sur la Terre il y a 3,8 ou 3,5 milliards d'années (voir 3. 1. I.). De cette date et pendant deux milliards d'années, les bactéries, c'est-à-dire des organismes unicellulaires procaryotes marins, régneront sans partage, se séparant en eubactéries et archéobactéries.

Il y a 2 milliard d'années, néanmoins, apparurent les premières cellules eucaryotes⁶⁰, sans doute issues de la fusion de cellules procaryotes (archéobactéries), comme semble notamment l'indiquer le fait que les mitochondries ont conservé une membrane et un brin d'ADN propres, avec une structure en mosaïque qui ne se rencontre que chez les archéobactéries⁶¹. Les eucaryotes semblent cependant avoir reçu de nombreux gènes et blocs de gènes d'eubactéries, selon un type de transfert "latéral" connu chez les unicellulaires, alors que les lignées n'étaient encore, aux débuts de la vie, sans doute que peu distinctes, de sorte qu'il faut parler pour cette époque moins d'organismes que de gènes pratiquement libres.

Lors de l'Antécambrien (de - 2, 5 milliards d'années jusqu'à - 600 millions d'années), les premiers organismes pluricellulaires, les métazoaires, tendront à s'autonomiser, visiblement sans grand succès, comme en témoigne la faune découverte sur le site d'Ediacara (sud de l'Australie). Un cul-de-sac évolutif dont les organismes ne peuvent être rattachés à aucune des espèces actuelles, ni même à des fossiles ultérieurs.

Voilà, quant à l'essentiel, l'histoire de la vie sur la Terre : il a fallu deux milliards d'années pour que plusieurs cellules ne fassent qu'un seul être et qu'en même temps soit inventée la sexualité. Celle-ci apparaît déjà sous une forme primitive chez certaines bactéries, comme *Escherichia coli* et, en alternance, chez les Protistes. Avec elle est apparu le brassage génétique entre les générations et, ainsi, une capacité des organismes à se transformer différente - beaucoup plus fréquente mais aux effets peut-être moins considérables - de celle apportée par des mutations pouvant affecter le génome ; lesquelles sont relativement rares (elles affectent en moyenne 1/10⁶ cellules)⁶². Tout le reste est intervenu, par comparaison, en un temps ridiculement court : un peu plus de 500 millions d'années. Sachant que la découverte, dans les années 50, de dépôts glaciaires dans des régions situées à de très basses latitudes a conduit à imaginer qu'entre -740 millions et -700 millions d'années, la Terre a pu être

⁶⁰ Rappel : dans les cellules procaryotes, l'ADN n'est pas isolé des autres composants cellulaires. Ce sont essentiellement les bactéries et les algues bleues. Dans les cellules eucaryotes, en revanche, les chromosomes sont logés dans un noyau séparé du reste de la cellule par une enveloppe membranaire. On distingue parmi elles des organismes unicellulaires (les Protistes ; environ 30 000 espèces) et pluricellulaires ; la limite entre eux pouvant être fort diffuse : certaines espèces d'Algues vertes (*Chlorophycées*) ainsi sont unicellulaires (*Chlorococcales*), pluricellulaires (*Ulvales*) ou existent sous les deux formes (*Volvocales*). Au total, les eucaryotes forment quatre règnes : Protistes, Champignons, Végétaux, Animaux. Les procaryotes étant le cinquième.

⁶¹ Voir L. Margulis *Origin of eukaryotic cells*, Yale University Press, 1970. Sur la symbiose intracellulaire ou endosymbiose, voir M.-A. Selosse *La symbiose*, Paris, Vuibert, 2000.

⁶² D'après P. Van Gansen & H. Alexandre *Biologie générale*, Paris, Masson, 1997, p. 228. On cite également le chiffre d'environ 10⁻⁷ mutations par gène et par génération cellulaire chez des organismes simples comme les bactéries (il est beaucoup plus difficile de fournir une mesure pour les organismes multicellulaires complexes, faute de pouvoir appréhender précisément chez eux le nombre de divisions cellulaires).

entièrement recouverte de glace – une hypothèse formulée en 1992 par Joseph Kirschvink, qui a depuis été confortée par différents indices. Comment la vie a-t-elle pu survivre dans un tel environnement ? On imagine qu'elle a pu profiter de quelques anomalies thermiques (volcans), que la glaciation n'a pas concerné les océans équatoriaux ou qu'elle n'y a été que légère.

L'explosion cambrienne.

Les organismes multicellulaires apparurent presque d'un seul coup il y a 540 millions d'années. C'est ce que l'on nomme "l'explosion cambrienne". Celle-ci fut si brusque que certains, dès qu'elle fut connue, ne manquèrent pas d'y voir un acte divin de création⁶³. On l'explique plus volontiers de nos jours par un phénomène d'effet de serre, après une période de glaciation globale – sachant qu'en fait d'explication, cela revient au mieux à constater une concomitance. L'explosion ne tint sans doute pas à une cause unique.

En quelques millions d'années, à peu près tous les grands phylums apparaissent, ainsi que leurs embranchements – c'est-à-dire tous les animaux actuels (éponges et cnidaires exceptés). On ne connaît pas le dernier ancêtre commune des animaux à symétrie bilatérale, dont la diversité a explosé au Cambrien et qui, selon les hypothèses, aurait pu ressembler à un ver plat ou à un ver annelé. Dès l'Ordovicien, toutes les branches principales du règne animal sont présentes⁶⁴. La terre ferme commence à être conquise à la fin de cette période. Mais au même moment, 22% des familles d'invertébrés marins disparaissent.

Des extinctions massives ponctuent l'histoire de la vie.

L'histoire de la vie, en effet, sera marquée à la fois par l'apparition étagée de nouveaux ordres et classes (les mammifères au Trias ; les oiseaux au Jurassique ; les angiospermes à la fin du Crétacé, etc.) et par des extinctions massives d'espèces et leur remplacement. On ne sait pas plus expliquer les unes que les autres, même si de nombreuses hypothèses ont été émises.

Au Silurien, ainsi, et au Dévonien, une centaine de familles au total auront été remplacées. L'extinction la plus massive aura lieu à la fin de l'ère primaire, à la limite du Paléozoïque et du Mésozoïque (- 240 millions d'années). De 80% à 96% des espèces d'invertébrés et 17% des classes animales disparaîtront. Depuis lors, c'est-à-dire du Trias (- 235 millions d'années) à nos jours, 600 familles nouvelles d'animaux apparaîtront *mais aucun embranchement supérieur nouveau*.

Deux phases importantes d'extinction surviendront encore à la fin du Trias (- 195 millions d'années) et du Crétacé (- 65 millions d'années). Cette dernière extinction ne fut pas la plus importante mais elle est la plus connue, car c'est alors que disparurent les dinosaures.

⁶³ Voir par exemple R. I. Murchison *Siluria: the History of the Oldest Known Rocks Containing Organic Remains*, 1839, London, J. Murray, 1854.

⁶⁴ Voir M. & D. McMenamin *The Emergence of Animals: the Cambrian Breakthrough*, Columbia University Press, 1990.

La fin des dinosaures.

Une soixantaine d'hypothèses ont été avancées pour l'expliquer, notamment celle de Luis & Walter Alvarez, qui repose sur l'impact d'une météorite sur la Terre provoquant un nuage de poussière privant les plantes de lumière et les dinosaures, par là même, de nourriture (*Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction*, 1980⁶⁵). Ceci, bien qu'aucune extinction de masse n'ait apparemment eu lieu concernant la flore !⁶⁶

On a beaucoup débattu de cette hypothèse, laquelle connut d'abord un grand succès au cours des années 80, avant d'être contestée, surtout du point de vue de la concentration apparemment anormale en iridium et autres éléments rares des couches sédimentaires témoins sur lesquelles elle se fonde, puis de revenir en grâce après qu'ait été infirmée la principale hypothèse concurrente, incriminant un hiver "nucléaire" provoqué par l'éruption en Inde de gigantesques coulées de lave (le phénomène aurait été beaucoup plus long et son impact bien moindre qu'on ne l'imaginait).

Toutefois, que l'impact d'une météorite soit ou non attesté, il reste que le plus surprenant est qu'on puisse présenter comme une explication possible une hypothèse qui n'explique rien du tout, puisqu'elle réfère une extinction sélective - dinosaures et ammonites disparurent mais non les poissons, tortues, oiseaux et mammifères ; la moitié des familles de crocodiles dont tous les géants - à un phénomène global et rapporte à un événement ponctuel (la chute d'une météorite) un processus qui prit 500 000 ans. Certains affirment même que l'extinction des dinosaures s'amorça bien avant la fin du Crétacé⁶⁷.

On peut néanmoins comprendre la faveur dont bénéficie ce genre d'explication du point de vue ponctualiste que nous avons présenté : si l'évolution n'intervient pas graduellement, les aléas environnementaux deviennent comme son premier moteur. Le hasard décide de tout et l'histoire de la vie est d'abord portée par les vicissitudes de son environnement. L'hypothèse d'Alvarez aura marqué le retour du catastrophisme dans les sciences du vivant⁶⁸.

On rapporte ainsi à une crise climatique (refroidissement), *plutôt qu'à un processus graduel*, il y a 34 millions d'années, d'importantes modifications ayant frappé les mammifères (apparus il y a 150 ou même 200 millions d'années) : baisse de leur taille moyenne, disparition des lémuriniens, première diversification des anthropoïdes⁶⁹.

*

⁶⁵ *Science*, 208, 1980, pp. 1095-1108. Voir également W. Alvarez *La fin tragique des dinosaures*, 1997, trad. fr. Paris, Pluriel Hachette, 1998.

