

THÉORIE SYNERGIQUE DE L'ÉVOLUTION: PRÉSENTATION HISTORIQUE ET PERSPECTIVES HEURISTILAS THÈQUES

CÉDRIC GRIMOULT¹

Abstract. Denis Buican, the French-Romanian biologist and science historicist, developed a new theory of biological evolution. From the basis of the Modern Synthesis, and taking into account the last discoveries, he elaborated a new Synergic Theory, which originality is to assemble the selective processes of each integration level of living beings (from the atomic level to ecosystems, through the individual level of the classical natural selection presented by Darwin). This epistemological neotype is here compared with alternative theories, which are clearly inferior. Moreover, the Synergic Theory can also be applied profitably in history, philosophy and various human sciences.

PRÉSENTATION

Dès les années 1960, la théorie synthétique de l'évolution, souvent appelée Synthèse moderne ou néodarwinisme, fait face à diverses remises en question, alors même qu'elle tend à occuper une position dominante au sein de la communauté scientifique². L'interprétation des découvertes qui s'accumulent dans les différentes disciplines concernées par la biologie évolutionniste divisent les spécialistes, tout particulièrement dans les domaines de la paléontologie, de l'éthologie comparée, de l'embryologie et de la biologie moléculaire. Dès ses premiers travaux de génétique réalisés en Roumanie, et malgré la censure exercée par le parti communiste à l'encontre de ceux qui osent remettre en question le dogme lyssenkiste, Denis Buican envisage de considérer certaines difficultés d'une manière inédite³. À partir des années 1970, en s'intéressant à l'histoire et à la philosophie de la biologie, ce chercheur intègre ces différentes hypothèses au sein d'un néotype théorique appelé «théorie synergique». Tout en s'inscrivant dans le droit fil de la pensée néodarwiniste, ce paradigme abandonne plusieurs éléments de la Synthèse moderne qui faisaient obstacle à la compréhension des phénomènes nouvellement mis en évidence, propose une solution élégante à plusieurs questions, dont certaines furent posées dès les débuts de l'histoire de l'évolutionnisme, et offre des pistes de travail pour les générations futures. À l'heure actuelle, la théorie synergique rencontre un succès croissant, ce qui justifie un rappel de ses caractéristiques essentielles. Nous

¹ Docteur habilité en histoire des sciences, enseignant en classes préparatoires littéraires au Lycée Jean Jaurès de Montreuil (France).

² Pour plus de détail, consulter: Cédric Grimoult, *Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France 1945–1995*, Paris-Genève, Droz, 2000.

³ Cédric Grimoult, «Histoire d'une pensée scientifique, historique, philosophique: Denis Buican et la biosphère», *Organon. Institut d'histoire de la science auprès de l'Académie polonaise des sciences*, 34, 2005, p. 217–238.

présenterons donc successivement les origines de son élaboration, ses concepts centraux, la façon dont elle renouvelle la position de certains problèmes touchant à l'actualité scientifique, et enfin les pistes offertes par la théorie synergique, non seulement pour la biologie évolutionniste, mais aussi pour d'autres champs d'application des problématiques historiques.

LE PROBLÈME DES NIVEAUX DE SÉLECTION

Depuis les années 1960, les évolutionnistes se divisent en deux groupes principaux au sujet du niveau d'intervention de la sélection naturelle. Au sein du premier, les généticiens insistent sur le rôle évolutif de chaque gène considéré isolément, d'autant que les calculs de la génétique des populations portent sur la valeur sélective différentielle de chaque allèle. Cette conception, qui est déjà celle du biologiste suédois Gunnar Östergren en 1945, se trouve réactivée par la position radicale du biologiste britannique Richard Dawkins, qui considère que la sélection porte uniquement sur les gènes. Parmi ses arguments, plusieurs sont issus de l'étude des espèces animales présentant des comportements sociaux. Cela peut paraître étonnant, mais Dawkins s'inscrit en fait dans un débat animé notamment par William Donald Hamilton, George Christopher Williams et John Maynard Smith au sujet de la «sélection par le groupe». Il apparaît en effet qu'au sein d'une espèce sociale, un seul individu au comportement égoïste pourrait exploiter l'altruisme ambiant. Si ses descendants héritent de ce trait, alors les relations d'entraide au sein du groupe se trouvent menacées par un tel comportement parasite. Il devient alors très difficile de comprendre comment des sociétés biologiques ont pu apparaître et se maintenir à partir de la réunion d'individus égoïstes. Hamilton montre cependant que, chez les abeilles, les ouvrières s'avèrent génétiquement plus proches de leurs sœurs que de leurs éventuelles filles, à cause d'une configuration génotypique très particulière de certaines espèces. Il résulte ainsi de leur coopération une meilleure propagation de leurs gènes, portés par leurs congénères. D'autres formes de sociabilité existent indépendamment d'une telle caractéristique, mais Dawkins et ses confrères considèrent que l'altruisme réciproque basé sur la possession de gènes en commun s'avère le plus sûr pour expliquer l'existence des sociétés animales. Dès 1976, Dawkins distingue alors ce qui constitue «l'unité fondamentale de la sélection», à savoir le gène (qu'il appelle «réplicateur»), de l'organisme individuel qui en constitue le véhicule biologique lui permettant de se multiplier⁴. Autrement dit, les individus ne seraient que des «machines à survie – des robots programmés à l'aveugle pour préserver les molécules égoïstes connues sous le nom de gènes»⁵.

⁴ Richard Dawkins, *Le Gène égoïste*, Paris, Odile Jacob, 1996 [1976], p. 30.

⁵ *Idem*, p. 7.

La plupart des biologistes qui étudient les organismes n'admettent pas une telle conception réductionniste. Ernst Mayr fustige ainsi les partisans d'une «génétique du sac de haricots»⁶, qui étudieraient l'action des gènes indépendamment les uns des autres, alors qu'ils interagissent au sein de l'organisme. Ces chercheurs suivent plutôt Darwin en considérant que c'est l'individu qui passe au crible de la sélection. Dès 1942, Mayr souligne avec force, en réponse à l'argument selon lequel les organismes semblent changer de manière harmonieuse, et non pas avec des mutations aléatoires: «Il ne doit pas être oublié que le génotype d'un organisme n'est pas seulement la somme de ses gènes, mais un tout intégré»⁷. Jusque dans les années 2000, c'est-à-dire après trois décennies de débats concernant les niveaux de sélection, Mayr estime encore que «la plupart des évolutionnistes sont à présent d'accord sur le fait que l'organisme individuel est l'objet principal de la sélection»⁸.