⁶⁶ D'autres imaginent également que l'impact d'un autre astéroïde, il y a 200 millions d'années, aurait éliminé les reptiles faisant concurrence aux dinosaures et permis la singulière augmentation de la taille de ces derniers.

⁶⁷ Voir N. Macleod & G. Keller *Cretaceous-Tertiary. Mass Extinctions. Biotic and Environmental Changes*, London, WW Norton & Cy Ltd, 1996.

⁶⁸ Voir C. Babin *Autour du catastrophisme*, Paris, Vuibert-Adapt, 2005.

⁶⁹ Voir J. Hartenberger *Une brève histoire des mammifères*, Paris, Belin/Pour la Science, 2001.

Les saccades de l'évolution.

Ce sommaire exposé des étapes de la vie est suffisant pour mettre en lumière le problème du rythme de l'évolution, sa progression par saccades, marquée par de brusques poussées et de non moins vifs reculs. Encore ne s'agit-il là que des grandes classes animales et végétales. Au niveau inférieur des espèces, le rythme des transformations est plus lisse.

On note par exemple que, chez les Equidés, un nouveau genre est apparu régulièrement tous les 6,5 millions d'années. Il reste néanmoins impossible d'établir un taux d'évolution pour un organisme considéré dans son ensemble, car trop de caractères différents varient de manière non-coordonnée⁷⁰.

L'évolution s'est-elle épuisée depuis une centaine de millions d'années ou s'est-elle au contraire accélérée en changeant de dimension ?

Au cours des dernières 60 millions d'années, le nombre des espèces semble avoir régulièrement cru - mais les estimations, ne serait-ce que pour les espèces existantes, varient fortement, de 14 à 30 millions d'espèces. Aucun nouveau genre, en revanche, n'est apparu. Cela a fait dire que l'évolution était épuisée ; que l'homme est venu bien tard dans un monde déjà vieux, encombré de formes séniles, stagnantes⁷¹.

D'autres auteurs soutiendront au contraire que l'évolution - ou plutôt sa vitesse de variation - s'accélère tout au long des grandes étapes de la vie, en même temps qu'elle se spécialise, ce qui se traduit par une relative accélération. Chez les Invertébrés, souligne ainsi un auteur, les écarts morphologiques sont importants et les différences physiologiques et comportementales sont minimales⁷².

Les deux points de vue ne sont pas forcément contradictoires : sous la pression de la sélection naturelle, on peut admettre que le foisonnement de formes et de genres ne peut que tendre à se restreindre au fur et à mesure de l'histoire de la vie. L'évolution, au total, est un phénomène de rareté. Or tout se passe comme si elle tendait à se concentrer de plus en plus sur un point particulier de l'anatomie. A la limite, à travers l'homme et ses techniques, elle ne porte plus que sur une dimension non-organique mais culturelle et c'est ainsi que son accélération atteint peut-être son maxima. Cela, toutefois, ne saurait être sans conséquences pour les autres vivants. Certains prédisent une nouvelle extinction massive au XXI^e siècle, la destruction par l'homme de nombreux environnements naturels menaçant d'ores et déjà près de la moitié des espèces de plantes et d'animaux. D'autres, plus optimistes, estiment que les hommes sont à

⁷⁰ Voir A. Gaudry *Enchaînements du monde animal*, 1890. Le biologiste J. Haldane proposa un jour, sans grand succès, l'adoption d'une unité d'évolution : le darwin.

⁷¹ Voir H. Decugis *Le vieillissement du monde vivant*, Paris, Plon, 1941.

⁷² Voir F. Meyer *Problématique de l'évolution*, Paris, PUF, 1954, chap. III

présent capables d'assurer l'avenir d'une faune de toute manière "anthropisée", puisque soumise à l'homme jusque dans sa survie⁷³.

Nouvelles objections contre le darwinisme, tirées de l'histoire des vivants.

Dans l'histoire de la vie, plusieurs faits importants heurtent le strict schéma darwinien. Ils auront suscité, nous l'avons vu, l'apparition d'un courant ponctualiste au sein du darwinisme. Ils inclinent à considérer que la spéciation adaptative n'est pas le régime courant, continu du vivant ; qu'elle ne rend pas compte, en tous cas, de l'apparition de nouvelles formes vivantes.

1) La persistance de certaines espèces. Les fossiles vivants.

Normalement, au sein d'un genre, seules les espèces favorisées par la sélection naturelle devraient survivre et les autres périr. Dans les faits, cependant, on rencontre des "fossiles vivants", c'est-à-dire des formes originelles coexistant avec d'autres plus évoluées et issues du même rameau. De telles espèces sont dites "panchroniques" : elles traversent sans changement, sans présenter la moindre tendance à la spéciation, des durées considérables.

En regard, des animaux comme les blattes ou les requins représentent des espèces *archaïques* mais qui se sont spécialisées et qu'on ne rencontre plus sous leurs formes ancestrales. Les requins actuels (Néosélaciens), ainsi, ont succédé aux Hybodontes. Toutefois, la récente découverte d'un fossile (*Entelognathus primordialis*) bouleverse l'idée que les poissons à mâchoires, nos ancêtres, seraient plus récents que les poissons cartilagineux, dont descendent les requins.

Le cœlacanthe.

L'exemple le plus fameux de ces fossiles vivants est le Cœlacanthe, un poisson qu'on découvrit en 1938 et qui existe encore aux Comores et en Indonésie. Il est le dernier témoignage des Crossoptérygiens qu'on a longtemps cru être les ancêtres des amphibiens, c'est-à-dire des premiers vertébrés qui apparurent sur la terre ferme.

Les nageoires des Crossoptérygiens, en effet, présentaient la particularité d'être articulées à la ceinture pectorale par un os, l'humérus, que l'on retrouvera chez les vertébrés terrestres et qui leur permettait peut-être de marcher sur les fonds marins. Proches du Cœlacanthe sont les Dipneustes, dont cinq espèces existent encore et qui sont

⁷³ Voir X. de Planhol *Le paysage animal*, Paris, Fayard, 2004, II^o partie.

des poissons possédant des poumons leur permettant de demeurer à l'air libre. Au Dévonien, de même, beaucoup de poissons avaient des poumons. Ce n'est que par la suite que les Actinoptérygiens se dotèrent d'une vessie natatoire et de meilleures nageoires. Ils évoluèrent pour devenir les poissons actuels. Les Crossoptérygiens, alors, disparurent, se réfugièrent dans des habitats excentrés, comme notre Cœlacanthe ou, comme les Rhipidistiens, colonisèrent la terre ferme.

Certains contestent cependant l'idée de fossiles vivants, au sens d'intermédiaires entre groupes ou espèces ayant survécu. Le Cœlacanthe, fait-on ainsi valoir, ne représente aucune particularité évolutive. Ses caractères sont ceux de tous les Sarcoptérygiens⁷⁴ et il ne possède pas de choanes par exemple, ces conduits faisant communiquer narines et cavité buccale propres à tous les vertébrés terrestres. Par ailleurs, distincte de celle de ces ancêtres, l'anatomie du cœlacanthe actuel ne fournirait guère d'informations sur la façon dont les nageoires ont évolué en membres munis de doigts. De sorte que l'espèce ne mérite finalement guère le qualificatif de "fossile vivant".

Les espèces connues de transition entre les poissons et les premiers vertébrés terrestres, les tétrapodes sont *Panderichtys*, *Tiktaalik Roseae* et *Acanthostega*.

Cependant, s'il n'est pas un chaînon présent, le Cœlacanthe représente bien une espèce panchronique. Comme la lamproie, dépourvue de mâchoires articulées, plus vieille que le requin encore et que l'on mange toujours du côté de Bordeaux. Ces animaux semblent violer la règle selon laquelle, soumis à des variations individuelles incessantes, les espèces ne peuvent que tendre à se transformer sous la pression de la sélection naturelle.

De fait, l'âge stratigraphique des fossiles ne fournit pas nécessairement le sens de l'évolution. On trouve des fossiles d'oiseaux au Crétacé supérieur qui sont plus primitifs que d'autres du Crétacé inférieur qui, tel *Nogueronis*, paraissent plus évolués. Comme si la spéciation n'était qu'un phénomène secondaire et nullement général. Comme si elle n'était pas le moteur de l'évolution.

2) *L'évolution ne semble pas suivre la spéciation mais plutôt la précéder. Le cou de la girafe.*

⁷⁴ Voir A. de Ricqlès « Les fossiles vivants n'existent pas » *Pour la science* Dossier hors-série : l'évolution, janvier 1997, pp. 78-83.

Dans les couches géologiques, les ordres et les classes n'apparaissent pas au terme d'une longue évolution. Ils surviennent d'emblée et la spéciation n'intervient qu'ultérieurement⁷⁵. Même les genres nous sont souvent livrés, dès les premiers fossiles connus, avec toutes leurs caractéristiques, sans qu'on puisse leur attribuer de précurseur. La girafe, ainsi, réfute aussi bien Lamarck que Darwin. Dans les terrains les plus anciens où l'on rencontre des girafidés, leur cou est encore plus grand qu'aujourd'hui ! De plus, dans ce groupe, on ne note aucune tendance à l'accroissement de la taille du cou. Au contraire, l'okapi, espèce sœur de la girafe, a évolué à partir d'espèces de plus grande taille⁷⁶. Le cou de la girafe est sans nécessité évolutive⁷⁷.

Certes, chez les plantes tout se passe comme si le prochain saut évolutif était à peu près simultanément préfiguré dans plusieurs groupes distincts. Ainsi, l'émergence des Angiospermes, les plantes à fleurs vraies dont les graines sont encloses dans un fruit, n'est pas liée à une caractéristique qui leur serait propre et aurait été inconnue des végétaux précédents. Ce qui existait chez les Gymnospermes est simplement devenu plus performant⁷⁸. Toutefois, on ne peut dire que l'évolution des Gymnospermes menait en droite ligne aux caractères les plus spécifiques des Angiospermes.

Dès l'Ere primaire, les Gymnospermes colonisèrent la terre ferme. Avec eux, l'eau cessa d'être le seul milieu de la sexualité des plantes, laquelle put s'accomplir désormais de façon aérienne. Apparurent également des structures protectrices autour des embryons (les graines), ainsi qu'un tissu vasculaire protégé par le bois. Les Gymnospermes déclinèrent avant la fin du Crétacé (- 80 millions d'années) et finirent par s'effacer devant les Angiospermes. Il n'en subsiste que de rares groupes panchroniques (le Ginkgo, qui n'a pratiquement pas changé depuis le Secondaire) ou non (les Coniférophytes qui, comme les pins, ont continué à évoluer)⁷⁹.

Non seulement beaucoup de genres manquent de précurseurs mais les organes qu'ils utilisent de manière privilégiée paraissent, s'ils existent, assez inutiles chez leurs prédécesseurs. De sorte que le rôle de la sélection naturelle semble difficile à soutenir.

3) *L'inutilité première des ébauches que la sélection naturelle favorisera. Comment les oiseaux ont-ils pu se doter de plumes ?*

⁷⁵ Voir L. Vialleton *L'origine des êtres vivants. L'illusion transformiste*, Paris, Plon, 1929.

⁷⁶ Voir C. Devillers & H. Tintant *Questions sur la théorie de l'évolution*, Paris, PUF, 1996, p. 245.

⁷⁷ Voir E. Guyénot *Les problèmes de la vie*, Genève, Ed. du cheval ailé, 1946, pp. 154-155.

⁷⁸ Voir J-F. Leroy *Origine et évolution des plantes à fleurs*, Paris, Masson, 1993.

⁷⁹ Voir A. Raynal-Roques *La botanique redécouverte*, Paris, INRA Belin, 1994, pp. 158-159.

Ce problème, qui recoupe le précédent : l'absence d'intermédiaires entre genres dans les couches géologiques, est sans doute la plus vieille objection qu'eurent à affronter les doctrines évolutionnistes. C'est déjà celle que Buffon s'opposait à lui-même et que Cuvier opposait à Lamarck. Darwin entendit la réfuter, nous l'avons vu, en arguant de l'utilité et donc de la sélection continue des ébauches successives pouvant conduire, par exemple, à la formation d'un œil ou d'une aile.

L'absence de formes de transitions entre classes ou ordres est un phénomène presque universel reconnaissant néanmoins le paléontologue darwinien George G. Simpson (*Rythme et modalités de l'évolution*, 1944, p. 170 et sq.⁸⁰). La lacune dans les couches géologiques entre le premier marsupial connu et ses ancêtres les plus proches est ainsi, par exemple, de 30 millions d'années. Même le fameux Ornithorynque australien au bec de canard, qui pond des œufs mais allaite ses petits, ressemble davantage à un *patchwork* vivant, empruntant ses caractères à différents groupes, qu'à une forme de transition⁸¹.

Le problème est particulièrement évident pour les oiseaux. Darwin expliquait la formation de leurs ailes, par variations graduelles ayant d'abord favorisé le vol plané entre les branches chez certaines espèces arboricoles. Ce modèle, toutefois, est discutable. Pour que le vol soit possible, en effet, un certain nombre de conditions doivent être impérativement remplies : l'articulation de l'épaule doit être située dorsalement au-dessus du centre de gravité, sans quoi l'oiseau serait exposé à des retournements continuels ; les plumes - sans doute de simples écailles effrangées à l'origine - doivent être ajustées par crochets et barbules et disposées de manière précise sur la tige de l'aile pour former une surface étanche et rigide à la fois propulsive et portante (chez les oiseaux et les chauve-souris, l'extrémité de l'aile produit la poussée et le reste assure la portance). On voit mal comment de telles dispositions auraient pu être graduellement atteintes car des demi-mesures, en l'occurrence, auraient eu toutes les chances d'être parfaitement inutiles et n'auraient donc pu être favorisées.

Certains soutiennent aujourd'hui que quelques changements génétiques rapides auraient pu favoriser l'apparition du vol, au point d'envisager que peu d'animaux de transition aient existé. Une solution qui, si elle était avérée, obligerait à rompre tout à fait avec le darwinisme et rendrait difficile l'explication

⁸⁰ trad. fr. Paris, A. Michel, 1950.

⁸¹ Dès sa découverte à la fin du XVIII^e siècle, l'animal suscita de nombreuses polémiques quant à son classement. Voir P. Tassy *L'arbre à remonter le temps*, 1991, Paris, Diderot Ed., 1998, chap. 7. Dans les grottes de karst, en Slovénie et en Croatie, vit le Protéus, un amphibien qui possède à la fois des poumons et des branchies et qui, selon la température, pond ou met bas.

d'un tel finalisme génétique – puisque les gènes seraient ainsi capables de réaliser assez miraculeusement, à travers très peu d'essais, des adaptations particulièrement remarquables.

La classe des oiseaux connaît une véritable explosion évolutive à l'Eocène (- 60 millions d'années) et les spécialistes sont partagés quant à savoir si les oiseaux descendent de certains dinosaures ou de reptiles plus anciens⁸². Dès la découverte en 1861 de ce qui reste à ce jour le plus ancien fossile à plumes connu (*Archeopteryx lithographica*), qu'on présente désormais volontiers comme un oiseau (148 millions d'années), Thomas Huxley rapprochait les oiseaux des dinosaures. Mais cette filiation se heurtait à un constat : les oiseaux ont une clavicule. Les dinosaures n'en avaient pas, jusqu'à ce qu'on découvre en 1969 le *Deinonychus*, qui possédait une clavicule et dont le poignet pouvait effectuer un mouvement de rotation préfigurant ceux nécessaires au battement d'une aile. Quoi qu'il en soit, les plus anciens porteurs de plumes connus, comme l'Archaeoptéryx et d'autres formes cousines découvertes en Chine (*Protarchaeopteryx robusta* et *Caudipteryx zoui*), avaient développé des plumes comparables à celles d'oiseaux sans voler. On ne sait donc trop dire à quoi elles pouvaient bien leur servir, bien que le schéma darwinien invite à admettre qu'elles devaient leur procurer quelques avantages en termes de survie⁸³. A moins qu'elles ne relèvent de la sélection sexuelle, comme le manakin à ailes blanches (*Machaeropterus deliciosus*) « chante » à l'aide de ses plumes lors de sa parade nuptiale, ou comme certains insectes stridulent.

Au-delà, on débat pour savoir si le vol battu actuel des oiseaux prit la suite d'une pratique de vol plané ou de course et de sauts. La découverte récente d'un dinosaure à plume (*Microraptor gui*) plaide plutôt pour la première solution. Cet animal portait des rémiges sur ses membres postérieurs, comme un oiseau qui aurait eu quatre ailes, ce qui ne devait guère l'aider à courir.

NB : les oiseaux qui ne peuvent pas voler (Ratites), comme le Kiwi de Nouvelle-Zélande, ne sont en rien les précurseurs des oiseaux qui volent.

De fait, on rencontre très souvent chez les précurseurs d'une famille ou d'un genre, soit des caractères déjà tout formés mais qui pouvaient remplir de toutes autres fonctions, comme les plumes chez certains dinosaures, soit des ébauches inutiles ; ce qui, du point de

⁸² Voir K. Padian & L. Chiappe « L'origine des oiseaux et de leur vol » *Pour la science* n° 246, avril 1998, pp. 30-39, qui plaident pour une origine dinosaurienne.

⁸³ Voir R. Prum & A. Brush « Les plumes des dinosaures » *Pour la science*, n° 305, mars 2003, pp. 24-32.

vue d'une évolution graduelle, revient au même. C'est l'une des principales difficultés de la théorie de Darwin et il ne suffit pas pour la lever d'assurer que les formes intermédiaires ont été trop brèves pour avoir été fixées dans le sol. Car, de fait, si les possibilités évolutives sont étroitement soumises aux conditions extérieures, les nécessités de l'adaptation ne peuvent que condamner les formes intermédiaires imparfaites et inutiles. Tout de même qu'elles devraient interdire à certaines espèces de développer des caractéristiques défavorables à leur survie.

4) *La spéciation peut être exagérée jusqu'à devenir un désavantage. Les ramures du cerf.*

On parle alors "d'hypertélies". L'exemple le plus cité à ce propos est celui des ramures du cerf, que leur croissance transforme, d'instruments de défense, en ornements encombrants et dangereux. George Simpson (*op. cit.*, p. 265 et sq.) note toutefois que le développement précoce des bois chez les jeunes cerfs est sans doute un avantage, tandis que la dimension excessive qu'ils prennent par la suite chez les animaux adultes ne dépend pas de la sélection naturelle, laquelle ne s'intéresse qu'aux animaux féconds. Il s'agirait donc là d'un pur effet de force vive, d'inertie - comme sans doute le caractère hypertrophié des défenses croisées au-dessus de la trompe des derniers mammouths. "Il est même théoriquement possible, en certains cas, que des facteurs héréditaires limitant la durée de vie et désavantageux à des adultes âgés... soient favorisés par la sélection naturelle parce qu'ils diminuent la compétition intraspecificque", ajoute G. Simpson (p. 271). On voit très mal, cependant, comment la sélection naturelle pourrait favoriser des facteurs défavorables ! Ce genre d'énormité n'est pourtant pas rare dans les meilleurs ouvrages traitant de l'évolution.