Jacques Monod, prix Nobel de biologie en 1965, participe à ce débat lorsqu'il publie en 1970 un livre qui connaît un très grand retentissement : *Le hasard et la nécessité*. Le généticien y développe notamment, et pour la première fois, l'idée selon laquelle toute mutation ne sera incorporée au patrimoine héréditaire de l'espèce que si elle apparaît d'abord compatible avec ce qu'il nomme «l'appareil téléonomique», c'est-à-dire l'organisme en tant qu'ensemble fonctionnel, viable et participant à la reproduction. La machinerie cellulaire présente en effet une forte cohérence structurelle, laquelle explique sa grande stabilité à travers les périodes géologiques, dans la plupart des branches de l'arbre du vivant. Ayant été perfectionnée pendant plusieurs centaines de millions d'années dans les périodes précoces de l'histoire de la vie, la cellule bactérienne apparaît ainsi, outre certaines modifications spécifiques plutôt superficielles, comme dotée d'une organisation extrêmement efficace. Dès lors, seule une infime fraction des nouvelles mutations la concernant peut être intégrée dans son ensemble complexe. Monod admet ainsi l'existence d'une forme de sélection naturelle encore trop peu valorisée par les évolutionnistes: «toute “nouveau””, sous forme d'une altération de la structure d'une protéine, sera avant tout testée pour sa compatibilité avec l'ensemble d'un système déjà lié par d'innombrables asservissements qui commandent l'exécution du projet de l'organisme»⁹. Monod semble ainsi préfigurer l'existence d'une présélection génotypique, tout en se gardant d'en explorer les conséquences. En effet, dans sa préface à la traduction française du livre de Mayr intitulé *Population, espèces et évolution*, Monod propose bien une reformulation du problème du niveau de la sélection, mais cette dernière reste conforme à la vision issue de la Synthèse

⁶ Ernst Mayr, *Histoire de la biologie. Diversité, évolution et hérédité*, Paris, Fayard, 1989 [1982], p. 559.

⁷ Ernst Mayr, *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*, Cambridge (Mass.) and London, Harvard University Press, 1999 [1942], p. 295.

⁸ Ernst Mayr, *Après Darwin. La Biologie, une science pas comme les autres*, Paris, Dunod, 2006 [2004], p. 128.

⁹ Jacques Monod, *Le Hasard et la nécessité*, Paris, Seuil, 1970, p. 156.

moderne. Il distingue ainsi «l'unité de transmission héréditaire», à savoir le gène «qui est aussi l'unité de "novation microscopique", par mutation», de «l'unité de sélection», c'est-à-dire l'individu «qui exprime dans son phénotype les interactions complexes du génome dont il a hérité», et enfin de «l'unité d'évolution (l'unité qui évolue)» qui est l'espèce, «ou plutôt la "population mendélienne" qui se partage, échange et recombine constamment la réserve génétique constituée par l'ensemble des génomes individuels»¹⁰.

En 1980, l'épistémologue américain David Hull reprend cette distinction entre le répliqueur, c'est-à-dire le bénéficiaire de la sélection, et l'interacteur qui caractérise le niveau biologique où se situe la compétition et l'élimination différentielle. Selon cette présentation, et en des termes qui n'ont pas beaucoup changé depuis Monod, la théorie synthétique distingue *ce qui est sélectionné* (les gènes), *ce sur quoi* porte l'action causale de la compétition (les organismes individuels), et *ce qui est modifié* (la population ou l'espèce). Une telle présentation, fidèle à la théorie synthétique, allait connaître une grande popularité jusqu'à nos jours, bien qu'elle conduise à une impasse théorique.

LES NIVEAUX D'INTÉGRATION DU VIVANT

Le généticien franco-roumain Denis Buican propose une solution inédite à ce problème du niveau opérationnel de la sélection. Tout en conservant les fondements de la Synthèse évolutive des années 1940, la théorie synergique de l'évolution permet de dépasser certaines de ses contradictions et ouvre de nouvelles pistes pour les recherches futures. Pendant les années 1960, Buican mène des expériences de radiogénétique, en provoquant notamment des mutations chez plusieurs variétés et espèces de plantes cultivées qu'il expose à l'action de la radioactivité, parmi de multiples facteurs mutagènes. Victime de la censure lyssenkiste, Buican voit ses laboratoires détruits à plusieurs reprises, au gré de l'accès chaotique à l'autonomie politique des communistes roumains vis-à-vis du « grand frère » moscovite. Malgré ces interruptions, les travaux de Buican sont reconnus au niveau international, notamment par des publications dans les *Comptes-rendus* de l'Académie des sciences de Paris, parmi d'autres revues spécialisées¹¹. La capitale de la France attire alors de nombreuses personnalités roumaines de premier plan depuis déjà plusieurs décennies, du fait de la pratique de la langue française par l'intelligentsia et des liens politiques étroits, en particulier pendant l'entre-deux-guerres, dans le cadre de la Petite Entente, entre la Roumanie et la France.

¹⁰ Jacques Monod, Préface: Ernst Mayr, *Populations, espèces et évolution*, Paris, Hermann, Paris, 1974, p. XIX.

¹¹ Denis Buican, «Recherches sur la transmission génétique de la résistance aux basses températures chez le Maïs déterminée à l'aide des isotopes radioactifs», *Comptes-rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 8 juin 1964, t. 258 ; et Denis Buican, «Recherches sur la transmission génétique de la résistance aux basses températures chez les hybrides de *Zea Mays*», *Annales de Physiologie végétale*, 11, 4/1969a, p. 431-440.

C'est donc en Sorbonne, à l'occasion d'une visite en Occident pour assister à un congrès international d'histoire des sciences, que Buican décide de soutenir un second doctorat ès-sciences naturelles.