Quand la sélection naturelle verse dans le providentialisme.

Dès lors qu'on admet qu'elle peut concerner des comportements extrêmement ponctuels, la sélection naturelle remplace tout simplement l'hérédité des caractères acquis, dont Darwin, nous l'avons vu, n'était pas parvenu à se passer. La finalité adaptative de l'orgasme féminin a fait ainsi couler pas mal d'encre⁸⁴ et un auteur s'est même demandé si le phénomène très particulier, dit « Syndrome de Stockholm », qui voit des personnes emprisonnées, prises en otages et maltraitées

⁸⁴ Voir E. Lloyd *The case of the female orgasm: bias in the science of evolution*, Harvard University Press, 2005.

sympathiser avec leurs agresseurs et même s'identifier à eux, si ce phénomène ne repose pas sur un mécanisme développé par l'évolution parce qu'il aurait permis de résoudre un problème adaptatif rencontrés par nos ancêtres - par exemple, alors que les premières troupes humaines étaient dominées par un mâle tout-puissant exigeant la soumission des autres mâles (on aura reconnu la horde primitive de Freud, voir 1. 8. 5.). Un mécanisme primitif qui resurgirait dans des situations extrêmes⁸⁵.

A cette aune, il suffit de montrer l'utilité de n'importe quel comportement pour qu'il puisse passer pour avoir été sélectionné. La sélection naturelle emprunte dès lors les habits de la Providence divine. Celle-là même qui pour un Bernardin de Saint-Pierre avait fait les melons découpés en quartiers bien distincts pour qu'on puisse les partager en famille... Tout comportement, tout caractère passe pour être un produit direct de la sélection naturelle. On parle "d'adaptationnisme" et de "panglossisme", en référence au docteur Pangloss du *Candide* de Voltaire, qui ne cesse de déclamer que tout est au mieux dans le meilleur des mondes. Si cela existe, dira-t-on ainsi, c'est que c'est utile et pour le mieux, puisque cela a été sélectionné.

Dans *La descendance de l'homme* (1871, I, chap. II, p. 62), Darwin reconnut avoir sans doute accordé un rôle trop considérable à l'action de la sélection naturelle. Il développa dans cet ouvrage, nous l'avons vu, le principe de la sélection sexuelle pour rendre compte de l'hypertrophie de certains organes, n'ayant aucune incidence sur la survie ou lui étant même défavorable, comme la queue du paon rendant le vol impossible.

Mais, plus encore, Darwin admit que beaucoup de conformations ne sont tout simplement ni avantageuses ni nuisibles et qu'on ne peut considérer chaque détail de conformation comme s'il devait avoir quelque utilité spéciale. Le caractère aléatoire des variations individuelles peut bien conduire à la formation au hasard de certaines spécificités de forme, dès lors que celles-ci sont indifférentes pour la survie, soulignait Darwin, formulant ainsi comme par avance une théorie "neutraliste" de l'évolution (voir ci-après). Cependant, le caractère aléatoire de telles variations individuelles rend alors difficile d'expliquer les convergences évolutives.

5) *Certaines lignées évoluent latéralement dans la même direction sans aucun rapport de filiation, ce fait pouvant difficilement être attribué au hasard. Homologies et analogies.*

Selon la théorie darwinienne, les organes homologues sont l'indice d'un ancêtre commun tandis que les organes analogues ne représentent que des convergences

⁸⁵ Nous n'inventons rien ! Voir J. H. Barkow *Règles de conduite et conduite de l'évolution* in J-P. Changeux (dir) *Fondements naturels de l'éthique*, Paris, O. Jacob, 1993.

adaptatives (sur la différence homologie/analogie, voir ci-dessus). L'os du bras, l'humérus, garde ainsi la même connexion chez tous les vertébrés tétrapodes. On admet donc qu'il est hérité d'un ancêtre commun, l'*Ichthyostega*, le premier tétrapode connu, ou proche. Chez les vertébrés, en revanche, l'aptitude au vol a été conquise en mobilisant trois types de structures analogues mais bien distincts : chez les oiseaux, les os du poignet sont réduits à deux et les trois métacarpiens se soudent pour former le squelette massif de l'aile. Chez les chauves-souris, celle-ci est portée par l'armature de tous les doigts (sauf le pouce). Chez les Ptéranodontidés, l'aile était supportée par un seul doigt. Cela permet de dire qu'il n'y a aucune familiarité entre ces trois groupes. Les oiseaux, ainsi, descendent peut-être des dinosaures mais pas des reptiles volants qui existaient à la même époque, les Ptérosauriens.

Leur bec pouvait atteindre 7 mètres de long. Leur crâne se prolongeait vers l'arrière par une longue crête supra-occipitale. Leur origine nous demeure inconnue, comme la cause de leur disparition soudaine⁸⁶.

Comment expliquer cette convergence ? Comment rendre compte du fait que des solutions semblables soient trouvées dans des contextes adaptatifs et suivant des contraintes sélectives très différents ? La molaire tribosphénique, qui permet la mastication des aliments, semble être apparue chez les mammifères il y a environ 100 millions d'années de manière indépendante sur les deux continents qui existaient à l'époque (le Gondwana et la Laurasia).

Pour nombre de phénomènes analogues, comme l'évolution vers la mammalisation de différents groupes de reptiles avant la fin du Primaire, le gigantisme des espèces dinosauriennes ou la transformation serpentiforme de différentes espèces, la même question se pose : comment le même processus de sélection de simples variations aléatoires aurait-il pu conduire des espèces totalement séparées au même résultat élaboré dans des conditions extrêmement dissemblables ?

NB : la cladistique, méthode de classification des vivants (voir la section précédente) fondée non plus sur les homologies mais sur la filiation directe (selon les homologies, un crocodile est plus proche d'un lézard que d'un oiseau ; c'est le contraire selon l'approche cladistique), la cladistique n'apporte guère de réponse nouvelle sur ce point.

⁸⁶ Voir J. Piveteau & al. *Précis de paléontologie des vertébrés*, Paris, Masson, 1978.

En somme, ce qui contrarie d'évidence la théorie darwinienne, c'est que la vie a une histoire, marquée, comme toute véritable histoire, par des étapes improbables, des ruptures brusques et des transitions majeures⁸⁷, dont on cerne le plus souvent mal les raisons mais qui brisent en tous cas le modèle d'une évolution graduelle et linéaire. En même temps, cependant - et cela est peut-être le plus troublant - il y a bien évolution. Ce que produit la vie est irréversible. Selon la loi de Dollo, un organe disparu ne réapparaît jamais.

Selon que l'on insiste ou non sur ce dernier aspect évolutif, on pourra être immédiatement tenté soit par un retour à Lamarck, soit, tout au contraire, par une vision totalement aléatoire de l'histoire des vivants. Nous exposerons d'abord ces deux points de vue pour examiner ensuite comment le darwinisme lui-même a pu évoluer pour tenir compte de ces contradictions.

*

3. 2. 13.

Privilégier l'évolution. Retour à Lamarck ?

Un courant néo-lamarckien, quoique plutôt épuisé aujourd'hui, est longtemps demeuré vivace en France.

Chez les Anglo-saxons, ceux qui adoptent une position critique vis-à-vis du darwinisme ne se réfèrent pas de manière privilégiée à Lamarck⁸⁸, dont les thèses ont été assez largement oubliées ailleurs que dans l'Hexagone - le lamarckisme y est réduit à la théorie de l'hérédité des caractères acquis - et sont par ailleurs, nous l'avons vu, plutôt matérialistes. Or, il est de fait que chez les opposants au darwinisme, les sous-entendus religieux sont rarement absents ; y compris chez nombre de lamarckiens français d'ailleurs.

En insistant sur le rythme irrégulier de l'évolution, le néo-lamarckisme considère que la sélection naturelle ne produit au plus que des variétés et nullement des types d'organisation ou même des espèces. Tout comme la sélection exercée par les éleveurs, d'ailleurs, laquelle n'a jamais produit la moindre espèce nouvelle.

Cela est vrai mais on peut souligner que la domestication de certains animaux est, à l'échelle de l'histoire de la vie, sans doute beaucoup trop récente. L'espèce la plus anciennement domestiquée, le chien, ne l'est que depuis 15 000 à 10 000 ans (le porc, le bœuf, le mouton et la chèvre depuis 10 000 à 9 000 ans, l'éléphant et le chameau depuis 6 000 ans ; le cheval et l'âne depuis 5 000 à 3 000 ans). Peut-être les différentes races de chiens évoluent-elles vers une spéciation.

⁸⁷ Voir J. Maynard-Smith & E. Szathmary *The Major Transitions in Evolution*, Oxford, Freeman, 1995.

⁸⁸ Voir par exemple M. Denton *Evolution. Une théorie en crise*, 1985, trad. fr. Paris, Champs Flammarion, 1988.

L'évolution comme riposte des vivants aux sollicitations de leur milieu.

Pour les néo-lamarckiens, comme le paléontologue Pierre-Paul Grassé, qui fut l'un de leurs principaux représentants (*L'évolution du vivant*, 1973⁸⁹), il y a bien une évolution, dont le moteur nous demeure inconnu. Pour Albert Vandel, il faut reconnaître à l'œuvre dans l'évolution une sorte de pouvoir d'invention organique inconscient et d'une extrême lenteur (*L'homme et l'évolution*, 1949⁹⁰). La seule certitude est que les vivants portent en eux leur puissance évolutive, comme le soutenait Lamarck. Ils ne sont pas passifs, modelés extérieurement et aléatoirement par leur milieu. L'œil, ainsi, n'est pas une structure utile formée peu à peu au hasard. C'est une riposte du vivant sollicité par la lumière.

Toutes sortes d'explications ont été fournies pour rendre compte de cette action évolutive du vivant ; jusqu'à ressusciter l'intellect agent aristotélicien, l'âme, à travers lesquels certains n'ont pas hésité à voir l'action des anges⁹¹.

De façon plus sérieuse, une rengaine du néo-lamarckisme aura été de prêter au cytoplasme une action directe non seulement sur l'expression mais sur la formation même de l'ADN ; arguant notamment que la découverte de la transcriptase inverse a forcé à admettre que celui-ci n'était pas intouchable (voir 3. 1. 23.).

Le "lamarckisme chimique" de Paul Wintrebert prend lui pour modèle le système immunitaire. Lorsqu'elle est "agressée", c'est-à-dire sollicitée par son environnement, la cellule serait à même de former au sein de son cytoplasme une sorte d'anticorps, une "hormone adaptative" désoxyribonucléique, capable de se fixer en un gène et donc de modifier le génome en conséquence (*Le vivant créateur de son évolution*, 1962⁹²). Cela reste toutefois parfaitement hypothétique.

Voir également les idées de Karl Popper, exposées dans la section précédente.

Pour les néo-lamarckiens, l'évolution existe et elle est créatrice. Dès lors, elle ne saurait correspondre au simple jeu de l'adaptation par sélection naturelle. Elle correspond à l'apparition de types nouveaux d'organisation allant de pair avec une complexification

⁸⁹ Paris, A. Michel, 1950.

⁹⁰ Paris, Gallimard, 1949.

⁹¹ Voir G. Torris *Penser l'évolution*, Paris, Ed. Universitaires, 1990.

⁹² Paris, Masson, 1962.

constante des structures ainsi qu'avec - cela n'était pas chez Lamarck - un relais entre les groupes : les plus évolués condamnent les anciens à disparaître à terme.

Un auteur comme Albert Vandel semble ainsi parfaitement admettre, du point de vue de l'évolution, qu'avec l'homme les forêts soient promises à disparaître et que les océans, pollués, voient leur faune s'appauvrir. Que les grands mammifères et les oiseaux enfin en soient réduits à ne plus exister que dans des parcs protégés (*La genèse du vivant*, 1968⁹³).

Vis-à-vis de cette évolution, la spéciation, au sens darwinien, est un phénomène secondaire qui ne peut avoir de véritable effet évolutif au mieux que sur de très vastes populations d'organismes simples comme les bactéries. Elle n'a rien à voir, en revanche, souligne P-P. Grassé, avec l'évolution du cerveau humain en seulement deux millions d'années sur quelques très petites populations. Dans ce genre de cas, ni le hasard, ni d'ailleurs un quelconque principe vital, affirme Grassé, ne peuvent être les seuls agents. Le moteur de l'évolution demeure inconnu (*Toi, ce petit Dieu !*, 1971⁹⁴). Toutefois, le « tout génétique » de la théorie synthétique de l'évolution et l'idée que le code génétique détermine seul l'évolution sont plutôt aujourd'hui remis en question. Depuis le séquençage du génome humain au début des années 2000, la complexité génétique paraît insuffisante pour expliquer la complexité phénotypique (voir 3. 1. II). Des mécanismes ont été reconnus, qui sont susceptibles d'inactiver des gènes (et cela fournit une clé pour comprendre pourquoi des individus génétiquement semblables, comme les vrais jumeaux, se développent pourtant différemment). On parle « d'épigénétisme ». Or les « marques épigénétiques » peuvent être transmises à la descendance, ce qui permet d'accepter la thèse d'une hérédité des caractères acquis – que Darwin acceptait après tout.

En 2010, il a été montré que des souris mâles peuvent transmettre à leurs descendants des caractéristiques comportementales liées au stress via l'ARN présent dans leurs spermatozoïdes (des micro ARN, faisant partie de l'ARN non codant). Des caractères acquis peuvent ainsi être héréditairement transmis. Sur ce point, voir 3. 1. 25.

⁹³ Paris, Masson, 1968.

⁹⁴ Paris, A. Michel, 1971.

En somme, au vu des objections que l'histoire de la vie permet d'opposer au darwinisme, comme nous venons de le voir, le lamarckisme est ponctualiste tout en défendant l'idée d'une évolution qui est un progrès, portée par une force encore inconnue.

Abandonnons cette force, la vie sera livrée au hasard et l'idée même d'évolution deviendra problématique.

*

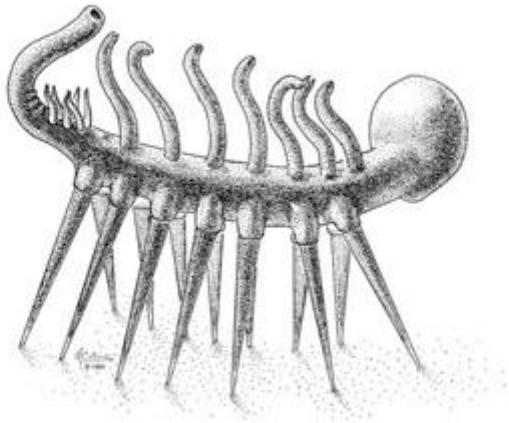
Quand le hasard remplace l'évolution. La vie fondée sur la catastrophe.

Au nom de l'idée d'évolution, les néo-lamarckiens rejetèrent au début du siècle les lois de Mendel et leur aspect aléatoire⁹⁵. Tout comme, d'ailleurs, les évolutionnistes spencero-darwiniens, comme Francis Galton. Il est cependant, à rebours de cette attitude, une tentation constante de la pensée transformiste qui revient à livrer toute l'histoire de la vie au hasard, pour aboutir à un monde contingent à la Lucrèce (voir 2. 6. 14.), jusqu'à supprimer l'idée même d'évolution. Ce point de vue fut particulièrement de nos jours celui du paléontologue Stephen Jay Gould.

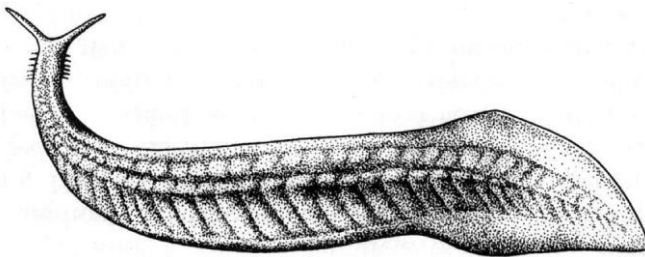
Dans *La vie est belle. Les surprises de l'évolution* (1989⁹⁶), Gould médite sur les fossiles du site de Burgess en Colombie britannique (Canada). Les animaux qu'on trouve là ont 530 millions d'années. Ils témoignent de l'explosion cambrienne dans toute sa luxuriance. Parmi les phylums représentés, en effet, apparaissent les principales classes animales actuelles ainsi que de nombreuses autres, représentant des plans d'organisation originaux que la vie n'aura pas retenus. Ainsi ces organismes baptisés *Wiwaxia* ou *Hallucigenia*. Le nom de cette dernière espèce est éloquent : on a du mal à imaginer son fonctionnement. On ne sait même pas si on la regarde à l'endroit !

⁹⁵ Voir par exemple E. Rabaud *Le transformisme et l'expérience*, Paris, Alcan, 1911.

⁹⁶ trad. fr. Paris, Seuil, 1991.



L'histoire de la vie, conclut Gould, n'est nullement une montée progressive vers la complexité ou la diversité. C'est plutôt un élagage. L'évolution doit être regardée comme un ensemble d'événements extraordinairement improbables, imprévisibles et non reproductibles. D'un foisonnement de formes au Cambrien, seules quelques-unes ont été retenues dont rien ne signalait un quelconque avantage adaptatif. Parmi elles apparaît, bien fragile, *Pikaia*, pourvue d'une tige dorsale flexible (dite "notochorde"). On peut la rattacher aux Cordées, les ancêtres des Vertébrés. Notre ancêtre donc.



L'histoire de la vie est une loterie dictée par les conditions du milieu qui ne permet qu'à quelques-uns de survivre. De fait, les formes vivantes sont incroyablement peu variées. 80% des espèces sont des arthropodes. La vie est fondée sur la catastrophe. Si on déroulait à nouveau le film de l'évolution, le résultat pourrait être entièrement différent.

Pour les besoins de son propos, Gould n'hésite pas à forcer quelque peu les faits. *Wiwaxia* et *Hallucigenia*, ainsi, ne représentaient sans doute pas des embranchements originaux. La première a été rattachée à l'espèce des Souris de mer et la seconde - qu'on regardait effectivement à l'envers - a pu être rapprochée du groupe actuel des Onychophores, après que d'autres spécimens mieux conservés aient été découverts en Chine. On ne peut pas soutenir non plus que *Pikaia* était la seule et fragile promesse des Vertébrés. Cinq genres différenciés de Cordées sont en fait présents dans le Schiste de Burgess et le phylum, ainsi, n'est sans doute pas apparu à cette époque. On a trouvé en effet sur le site de Chengjiang en Chine, de 30 millions d'années plus ancien que celui de Burgess, d'autres précurseurs, comme *Haikouichthys*. De plus, les céphalocordés ont perdu leur statut de plus proche parents de vertébrés, au profit des tuniciers.