Après plus de cinq années de blocage dû à la censure, Buican parvient aussi à faire publier un manuel de génétique, intitulé *Biologie générale, génétique et amélioration*. Il s'agit du premier livre publié dans le bloc communiste s'opposant explicitement aux idées fausses, mais encore répandues à l'Est, de Lyssenko. C'est ce qu'indique Paul Vayssière, ancien professeur du Muséum national d'histoire naturelle et membre de l'Académie d'agriculture : «Il ne s'agit pas d'un traité essayant de justifier les théories qui avaient pour but de révolutionner les sciences biologiques des nations soviétiques depuis une cinquantaine d'années et qui constituent une sorte de bréviaire génétique. Bien au contraire, les auteurs, pour la première fois en Roumanie, s'opposent aux théories qui ont été officialisées et ils développent méthodiquement les acquisitions obtenues par la science occidentale. D'ailleurs, M. Buican utilise largement les résultats de ses travaux personnels qui constituent dans le texte de l'ouvrage une grande partie originale»¹². Dans son livre, Buican innove aussi en présentant l'un des piliers théoriques de la conception synergique. Il s'agit de la conception des niveaux hiérarchiques d'intégration biologique. Depuis Aristote, selon lequel «le tout est plus que la somme des parties», les naturalistes étudient les composantes des organismes biologiques qui semblent constituer, comme les cellules d'un organe et les organes de l'individu, des entités cohérentes enfermées les unes dans les autres comme des poupées russes. Selon la théorie générale des systèmes de Ludwig von Bertalanffy (1901–1972), les cellules constituent ainsi des systèmes au sens où chacune forme un ensemble organisé d'éléments en interaction entre eux et avec l'environnement. Les systèmes biologiques ne forment pas des structures closes sur elles-mêmes, car ils échangent de l'énergie et de la matière, lesquels peuvent servir de supports à des transferts d'information, comme dans le cas la transcription génétique ou de l'influx nerveux.

Il semble délicat de délimiter précisément les systèmes biologiques, car leur fonctionnement montre un certain enchevêtrement ainsi que des relations d'interdépendance dont la théorie synergique permet justement d'expliquer l'origine. Buican utilise toutefois un guide dans sa présentation des systèmes biologiques: la notion d'homéostasie, définie par Claude Bernard dans les années 1860 à partir de ses travaux physiologiques. Il s'agit de la capacité des organismes vivants, comme le corps humain, à pouvoir maintenir constants, dans certaines limites, un ensemble de paramètres préservant les équilibres du milieu intérieur. Ainsi, malgré les variations de la température extérieure, celle du corps des mammifères et des oiseaux au repos demeure remarquablement stable. Par analogie, il apparaît que certaines régulations garantissant la cohésion d'un milieu intérieur peuvent être

¹² Paul Vayssière, «Présentation d'ouvrage: Un nouveau traité roumain de biologie», Procès-verbal de la Séance du 6 mai 1970, *Académie d'agriculture de France*, p. 493.

découvertes dans d'autres systèmes que celui de l'organisme individuel: le noyau cellulaire, la cellule enserrée dans une membrane, et même l'espèce biologique dont la cohérence génétique est garantie par des mécanismes limitant l'hybridation, constituent ainsi autant de niveaux intégrés selon une logique hiérarchique. Dans *Biologie générale, génétique et amélioration*, Buican identifie une douzaine de niveaux biologiques dont l'intégration se révèle d'ailleurs très inégale, les plus cohésifs étant la cellule et l'organisme individuel.

Cette présentation offre un cadre adéquat pour comprendre l'action de la sélection naturelle au sein du milieu intérieur. Buican écrit notamment: «La cellule est le milieu du noyau, le noyau est le milieu des chromosomes»¹³. Or parmi les innombrables mutations provoquées par le généticien, les mutations létales, déjà connues depuis le début du XX^e siècle, n'apparaissent pas seulement incompatibles avec l'environnement extérieur, mais aussi avec le milieu intérieur. Chez *Cenothera lamarckiana*, de nombreux hybrides instables apparaissent non viables, ce qui cause la l'avortement spontané des individus portant un génotype homozygote. Il s'agit très clairement d'une élimination sélective, mais qui n'est pas exactement celle que Darwin avait présentée dans *L'Origine des espèces*. Pour Darwin en effet, la sélection agit par l'intermédiaire de la concurrence reproductive entre les individus. Mais dans le cas des hybrides homozygotes chez *Cenothera lamarckiana*, l'allèle muté s'avère incompatible avec la vie lorsqu'il est présent en double exemplaire dans le génome. Il ne peut donc persister qu'à l'état hétérozygote, occasionnant à chaque génération la mort de nombreux embryons. Ce cas prouve donc l'existence d'une sélection naturelle *a priori*, qui fonctionne par élimination des mutants inaptes à la vie, non dans leur confrontation avec le milieu extérieur, mais directement au niveau génotypique.

SÉLECTION MULTIPOLAIRE

C'est en 1979 que Buican nomme «sélection génotypique» cette modalité spéciale de l'intervention de la sélection naturelle. Au cours des années 1970, il découvre en effet l'aspect novateur de cette présentation. La première étape a lieu à propos du commentaire qu'il publie au sujet du *Hasard et la nécessité* de Monod. Ce dernier pense en effet avoir atteint les limites de la connaissance dans le domaine de la génétique: «Non seulement la génétique moléculaire moderne ne nous propose aucun moyen d'agir sur le patrimoine héréditaire pour l'enrichir de traits nouveaux, pour créer un "surhomme" génétique, mais elle révèle la vanité d'un tel espoir: l'échelle microscopique du génome interdit pour l'instant et sans doute à jamais de telles manipulations»¹⁴. Or dès 1971, c'est-à-dire quatre ans avant les premières expériences de génie génétique qui rendent caduques cette assertion,

¹³ Denis Buican et Bogdan Stugren, *Biologie générale, génétique et amélioration* (avec des éléments d'histoire de la biologie) [en langue roumaine], Bucarest, 1969, p. 82.

¹⁴ Jacques Monod, *Le Hasard et la nécessité*, Paris, Seuil, 1970, p. 207.

Buican s'oppose à Monod sur le terrain de spécialité de ce dernier: ««Sans doute à jamais» est sans doute de trop. Pourquoi donc scier sous nos pieds la branche de l'avenir? Aucune raison valable de nous y obliger. Bien au contraire»¹⁵. En effet, à partir de 1975, la découverte de nouvelles enzymes permet aux généticiens de sélectionner directement certaines portions de l'ADN et de les insérer dans le patrimoine héréditaire d'autres espèces. En se basant alors sur la même analogie que celle utilisée par Darwin entre la sélection artificielle réalisée par l'homme sur les plantes cultivées et les animaux domestiqués et la sélection naturelle, Buican considère qu'il existe une sélection génotypique naturelle comparable à la sélection génotypique artificielle réalisée désormais par les manipulations génétiques. Elle se manifeste notamment sous la forme d'avortements spontanés, opérant selon les cas à toutes les étapes de développement, et révélant ainsi l'incompatibilité du génome avec la vie. Cette sélection existe aussi sous une forme plus positive, dans la mesure où, comme l'avait intuitivement postulé Monod, toute mutation augmentant les performances téléonomiques globales de l'individu aura tendance à s'imposer au sein de l'espèce.

À l'appui de ce nouveau concept, Buican accumule de nombreux faits, parfois connus depuis longtemps mais délaissés faute d'interprétation adéquate. Il cite ainsi la race jaune des souris, découverte par Lucien Cuénot dès 1905, et qui existe seulement à l'état hétérozygote, car la possession en double du gène responsable de cette couleur entraîne la mort de l'embryon à un stade précoce du développement. Les mutations létales constituent ainsi des preuves directes de la présélection génotypique. Buican développe aussi l'exemple de la limitation du phénomène de polyploïdie, c'est-à-dire de la multiplication de la garniture chromosomique. La polyploïdie peut intervenir à cause de perturbations dans le processus de division cellulaire ou par la voie de croisements entre espèces. Chez les végétaux où elle se rencontre plus souvent, la polyploïdie ne peut cependant pas se poursuivre indéfiniment, sans doute à cause d'un déséquilibre d'ordre génotypique ou cellulaire. Une élimination des noyaux trop volumineux doit ainsi intervenir de manière sélective.

La présélection génotypique permet aussi de comprendre les limites imposées aux phénomènes d'hybridation, et notamment dans le cas des unions entre individus appartenant à deux espèces différentes. De tels croisements, qui s'avèrent plus ou moins féconds, permettent aux spécialistes de mettre en lumière le processus de spéciation. En effet, conformément à la définition biologique de l'espèce, les individus de sexe opposé qui ne parviennent pas à se reproduire ensemble appartiennent à des espèces distinctes. Lorsque les chromosomes parentaux ne sont pas homologues, ils s'apparient mal ou pas du tout, ce qui trouble la division cellulaire et cause finalement soit la mort de l'embryon soit certains dysfonctionnements internes, qui peuvent provoquer notamment la stérilité. Cela explique l'existence de barrières interspécifiques post-copulatoires, comme entre l'âne et le cheval par exemple. La stérilité de l'union de

¹⁵ Denis Buican, «Hasard, nécessité et logique du vivant», *La Nouvelle Revue Française*, septembre 1971, n° 225, p. 81.

formes animales dont les différences phénotypiques sont presque indiscernables à un examen rapide apparaît d'ailleurs fréquente, tandis que certaines variétés très dissemblables, comme les différentes races du chien domestique, peuvent souvent se reproduire sans difficulté. Parmi de nombreux autres exemples, Buican développe un cas intéressant d'hybridation entre espèces proches: «[...] dans le cas du croisement d'une espèce cultivée d'orge (*Hordeum vulgare*), utilisée comme géniteur femelle, avec pollen de l'espèce sauvage (*Hordeum bulbosum*), on peut obtenir un embryon diploïde mais qui élimine spontanément les chromosomes du géniteur mâle; l'embryon haploïde qui reste, possédant seulement les chromosomes de l'espèce mère, a un développement perturbé dans l'ovule ce qui mène, dans les conditions normales, à un avortement»¹⁶. L'existence de mécanismes sélectifs spécifiques concernant les rapports entre différentes parties de l'information génotypique ne peut plus faire de doute.

L'aspect novateur du concept de sélection génotypique déplaît aux défenseurs de la théorie synthétique. Le généticien italien Giuseppe Montalenti (1904–1990) refuse ainsi de publier l'article de Buican dans *Scientia*, la revue internationale de synthèse scientifique, où ses nombreuses autres contributions plus classiques sont acceptées. Buican écrit alors aux personnalités les plus en vue pour leur présenter ses idées. Contre le concept de sélection génotypique, Mayr considère comme déterminant le fait qu'il n'existe pas de «gène nu» dans la nature, et que tout génotype doit être intégré dans un phénotype pour passer au crible de la sélection naturelle¹⁷. Mais il ne parvient pas à expliquer les multiples copies de certaines portions du chromosome au sein d'un même génome. Parfois très courtes, elles semblent n'avoir aucune fonction biologique, parce qu'elles ne sont pas traduites par la cellule en protéines. Or, en l'absence de transcription, il ne paraît guère raisonnable de parler de phénotype. Ces passagers clandestins du génome, parfois qualifiés d'ADN «poubelle» ou «pourri» («junk ADN»), prolifèrent donc au sein des chromosomes, dans la limite de la survie et de la reproduction de l'hôte. Au sein même du noyau cellulaire constituant un milieu particulier, la sélection favorise certains éléments génétiques au détriment d'autres, qui pourraient peut-être s'avérer meilleurs pour la relation entre l'organisme et son environnement écologique. La sélection génotypique rend bien compte de l'ensemble des faits qui la concernent. Seul Julian Huxley répond positivement aux courriers de Buican, mais le grand biologiste britannique, âgé de plus de quatre-vingts ans, ne peut guère aider à la publication de ces travaux¹⁸. Il meurt d'ailleurs au début de l'année 1975. Buican publie donc son article fondateur, avec retard, dans la revue belge *La pensée et les hommes*, consacrée à la philosophie et à la morale laïques, très engagée par ailleurs dans la défense de la liberté de pensée¹⁹.

¹⁶ Denis Buican, *L'Évolution et les théories évolutionnistes*, Paris, Masson, 1997, p. 40.

¹⁷ Ernst Mayr, Lettres à Denis Buican, 9 avril 1974, 3 janvier et 21 mai 1979.