Enfin, il semble très difficile de se prononcer sur les avantages adaptatifs respectifs des espèces dans des biotopes comme celui de Burgess, dont on connaît très mal les conditions générales.

Le rejet de l'idée de progrès et ses partis-pris.

Le progrès, affirme Gould tout au long d'un ouvrage postérieur (*L'éventail du vivant*, 1996⁹⁷), ne définit pas l'histoire de la vie. Il n'en est pas la tendance d'ensemble et l'homme n'a aucun statut privilégié dans l'ensemble du vivant. Il ne marque en rien l'apogée de l'évolution. Nous ne sommes que des particularités dans l'histoire de la vie, dont Gould rappelle que quantitativement, ainsi que sur la durée, les bactéries en sont les formes dominantes. La plupart des espèces ne manifestent aucune tendance à la complexité neurologique. Notre cerveau n'est donc certainement pas l'aboutissement de l'évolution. Il ne représente qu'un élément extrême dans une distribution statistique dont la moyenne centrale nous ignore. Car il existe toujours des représentants de phylums "simples" apparus à des périodes plus anciennes qui rencontrent un succès évolutif remarquable : ainsi les poissons constituent-ils plus de la moitié des vertébrés. Plus de complexité, en d'autres termes, ne laisse en rien présager un plus grand succès évolutif.

Une telle démonstration est tout à fait étonnante. On pourrait aussi bien faire l'histoire de la musique du point de vue de ceux - les plus nombreux - qui ne savent pas en jouer ! Bach, Mozart et Beethoven ne représenteraient que des particularités négligeables au sein d'une telle histoire. A traiter l'histoire de l'humanité en termes quantitatifs, de même, on prouverait que l'immense majorité des hommes a vécu et vit encore sous le joug d'un seigneur, d'un despote ou d'un roi. Les sociétés démocratiques y représenteraient un détail presque négligeable. Mais ce que l'on serait seulement parvenu à faire, ainsi, c'est réduire à rien l'idée même d'histoire ; à passer outre au simple fait que, au moins en de nombreux pays, les institutions politiques *évoluent* depuis plusieurs siècles et de manière finalement constante, malgré des à-coups, vers le modèle démocratique.

Gould prend encore l'exemple de l'évolution du genre *Equus*, qui regroupe actuellement huit espèces de chevaux, zèbres, ânes et onagres. C'est en effet l'un des exemples les plus frappants d'une lignée évolutive et souvent présenté comme tel.

L'évolution des équidés.

⁹⁷ trad. fr. Paris, Seuil, 1997.

Le premier ancêtre connu des chevaux, Eohippus (*Hyracotherium*), vivait en Amérique du Nord il y a 55 millions d'années. Il avait la taille d'un chien. Par la suite, la taille des équidés s'est continuellement accrue (c'est la loi dite "de Cope"), tandis que le nombre des doigts de leurs pattes passaient de quatre à trois puis à deux, avec deux stylets latéraux conservés comme des vestiges et tandis qu'augmentait également la taille de leurs molaires et la complexité du relief de leur couronne. On explique l'ensemble de ces traits par une adaptation commandée par le passage d'un habitat forestier - où il convient d'avoir plusieurs doigts pour se cramponner au sol tendre et une denture à petites couronnes pour brouter les feuillus - à l'herbe et au sol ferme des plaines, alors qu'il y a 25 millions d'années les forêts d'Amérique du Nord laissèrent la place à de vastes prairies.

Cependant, les changements dans le nombre de doigts n'ont rien de graduel et leur réduction ne peut guère être présentée comme une meilleure adaptation à la course – dans la savane africaine, les mammifères monodactyles sont parmi les plus lents. Les deux principaux changements (nombre de doigts et régime alimentaire) sont trop distants dans le temps pour correspondre aux mêmes pressions de sélection.

Le genre *Equus*, note Gould, a connu tout au long de son histoire un buissonnement de formes diverses que l'évolution vers le cheval moderne ne résume pas. Tel est bien le problème en effet ! Et c'est pourquoi on parle d'évolution ! Dans l'histoire des chevaux, plusieurs espèces ont certes évolué vers le nanisme par exemple. Le problème est qu'elles ne se sont pas maintenues et c'est précisément cela qu'il s'agit d'expliquer - notamment à travers l'idée d'une adaptation au sens darwinien. Supposez que ces espèces allant vers une diminution de leur taille aient seules survécu, demande Gould. Il est facile de répondre que cela ne changerait rien au problème ! Beaucoup de débats concernant l'évolution ne sont ainsi possibles que dans la mesure où l'on n'en pénètre pas l'idée. Nous y reviendrons.

Quand les biologistes versent dans la littérature édifiante et invoquent la contingence en la confondant avec le hasard.

Il faudrait se demander pourquoi la morosité intellectuelle fait tellement recette de nos jours. Pourquoi les biologistes les plus lus sont un Gould ou un Richard Dawkins (voir

ci-après), qui nous expliquent à longueur d'ouvrages l'insignifiance de l'homme et que nous n'avons d'autre valeur que de porter nos gènes.

On peut d'abord remarquer que ces ouvrages appartiennent finalement au genre de la littérature édifiante, dont on sait qu'il affectionne en général le ton pessimiste et désabusé. Il s'agit d'ôter à l'homme sa superbe. Ce genre d'écrits est, de ce point de vue, beaucoup moins éloigné qu'il le croit de la littérature religieuse de l'âge classique, en même temps qu'il recoupe beaucoup de lieux communs de notre époque : le buissonnement valorisé par rapport à la linéarité, la complexité, etc. Il convient de s'attarder à considérer un tel point de vue car il témoigne particulièrement de la difficulté à comprendre la problématique darwinienne.

Sans cesser d'invoquer Darwin, Gould, en effet, tout occupé à illustrer sa démonstration d'interminables exemples empruntés notamment au base-ball, Gould ne semble pas se rendre compte qu'il a tout à fait rompu avec le darwinisme. Il accuse Darwin de contradiction (p. 176), pour avoir soutenu d'une part que la sélection naturelle ne produit que des adaptations locales et non un progrès d'ensemble, tout en reconnaissant par ailleurs qu'au sein des espèces, les attributs corporels et mentaux progressent d'une manière générale vers la perfection. *En fait, tout l'enjeu de la théorie darwinienne est bien plus proprement de montrer que la sélection naturelle et l'hérédité - c'est-à-dire des mécanismes ponctuels - suffisent à rendre compte, sinon d'une évolution (Darwin s'efforce de ne pas penser en termes appréciatifs) au moins d'une direction du vivant. Et tel est proprement ce que l'on peut nommer "contingence" : un ordre produit aléatoirement, c'est-à-dire non pas au hasard mais en n'ayant d'autre justification que lui-même.*

Gould reconnaît bien qu'il y a progrès dans le cas de l'homme, même si celui-ci n'est pas représentatif de l'évolution (pp. 184-185). Mais comment expliquer un tel progrès avec ses principes ? Ce qui se produit au hasard de manière constante et élaborée nécessite un temps infini ou bien relève du miracle.

*

Quel est finalement le rôle de la sélection naturelle et des variations spécialisantes ? Se limitent-elles à adapter les vivants à leur milieu ou mènent-elles à l'apparition de types vraiment nouveaux ?

Faut-il distinguer entre micro et macro-évolution ? Entre une évolution spécialisante, dite aussi "régressive" car elle adapte les vivants d'une manière de plus en plus précise et limite donc à terme leur capacité à évoluer et une évolution "progressive", une typogénèse conduisant à l'apparition de nouveaux plans d'organisation ? Cette question, nous l'avons vu, en recoupe une autre, qui porte sur le bien-fondé d'une distinction entre variations spécialisantes et mutations comme moteur privilégié de l'évolution. Nous n'avons en fait cessé de questionner le bien-fondé du principe de sélection naturelle quant à l'origine des espèces.

Theodosius Dobzhansky est parvenu à créer en laboratoire une espèce nouvelle de mouche drosophile en 1957. Toutefois, *on n'a jamais assisté, dans la nature, à la naissance d'une espèce*. La sélection naturelle est un principe dont nous nous servons pour *reconstruire*, pour rendre compte a posteriori de l'origine des espèces. De ce point de vue, et aux importantes réserves que nous avons mentionnées près, tout semble s'être passé *comme si* un principe de sélection naturelle avait guidé la transformation des espèces. C'est là une explication plausible mais ce n'est pas une preuve et les exemples que l'on met traditionnellement en avant pour démontrer la réalité de la sélection naturelle - comme la résistance des bactéries ou de certains insectes à la pénicilline ou au DDT - ne prouvent rien en l'occurrence, car on ne voit pas apparaître ainsi de nouvelles espèces mais seulement des variétés mutantes. De plus, il s'agit le plus souvent non pas d'une sélection, au sens progressif et différentiel du terme mais d'une élimination pure et simple de certains individus. Ainsi du fameux exemple de la phalène du bouleau (*Biston betularia*).

La phalène du bouleau et le mimétisme animal.

Au début du XIX^e siècle, dans la banlieue de Londres, ce papillon avait une couleur blanc crème qui le camouflait une fois posé sur l'écorce blanche du bouleau et lui permettait ainsi d'échapper aux oiseaux. Avec l'industrialisation de la capitale britannique, une couche de suie recouvrit les troncs d'arbre. A partir de 1848, la phalène noire, jusque-là très rare, devint dominante. Depuis que l'air est redevenu plus pur, la fréquence des morphes clairs est de nouveau en accroissement⁹⁸. Cette explication, formulée dès 1896 par J. W. Tutt dans le cadre de la théorie darwinienne en est devenue emblématique. Dans

⁹⁸ Cela ne paraît pas si évident néanmoins. Voir G. Pasteur *Biologie et mimétismes*, Paris, Nathan, 1995, p. 85 et sq.

les années 50, Bernard Kettlewell tenta de la tester expérimentalement mais son protocole a été discuté.