¹⁸ Julian Huxley, Lettres à Denis Buican, 27 juillet et 30 décembre 1970, 22 juin 1971, 24 juillet 1972.

¹⁹ Denis Buican, «La présélection génotypique et le modèle évolutif», *La pensée et les hommes*, Bruxelles, 1980.

Depuis sa publication, un nombre croissant de chercheurs fait référence au concept de sélection génotypique. Jean Dausset, qui obtient le prix Nobel de biologie pour ses travaux en immunologie, soutient ainsi une hypothèse personnelle qui s'avère très proche de celle de Denis Buican: «certaines combinaisons de gènes portées par l'embryon seraient incompatibles avec la vie et d'autres, au contraire, favorables. Si cette hypothèse est exacte, on devrait observer dans la population, des associations d'allèles de gènes dont la fréquence est plus élevée que ne le voudrait le simple hasard. Il devrait en être ainsi, par exemple, des gènes contrôlant les "cascades métaboliques" comme le complément qui font intervenir l'une après l'autre des protéines gouvernées chacune par un gène. Cette hypothèse est audacieuse mais ne va pas à l'encontre du dogme mendélien selon lequel les gènes sont transmis indépendamment les uns des autres. Elle pourrait rendre compte de l'existence de nombreux ovules fécondés dont le développement s'arrête»²⁰. Le généticien Pierre-Henri Gouyon écrit à la même époque: «tous les niveaux d'intégration du vivant, et non le seul organisme, sont soumis à des forces de sélection. À certains niveaux, les différents compartiments peuvent entrer en conflit, tandis qu'à d'autres, ils peuvent avoir les mêmes intérêts évolutifs et donc fonctionner en harmonie»²¹.

Dans cet article publié en 1979, ainsi que dans ses publications ultérieures, Buican réinterprète l'ensemble des phénomènes sélectifs comme relevant d'une sélection multipolaire, c'est-à-dire intervenant à tous les niveaux d'intégration du vivant. Ce nouveau concept inclut notamment la sélection génotypique, la sélection naturelle du darwinisme classique, laquelle demeure sans doute la modalité sélective la plus importante, et la sélection sexuelle. En 1989, Buican publie un livre de synthèse au sujet des théories transformistes, intitulé *La Révolution de l'évolution*. Primé par l'Académie française, ce livre commence par une histoire de l'évolutionnisme, mais, comme le signale Pierre Chaunu, qui signe sa préface: «Ce livre, c'est avant tout la science». Le célèbre historien explique en effet: «Denis Buican ne fait pas, comme d'autres s'y sont essayés, l'histoire de cette nouvelle reine de toutes les sciences, comme jadis la théologie, en philosophe, en historien, il l'écrit, d'abord, en savant, et en conclusion de ses dix premiers chapitres sur ce que d'autres ont trouvé, il apporte une suite à la théorie synthétique, l'esquisse du futur épisode, une théorie synergique dont l'agencement est pour l'essentiel son œuvre»²². Le dernier chapitre de *La Révolution de l'évolution* est en effet consacré à la présentation de la sélection multipolaire au sein de ce qu'il nomme la théorie synergique de l'évolution, puisqu'elle englobe la Synthèse moderne tout en incluant les mécanismes intervenant aux différents niveaux d'intégration du vivant ou entre eux. La théorie synergique n'intègre pas seulement de nouvelles modalités sélectives, mais aussi

²⁰ Jean Dausset, *Clin d'œil à la vie. La grande aventure du HLA*, Odile Jacob, Paris 1998, p. 244.

²¹ Pierre-Henri Gouyon (*et alii*), *Les Avatars du gène. La théorie néodarwinienne de l'évolution*, Paris, Belin, 1997, p. 221.

²² Pierre Chaunu, Préface: Denis Buican, *La Révolution de l'évolution*, Paris, PUF, 1989, p. 9.

toutes les mutations, géniques, chromosomiques ou génomiques, ponctuelles ou systémiques, y compris les macromutations auxquelles ne croyaient pas les fondateurs de la Synthèse mais qui ont acquis ces dernières années un haut degré de certitude, en particulier pour ce qui concerne les mutations homéotiques. Elle peut aussi accueillir d'autres découvertes, comme celle des transferts de matériel génétique entre espèces distinctes, permises par des rétrovirus capables d'insérer dans une cellule étrangère des morceaux d'ADN prélevés sur une autre espèce. Guillaume Lecointre, du Muséum national d'histoire naturelle, écrit aussi à propos des nouvelles formes de diversité génétique récemment découvertes: «C'est toute cette variation cachée qui fait l'objet d'une sélection naturelle, simultanément à tous les niveaux d'intégration – à l'échelle des interactions génétiques, cellulaires, en fonction des conditions locales de la cellule et au-delà – et qui donne l'illusion d'un programme par la seule reproductibilité d'un phénomène complexe où les individus qui s'éloignent trop de la moyenne ne peuvent survivre. C'est le darwinisme à toutes les échelles, cellulaire et moléculaire»²³. La théorie synergique offre aussi une nouvelle compréhension de plusieurs phénomènes biologiques essentiels, plus ou moins bien intégrés à la Synthèse des années 1940.

LA NOTION CENTRALE DE CONFLITS SÉLECTIFS

Le premier intérêt de la sélection multipolaire réside dans l'éclairage nouveau et décisif que ce concept apporte au débat concernant les niveaux d'intervention de la sélection. La conception traditionnelle, celle de Mayr et de Monod au sujet de l'organisme comme cible de la sélection, échoue à rendre compte des phénomènes complexes dus au fait qu'une même mutation peut entraîner un avantage à un niveau biologique et des inconvénients à d'autres paliers. C'est ce que les spécialistes nomment un conflit sélectif.

La mutation *t* chez la souris constitue l'un des cas les mieux connus. Les cellules sexuelles qui portent l'allèle *t*, c'est-à-dire la forme mutante, diminuent la viabilité des autres gamètes par un mécanisme encore mal connu. L'allèle *t* assure ainsi sa transmission quasi certaine. C'est pourquoi il se maintient à une haute fréquence malgré un effet phénotypique grave à l'état homozygote, qui entraîne généralement l'avortement de l'embryon. Un gène qui augmente le nombre de ses copies à la génération suivante se trouve donc favorisé par la sélection, même s'il altère la reproduction de l'individu. La valeur sélective de la mutation *t* apparaît donc très différente si on la considère au niveau du gène ou au niveau de l'individu qui reste la seule qui soit prise en considération, au moins théoriquement, par les fondateurs de la théorie synthétique.