Cependant, on ne peut véritablement parler de sélection dans un tel cas puisqu'il n'y a pas transformation, ni même avantage d'un groupe par rapport à un autre qui lui fait concurrence. Les phalènes blanches, perdant leur défense, sont seulement brutalement éliminées, laissant la place aux noires jusqu'ici défavorisées.

Sans doute n'est-ce pas uniquement un problème de défense vis-à-vis des prédateurs, d'ailleurs, puisque la coccinelle (*Adalia bipunctata*) a elle aussi subi une mélanisation industrielle, sans être pourtant chassée par les oiseaux. D'une manière générale, le camouflage des animaux paraît souvent aussi spectaculaire qu'inutile. C'est leur immobilité, bien plus que leurs couleurs, ainsi, qui protège les insectes des oiseaux. On pense que le gène responsable du mélanisme entraîne en fait également une meilleure résistance au SH₂ de l'air pollué.

L'un des premiers observateurs du mimétisme fut Henry Bates, découvrant que des papillons de la famille des Héliconiidés non comestibles pour les oiseaux étaient imités quant à leurs formes, dessins et couleurs par d'autres papillons de la famille des Piéridés (1862). Bates voyait dans le mimétisme un moteur de l'évolution des espèces. Darwin y vit plutôt une démonstration de l'action de la sélection naturelle (4^e édition de *L'Origine des espèces*, 1866)⁹⁹.

On a souvent accusé la sélection naturelle de ne reposer que sur une tautologie : survivent ceux qui sont les plus aptes/les plus aptes sont ceux qui survivent¹⁰⁰. "Les choses sont comme elles sont et pas autrement, c'est là tout le principe de la sélection naturelle", a-t-on écrit¹⁰¹. Cette critique porte à faux cependant. Elle néglige le rôle créateur de la sélection naturelle, souligne Ernst Mayr (*Populations, espèces et évolution*, 1963¹⁰²), laquelle désigne en fait la *probabilité* du succès reproductif, c'est-à-dire la potentialité du vivant plus que la brutale élimination de ses formes les moins viables.

Surtout, *selon les principes darwiniens, une tautologie est tout ce à quoi peut se réduire logiquement la contingence qui marque l'évolution : les plus aptes sont ceux qui survivent mais on ne peut justement dire que survivent ceux qui sont les plus aptes, au sens où leur aptitude pourrait avoir d'autres critères que l'évolution elle-même*. Au sens où l'on pourrait prédire le succès ou l'échec adaptatif de tel ou tel caractère. Le darwinisme renvoie la formation des caractères propres aux différentes espèces à la contingence de

⁹⁹ Voir l'article "Mimétisme" in P. Tort & J. Généromont (Dir) *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, 3 volumes, Paris, PUF, 1996.

¹⁰⁰ Voir R. H. Brady "Dogma and Doubt" *Biological Journal of the Linnean Society*, 17, 1982, pp. 79-96.

¹⁰¹ Voir F. Le Dantec *La crise du transformisme*, Paris, Alcan, 1909, p. 269.

¹⁰² trad. fr. Paris, Hermann, 1974.

leurs modes de transformation. *Le vivant n'a pas d'autre norme que lui-même. Et, parce qu'il lutte pour sa survie et évolue, pas d'autre valeur que précaire.*

Quoi qu'il en soit, le darwinisme contemporain ne fait plus guère jouer de rôle créateur à la sélection naturelle. Pour lui, celle-ci spécialise et par là-même fragilise. Car tout se joue au niveau du polymorphisme génétique des populations¹⁰³.

*

3. 2. 14.

La génétique des populations.

La génétique des populations a été élaborée dans les années 1920-30 par des mathématiciens et biologistes comme Ronald Fisher (1890-1962) et John Haldane (1892-1964). Elle décrit, selon des modèles formels, les variations de fréquence des gènes et des caractères individuels au sein d'une population¹⁰⁴.

Le premier modèle fut celui élaboré par G. H. Hardy & W. Weinberg au début du siècle : dans une population d'effectif infini, sans sélection ni mutations et où les croisements s'effectuent au hasard, la fréquence des allèles tend à demeurer constante, ainsi donc que celle des génotypes, qui suit une distribution simple. Ce modèle peut être considéré comme valide, dans les faits, sur de courtes périodes¹⁰⁵. Le contraire serait tout à fait étonnant car cette loi de Hardy-Weinberg revient à dire que rien ne change (la distribution statistique est normale) s'il n'y a pas de raison que cela change !

L'évolution ne se poursuit pas à travers le support des espèces mais s'enracine dans la potentialité des formes vivantes

Ce que la génétique des populations a particulièrement mis à jour, c'est le polymorphisme génétique des populations, par rapport à l'ampleur duquel les espèces ne représentent plus que comme des variations, des illustrations en nombre limité, loin d'être les unités de base de l'évolution¹⁰⁶. Surtout, *l'espèce ne peut plus être définie comme un groupe d'êtres vivants évoluant, selon le modèle darwinien, vers l'homozygotie pour ses caractères favorisés par la sélection naturelle.*

¹⁰³ Voir J. Ruffié *Traité du vivant*, 1982, 2 volumes, Paris, Champs Flammarion, 1986, II, chap. XII.

¹⁰⁴ L'une des premières présentations en français fut celle de P. L'Héritier *Génétique et évolution*, Paris, Hermann, 1934.

¹⁰⁵ Voir M. Solignac, G. Périquet, D. Anxolabète & C. Petit *Génétique et évolution*, 2 volumes, Paris, Hermann, 1995, I, p. 126 et sq.

¹⁰⁶ Voir J. B. S. Haldane *The Causes of Evolution*, 1932, New York, Cornell University Press, 1966.

A rebours du modèle mutationniste, une nouvelle approche de la notion d'espèce, dont les caractères latents sont finalement plus déterminants, au fil de l'évolution, que les caractères spécifiques.

Traditionnellement, les espèces que nous reconnaissons sont définies par un individu étalon : l'holotype, qui correspond en général à l'exemplaire ayant servi à la première description et qui est conservé dans un herbier ou un musée.

Cependant, le polymorphisme constaté au niveau des populations oblige à admettre qu'une espèce ne repose pas sur un génotype idéal, ni sur des individus types mais représente bien plutôt un compromis entre un pool génétique offrant de nombreuses potentialités et des contraintes écologiques favorisant l'expression de certaines d'entre elles pour l'adaptation.

Les phénomènes de mimétisme déjà évoqués, tout comme la résistance aux insecticides, illustrent ce phénomène de préadaptation lié au polymorphisme génétique. Soumise à un environnement nouveau, une population trouve en elle-même, c'est-à-dire chez quelques individus chez lesquels s'expriment des caractères génétiques de l'espèce qui demeurent latents chez les autres, des ressources lui permettant de s'adapter. Loin que l'adaptation résulte de la sélection de quelques nouveautés apparues au hasard, à travers quelques mutations. Chez la mouche, ainsi, on parle de la production d'une DDT-déshydrothlorinase, un enzyme capable d'inactiver l'effet de l'insecticide. L'importance de la pression environnementale sur le développement des espèces fut soulignée dès les années 40 par Conrad Waddington et Ivan Schmalhausen (*Factors of Evolution*¹⁰⁷).

En somme, loin de constater l'uniformisation des individus au sein des espèces - c'est-à-dire contre les principes d'élevage qui fournissaient à Darwin le modèle de la sélection naturelle - on observe qu'une forte hétérozygotie se maintient au sein des différentes espèces. Dès lors, de deux choses l'une : soit la sélection naturelle, à rebours de ce que pensait Darwin, favorise un polymorphisme "équilibré" au sein des populations, seul garant de leur adaptabilité lorsque les conditions environnementales changent¹⁰⁸ - la biologie contemporaine se livre volontiers à une apologie du métissage¹⁰⁹ que n'aurait pas

¹⁰⁷ trad. anglaise, University of Chicago Press, 1949.

¹⁰⁸ R. Fisher fut l'un des premiers à en avancer l'idée (*The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford Clarendon Press, 1938). L'idée d'un polymorphisme "équilibré" (*balanced*) est de T. Dobzhansky.

¹⁰⁹ Voir par exemple J. Ruffié *Traité du vivant*, 1982, I, chap. 1.

reniée Buffon (voir ci-dessus) - soit il faut admettre que la plupart des caractères génétiques sont neutres pour l'évolution.

Dans le premier cas, on aura la "Théorie synthétique de l'évolution", soit la forme contemporaine du darwinisme. Dans le second cas, la "théorie neutraliste de l'évolution" de Motoo Kimura (1924-1994).

*

La théorie synthétique de l'évolution, dernière forme du darwinisme, va pourtant largement à l'encontre de ses principes puisque le moteur de l'évolution est pour elle la diversité et non le renforcement du même.

La théorie synthétique de l'évolution trouve son origine dans un ouvrage de Julian Huxley (*Evolution, the Modern Synthesis*, 1944¹¹⁰). Ses promoteurs furent notamment Theodosius Dobzhansky (*Genetics and the Origin of species*, 1937¹¹¹), George Simpson (*Tempo and mode in Evolution*, 1944¹¹²) et Ernst Mayr (*Systematics and the Origin of species*, 1942¹¹³).