²³ Guillaume Lecointre, «Après la théorie synthétique, quelle biologie?», dans *Textes et documents pour la classe*, n° 981, *Darwin et le darwinisme*, 2009, p. 19.

Les évolutionnistes Hudson Kern Reeve de l'Université Cornell dans l'État de New York et Laurent Keller, de l'Université de Lausanne, parlent désormais de «meiotic drive» ou de «sélection intragénomique» à propos de tels phénomènes²⁴, n'hésitant pas d'ailleurs à utiliser le terme «synergism»²⁵. Ces auteurs expriment clairement leur soutien à la conception synergique: «Bien que les gènes soient des entités finalement transmises à travers les générations, il est important de garder à l'esprit que les gènes sont inclus [*packaged*] dans des organismes, les organismes dans des groupes, les groupes dans des populations, et que la sélection peut théoriquement agir à n'importe lequel de ces niveaux»²⁶. L'auteur d'un manuel de biologie peut ainsi écrire clairement: «Gène et individu sont deux niveaux de sélection différents. Chacun a un fonctionnement d'entité égoïste puisque peuvent être sélectionnés ceux qui augmentent leur reproduction aux dépens de celle des autres»²⁷. Interviewé dans la revue *Science & Vie*, le biologiste Étienne Danchin témoigne aussi de la popularité croissante de la sélection multipolaire qu'il nomme «darwinisme universel»: «C'est une notion qui m'est chère. Elle signifie que le mécanisme de sélection naturelle, ainsi qu'il a été défini par Darwin, ne s'applique pas qu'aux seuls êtres vivants tels qu'on les connaît mais à toute entité capable de s'autoreproduire»²⁸. Toutes ces citations prouvent que plus de vingt ans après sa formulation complète, la théorie synergique remporte un nombre de suffrages rapidement croissant.

Un autre exemple révélateur parmi les conflits sélectifs est mis en lumière par le généticien français Pierre-Henri Gouyon et ses collaborateurs chez le thym²⁹. Cette plante peut exister sous deux formes: hermaphrodite ou femelle. Les hermaphrodites peuvent se reproduire seuls, puisqu'ils possèdent des gamètes des deux sexes, alors que les femelles doivent être fécondées par les gamètes mâles issus des hermaphrodites. Les femelles se reproduisent plus vite, ce qui explique qu'elles ne sont pas éliminées par les hermaphrodites. Mais elles ne peuvent remplacer ces derniers sans courir à l'extinction. À court terme, les femelles sont favorisées par la sélection, mais à long terme, les hermaphrodites apparaissent indispensables à la survie de l'espèce. Il existe donc un conflit entre deux niveaux sélectifs, responsables d'un équilibre dynamique dans la démographie de cette espèce. Les généticiens peuvent ainsi conclure, en des termes qui valident la théorie synergique: «Si la sélection agit sur l'information génétique à tous les niveaux d'intégration du vivant, elle n'y opère pas de la même manière; chacun des niveaux de

²⁴ Laurent Keller (dir.), *Levels of Selection in Evolution*, Princeton (USA), Princeton University Press, 1999, p. 5.

²⁵ *Idem*, p. 11.

²⁶ *Idem*, p. 154.

²⁷ Francine Brondex, *Évolution. Synthèse des faits et théories*, Paris, Dunod, 1999, p. 146.

²⁸ Étienne Danchin, «Un darwinisme universel», *Science & Vie Hors série*, n° 230, 2005, p. 146.

²⁹ Pierre-Henri Gouyon (*et alii*), *Les Avatars du gène. La théorie néodarwinienne de l'évolution*, Paris, Belin, 1997, p. 192-193.

sélection constitue de fait une sorte d'unité, plus ou moins indépendante des autres»³⁰. Cette assertion se trouve corroborée par l'existence confirmée de nombreux autres conflits sélectifs observés entre les différents niveaux d'intégration du vivant.

C'est ce qu'ont révélé par exemple plusieurs études identifiant certaines causes de cancer dans la prolifération de cellules au détriment de l'organisme hôte³¹. Par ailleurs, les chercheurs spécialisés dans la physiologie nerveuse et cérébrale montrent que l'utilisation sélective de circuits neuronaux différents mais redondants offre des capacités mémorielles et cognitives essentielles, en particulier chez l'être humain³². En fait, il semble exister au moins deux niveaux sélectifs: celui des neurones eux-mêmes, et celui des «assemblées de neurones» fonctionnant de manière associée³³. Sans impact direct sur la reproduction, de tels cas de sélection entre cellules somatiques prouvent que ces entités biologiques demeurent en compétition relative les unes avec les autres. Dans le domaine de l'immunologie, le prix Nobel Jean Dausset a montré que la réponse immunitaire spécifique repose sur la multiplication sélective des anticorps utiles dans le contexte de la lutte contre un agent étranger à l'organisme. La sélection trouve donc un champ d'application beaucoup plus vaste que celui de la lutte pour la vie, où Darwin l'avait d'abord découverte.

Ces considérations se trouvent confirmées par les études portant sur le thème fort controversé de la sélection sociale chez les animaux et chez l'homme. Au sein d'une même espèce, l'entraide ponctuelle entre individus n'empêche pas, à d'autres moments ou en ce qui concerne des aspects différents de la vie de groupe, leur affrontement dans le cadre de la compétition alimentaire ou sexuelle. Les observations sur la vie des chimpanzés dans la nature révèlent ainsi une très grande flexibilité éthologique. Dans ces conditions, Mayr lui-même doit reconnaître que l'individu isolé ne constitue pas toujours le seul niveau d'intégration où joue la sélection naturelle: «Le succès des attaques surprises de chimpanzés sur les membres de hordes voisines dépend de la stratégie plus ou moins bien organisée des agresseurs. Dans tous les cas semblables, le groupe victorieux agit de façon unitaire et est, dans son ensemble, l'entité sur laquelle joue la sélection». Mais il ajoute aussitôt que «de tels groupes sont souvent composés de membres d'une même famille» et, le naturaliste américain conclut, en contradiction avec les études menées par les primatologues dans la nature: «Une telle sélection est en fait une sélection de parentèle, donc une sélection de l'individu»³⁴. Une telle assertion ignore aussi les multiples exemples d'associations interspécifiques reconnues par les spécialistes de

³⁰ *Idem*, p. 199.