Elle considère qu'il suffit, pour qu'une population évolue, qu'elle rencontre des conditions nouvelles d'adaptation mettant à contribution les potentialités que recèle son polymorphisme génétique. L'évolution, ainsi, représente bien une série d'adaptations mais l'adaptation, réalisée sous la pression de la sélection naturelle, n'est que l'arbitre et non le moteur de l'évolution. En fait, elle en représente même plutôt la fin.

A la source de l'évolution, il y a, inscrit dans le patrimoine génétique des populations, un jeu de possibles d'autant plus important que les espèces sont moins distinguées, moins sélectionnées selon les contraintes de l'adaptation. On ne parlera plus tant de la sélection naturelle d'individus que d'une sélection de groupe en fonction des caractères adaptatifs d'une population, puisque aucun individu ne porte à lui seul tous les caractères possibles du génome de son espèce¹¹⁴. Plus que jamais, l'espèce est le sujet de l'évolution, laquelle précède la sélection et l'adaptation.

Certains caractères potentiellement adaptatifs, en effet, semblent n'attendre que d'être sélectionnés. Les Trypanosomes africains qui, infectant le sang et le liquide céphalo-rachidien, provoquent la maladie du

¹¹⁰ London, G. Allen & Unwin, 1944.

¹¹¹ New York, Columbia University Press, 1982.

¹¹² New York, Columbia University Press, 1984.

¹¹³ New York, Columbia University Press, 1982.

¹¹⁴ Voir par exemple V. C. Wynne-Edwards *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, Edinburgh, Oliver & Boyd, 1962.

sommeil, sont munis d'un long flagelle qui leur permet de se déplacer très efficacement dans un milieu visqueux comme le sang. Les Trypanosomes, néanmoins, existaient bien avant les mammifères. On les rencontre déjà à l'état fossile dans le tube digestif de certains insectes, où leur flagelle ne leur était d'aucune utilité.

La sélection naturelle, note François Jacob ne fait rien apparaître de véritablement nouveau. Son rôle est essentiellement régulateur (*Le jeu des possibles*, 1981¹¹⁵). L'évolution est comme un bricoleur. Elle fait du neuf avec du vieux et tout peut lui servir selon les circonstances - on parle "d'exaptation" pour désigner la réutilisation dans de nouvelles fonctions de structures préexistantes. Autant dire que l'évolution agit à partir d'un possible moléculaire qu'elle ne détermine pas. Elle combine les mêmes matériaux de base et essaie différentes solutions. Les convergences adaptatives, ainsi, empruntent souvent des voies très différentes : les yeux, par exemple, qui dans le règne animal reposent sur au moins trois principes physiques distincts (lentilles, trou d'aiguille, tubes multiples), à partir d'un matériel génétique quasi-identique¹¹⁶.

On parle d'adaptation à propos de caractères retenus par la sélection naturelle, d'aptation pour les caractères utiles aux organes et d'exaptation pour des caractères apparus dans un contexte et utilisés dans un autre. Ce phénomène avait déjà été entrevu par Lucien Cuénot (*La genèse des espèces animales*, 1911¹¹⁷).

A l'origine de l'évolution est simplement le hasard, qui procède aux recombinaisons génétiques.

En même temps, la théorie synthétique de l'évolution accorde une place aux mutations ; celles entraînées notamment par les éléments transposables du génome¹¹⁸.

On ne croit plus guère aujourd'hui qu'un simple remaniement chromosomique, reposant donc sur un ou de rares mutants, puisse être à l'origine d'une spéciation - une telle théorie "adamique" fut notamment soutenue dans le cas de l'homme, pour rendre compte du fait qu'entre le chimpanzé et lui, les écarts génétiques sont presque insignifiants ; la principale différence tenant au nombre de chromosomes : 46 pour l'homme et 48 pour le singe¹¹⁹.

¹¹⁵ Paris, Fayard, 1981.

¹¹⁶ Voir W. Gehring « De la mouche à l'homme, un même supergène pour l'œil » *La recherche*, octobre 1995.

¹¹⁷ Paris, Alcan, 1911.

¹¹⁸ Voir M. Solignac, G. Périquet, D. Anxolabète & C. Petit *Génétique et évolution*, 1995, I, p. 47.

¹¹⁹ Voir J. de Grouchy *De la naissance des espèces aux aberrations de la vie*, Paris, R. Laffont, 1978.

On admet en revanche qu'une source importante d'évolution puisse tenir au déplacement de gènes mobiles sur de nouveaux *locus* où ils entrent sous le contrôle de gènes de régulation différents. Ceux-là mêmes qui dirigent la formation du plan corporel lors du développement embryonnaire en déterminant quels gènes s'expriment et quand.

Ce recours aux mutations à fait dire que la théorie synthétique n'était qu'un replâtrage destiné à sauver le darwinisme, même au prix de principes qui vont à son encontre¹²⁰. De fait, la sélection naturelle et l'adaptation ne dessinant plus selon elle aucune tendance évolutive de fond mais se limitant aux caractères phénotypiques¹²¹, la théorie synthétique ne peut que faire intervenir les mutations pour rendre compte de l'étagement historique des formes vivantes.

Sur ce point, la théorie neutraliste de l'évolution fait moins de mystère : elle est délibérément mutationniste et ponctualiste (M. Kimura *La théorie neutraliste de l'évolution*, 1983, p. 421¹²²). Elle admet que des gènes de structure nouveaux puissent être formés à l'occasion des mutations¹²³.

La théorie neutraliste de l'évolution ou le grand retour de la science moderne au transformisme de Maupertuis.

Appuyée sur les modèles mathématiques de Seall Wright et de Gustave Malécot (*Probabilités et hérédité*, 1966¹²⁴), la théorie neutraliste reconnaît deux composantes essentielles à l'évolution : les mutations, nous venons de le dire, et la "dérive génétique". Pour un nombre limité d'individus formant une population et du simple fait du hasard, à suivre les lois de Mendel, certains allèles seront plus ou moins représentés dans les générations ultérieures. Cette fluctuation est aléatoire et l'on ne peut prédire la fréquence allélique au sein d'une population avec certitude. On peut seulement établir des modèles stochastiques fournissant les différentes probabilités de chacun des états possibles.

Pour prendre un exemple non génétique, on peut dire par exemple que pour une population de n familles, chacune dotée d'un nom différent et ayant deux enfants, tous les patronymes seront perdus, sauf un,

¹²⁰ Voir F. Duchesneau *Philosophie de la biologie*, Paris, PUF, 1997, chap. V.

¹²¹ Voir E. Sober *The Nature of Selection*, University of Chicago Press, 1993.

¹²² trad. fr. Paris, Flammarion, 1990.

¹²³ Voir S. Ohno « L'évolution des gènes » *La recherche* n° 107, janvier 1980, pp. 5-14.

¹²⁴ Paris, PUF, 1966.

au bout de n générations. En Chine, où les noms de famille sont très anciens (plus de 4 000 ans parfois), certaines petites villes ne comptent plus qu'un seul patronyme.

Se conjuguant aux mutations, qui sont autant de vecteurs de diversité susceptibles d'introduire des plans d'organisation nouveaux, la dérive génétique est un instrument d'homogénéisation. Elle conduit à l'homozygotie, soit à la spéciation et elle est d'autant plus prononcée que l'effectif de la population est restreint. Toute l'évolution ne dépend que de ces deux facteurs. La sélection naturelle n'intervient aucunement pour définir la fréquence alléliques des populations et donc pour former les espèces. En fait, mutations et dérive génétique ont des effets essentiellement *neutres* d'un point de vue sélectif ; c'est-à-dire qu'ils n'ont aucune influence sur la survie et l'adaptation. Plus rien ne nécessite ou n'aiguillonne l'évolution des formes vivantes. Au gré des recombinaisons génétiques, des formes apparaissent et survivent ou non. Les deux sont tout à fait indépendants.

Ce qui a favorisé le succès de la théorie neutraliste fut de constater qu'il n'y a guère de relations entre aptitude à muter et tendance évolutive. Les espèces qui mutent beaucoup n'évoluent pas forcément en conséquence et le contraire. Les écarts génétiques entre l'homme et le chimpanzé, par exemple, sont presque insignifiants. Mais cela revient à dire que le fond génétique des populations n'a pas été sélectionné ; la sélection naturelle se contentant d'éliminer les mutants vraiment défavorisés. Au sens propre, dès lors, *il n'y a plus d'évolution mais une chaîne de possibles dont les circonstances autorisent ou non la survie. On est revenu au transformisme de Maupertuis !* (voir la section précédente). La seule différence est que le jeu des possibles paraissait pratiquement infini à Maupertuis, alors qu'il paraît à présent limité aux réserves des différents pools génétiques.

Entre les deux théories synthétique et neutraliste, le débat n'est pas tranché. Les éléments expérimentaux dont on peut disposer à ce sujet semblent pouvoir valider tour à tour l'une ou l'autre et beaucoup sont enclins à dire aujourd'hui que les deux théories ne sont pas forcément exclusives et peuvent être valides dans certains cas¹²⁵. Mais au total,

¹²⁵ Voir par exemple M. Solignac, G. Périquet, D. Anxolabète & C. Petit *Génétique et évolution*, 1995, I, p. 266.

force est de considérer que ce que le darwinisme, à travers ses avatars, aura finalement perdu est l'idée même d'évolution¹²⁶.

*

* *

¹²⁶ Voir, à propos du retour au transformisme chez Mayr ou Dobzhansky, Richard. G. Delisle *La philosophie du néo-darwinisme*, Paris, PUF, 2009.