³¹ Laurent Keller (dir.), *Levels of Selection in Evolution*, Princeton (USA), Princeton University Press, 1999, p. 13.

³² Jean-Pierre Changeux, *L'Homme neuronal*, Paris, Fayard, 1983.

³³ *Idem*, p. 279.

³⁴ Ernst Mayr, *Après Darwin. La Biologie, une science pas comme les autres*, Paris, Dunod, 2006 [2004], p. 134.

l'écologie sous les termes de «mutualisme» et «coopération», et qui ne reposent nullement sur le partage de gènes communs³⁵.

Alors que la conception traditionnelle échoue à comprendre l'origine des sociétés, la théorie synergique s'avère compatible avec les scénarios émergents au sujet de l'apparition primitive des organismes pluricellulaires et des autres exemples de la vie coopérative. Les plantes et les animaux qui peuplent aujourd'hui la biosphère ont en effet évolué à partir de cellules individuelles, dont sont aussi issues les bactéries, et qui se sont regroupées en unissant leur destin. La sélection a sans doute favorisé ces proto-organismes car, selon l'adage, l'union fait la force³⁶. D'autant que les diverses cellules ont pu ensuite acquérir au sein de l'organisme individuel, par des mutations multiples, des fonctions différentes, qui ont doté ceux qui les portaient d'innovations adaptatives. Même après que leurs ancêtres se soient unis au sein des organismes multicellulaires, chaque cellule individuelle a continué d'être une cible de la sélection multipolaire. Mais celle-ci est surtout devenue sensible au niveau de l'individu global et masque plus ou moins les formes anciennes de sélection³⁷. Les cellules de l'être humain étant génétiquement identiques (à quelques mutations près) puisqu'elles sont toutes issues du même œuf fécondé, peu importe que seules certaines d'entre elles puissent former les cellules sexuelles à l'origine des générations futures. On retrouve une situation analogue entre les ouvrières d'une même ruche qui remettent le sort de leurs gènes à la ponte de leur reine. Les ouvrières collaborent entre elles comme les cellules d'un même organisme, ce qui rend leur société plus forte contre ses prédateurs et ses rivaux. Selon la théorie de l'endosymbiose, développée par Lynn Margulis dans les années 1960, les cellules eucaryotes, c'est-à-dire dotées d'un noyau englobant le matériel génétique, seraient elles-mêmes issues de la coopération d'organismes primitivement indépendants. En témoigne l'ADN cytoplasmique, que possèdent encore les mitochondries, ces usines énergétiques cellulaires, ainsi que les chloroplastes, qui réalisent l'assimilation chlorophyllienne chez les plantes. Ces gènes extranucléaires pourraient avoir une origine distincte de ceux qui sont transmis par la voie sexuelle, et constituer ainsi des reliques des génomes autrefois séparés des entités primitives ayant constitué la cellule eucaryote ancestrale.

La valeur sélective des individus résulte aussi de multiples pressions complémentaires, indépendantes ou contradictoires. L'ours blanc est ainsi remarquablement adapté, grâce à sa couleur, car ses proies le distinguent mal sur la glace polaire. Mais le blanc retient peu de lumière et ne permet donc pas de vaincre

³⁵ Laurent Keller (dir.), *Levels of Selection in Evolution*, Princeton (USA), Princeton University Press, 1999, p. 12–13.

³⁶ Richard E. Michod, "Individuality, Immortality, and Sex" in: Laurent Keller (dir.), *Levels of Selection in Evolution*, Princeton (USA), Princeton University Press, 1999, p. 56.

³⁷ Laurent Keller (dir.), *Levels of Selection in Evolution*, Princeton (USA), Princeton University Press, 1999, p. 9–11.

le froid intense de ces régions. L'ours blanc bénéficie d'une autre adaptation contre le froid: son épaisse couche de graisse l'isole et lui permet de résister aux températures polaires. De tels conflits se retrouvent à tous les niveaux d'intégration du vivant, car la sélection multipolaire exprime seulement la résultante de l'impact des diverses pressions s'exerçant sur le vivant³⁸. Buican estime qu'il en va de même avec certains organes surdéveloppés et *a priori* désavantageux comme les bois du cerf ou la queue du paon: «Dans la nature, on rencontre un équilibre dynamique entre certains effets de la sélection sexuelle – qui peuvent parfois s'avérer être des hypertélies, ou excroissances exagérées devenues nuisibles – et les limites qui leur sont imposées par la sélection naturelle»³⁹. Comme l'avait déjà compris Darwin, l'adaptation se réalise toujours faute de mieux, c'est-à-dire en l'absence de caractères biologiques plus adaptés. Cela permet de mieux cerner un autre débat majeur au sein des sciences de la vie et qui concerne l'apparente finalité des phénomènes biologiques.

L'ORTHODROME ÉVOLUTIF FACE AUX MYSTÉRIEUSES CONTRAINTES

Dans la mesure où elle est responsable de l'élimination *a priori*, c'est-à-dire avant tout contact avec l'environnement extérieur, des zygotes non viables et individus incapables de survivre, la sélection génotypique permet de compléter les explications traditionnelles visant à rendre compte de l'aspect d'emblée coordonné de certaines transformations évolutives: «Cette présélection génotypique assure, implicitement, une certaine canalisation⁴⁰ du processus évolutif qui, sans mettre l'évolution en dehors du modèle probabiliste, peut expliquer le fait que certaines combinaisons héréditaires ou certaines mutations sont éliminées *a priori*, à cause de leur incompatibilité génotypique, du processus général de la sélection naturelle»⁴¹. La théorie synergique peut aussi compléter les explications traditionnelles au sujet de la direction manifeste de l'évolution de certaines lignées. Les fondateurs de la Synthèse des années 1940 ont substitué à l'orthogenèse finaliste une explication reposant sur la sélection directionnelle (parfois qualifiée d'«orthosélection» lorsqu'elle perdure pendant de longues périodes) et certaines corrélations d'effets entre plusieurs gènes. Buican propose quant à lui de remplacer le terme d'«orthogenèse», imprégné d'une connotation finaliste périmée, par celui d'«orthodrome [...] pour désigner la canalisation évolutive constatée dans la nature et causée essentiellement par la pression de la sélection multipolaire, sur le génotype»⁴².

³⁸ Catherine M. Lessels, «Sexual Conflict in Animal», in: Laurent Keller (dir.), *Levels of Selection in Evolution*, Princeton (USA), Princeton University Press, 1999, p. 77.

³⁹ Denis Buican, *L'Épopée du vivant. L'évolution de la biosphère et les avatars de l'homme*, Paris, Frison-Roche, 2003, p. 44.

⁴⁰ Ce terme ne doit pas être pris au sens de Waddington. Au sujet de cette définition embryologique, consulter : Evelyn Fox Keller, *Le siècle du gène*, Paris, Gallimard, 2003 [2000], p. 114.

⁴¹ Denis Buican, *La Révolution de l'évolution*, Paris, PUF, 1989, p. 340.

⁴² Denis Buican, *Dictionnaire de biologie. Notions essentielles*, Paris, Larousse, 1997, p. 47.

L'hypothèse concurrente des «contraintes internes» apparaît en effet beaucoup moins satisfaisante au plan théorique. Les contraintes sont censées agir pendant le développement ontogénique et canaliser l'expression des gènes au sein d'une architecture d'ensemble cohérente. Mayr explique ainsi l'apparente direction de la variation biologique dans ces termes: «L'intégration harmonieuse du génotype impose des contraintes précises à la variation génétique possible; et cela, de concert avec la sélection en faveur ou contre certains gènes "régulateurs", peut rendre compte de toutes les "tendances orthogénétiques" observées»⁴³. Le paléontologue Stephen Jay Gould estime aussi que l'agencement des parties d'un organisme individuel empêche la viabilité de certaines monstruosité qui ne respecteraient pas la loi des corrélations, déjà adoptée par Darwin. Cela s'avère fort probable, mais Gould en tire l'étrange conclusion que les contraintes s'opposent à la sélection: «[...] les organismes sont des structures intégrées et grevées de contraintes, luttant contre la sélection naturelle pour canaliser les changements le long des voies permises; les animaux complexes ne sont pas formés de parties indépendantes, aux performances optimales»⁴⁴. Quoi qu'il en soit, ces éventuelles contraintes demeurent de nature inconnue. Le concept paraît même assez peu scientifique: «Qu'est-ce qui est le plus important: l'adaptation ou les contraintes qui canalisent celle-ci dans une voie acceptable? nous ne pouvons ni ne devons choisir, car ces deux facteurs définissent la tension essentielle qui règle toute l'évolution»⁴⁵.

Selon Gould et d'autres auteurs, les «contraintes historiques» jouent aussi un rôle complémentaire à celui de la sélection naturelle en limitant le «jeu des possibles» évolutifs, selon l'expression employée par François Jacob⁴⁶. Pour les partisans des contraintes, celles-ci semblent réduire *a priori* le nombre des combinaisons génétiques disponibles. L'embryologiste Charles Devillers et le paléontologue Henri Tintant confondent ainsi le terme «viable» avec ce qu'ils estiment «possible»: «Une combinaison de gènes est irréalisable parce qu'elle est létale»⁴⁷. Cette phrase s'avère cependant incorrecte sémantiquement, dans la mesure où, pour être létal, c'est-à-dire causer la mort de l'embryon ou de l'organisme qui le porte, un gène doit s'exprimer. Or, il ne peut le faire que s'il se trouve inséré dans une combinaison génétique non seulement possible, mais qui existe effectivement. Le terme de «contrainte» tend malheureusement à se substituer à celui de «pression sélective» dans nombre

⁴³ Ernst Mayr, *Histoire de la biologie*, Paris, Fayard, 1989 [1982], p. 499.

⁴⁴ Stephen Jay Gould, *La Foire aux dinosaures. Réflexions sur l'histoire naturelle*, Paris, Seuil, 1993 [1991], p. 155.

⁴⁵ Stephen Jay Gould, *Quand les poules auront des dents. Réflexions sur l'histoire naturelle*, Paris, Seuil, 1991 [1983], p. 58-59.

⁴⁶ François Jacob, *Le Jeu des possibles. Essai sur la diversité du vivant*, Paris, Livre de Poche, 1994 [1981].

⁴⁷ Charles Devillers et Henri Tintant, *Questions sur la théorie de l'évolution*, Paris, PUF, 1996, p. 96-97.

d'ouvrages et d'articles scientifiques récents. On parle ainsi de «contraintes environnementales» pour évoquer «tout ce qui limite les possibles» à l'extérieur de l'organisme, dans sa relation avec le milieu⁴⁸. Non seulement flou, le terme de «contrainte» implique aussi un certain déterminisme, opposé au probabilisme évolutif. D'après le dictionnaire *Petit Robert*, il s'agit en effet d'une «règle obligatoire»⁴⁹. Les pressions sélectives environnementales, par exemple, sont pourtant rarement fatales à toute manifestation de la vie, certains organismes pouvant vivre dans des conditions extrêmes de température et de pression, sans parler de l'homme, qui a même pu marcher sur la Lune, dans un costume protecteur. L'hypothèse des contraintes ne se révèle donc pas satisfaisante, tandis que la théorie synergique répond élégamment et d'une manière scientifique à ces questions.

La théorie synergique constitue donc un cadre adéquat pour intégrer l'ensemble des mécanismes évolutifs connus à ce jour. Elle s'inscrit dans la succession des idées de Darwin, transformées par les apports de la génétique et la Synthèse des années 1940. Elle y ajoute le rôle des macromutations et surtout de la sélection multipolaire, dont les aspects se révèlent différents aux divers niveaux d'intégration du vivant. La sélection génotypique permet de mieux comprendre certaines canalisations de l'évolution, à l'échelle du phénotype comme à celle des lignées paléontologiques grâce à l'orthodrome. Elle constitue aussi la pierre angulaire d'une réponse adaptée au problème des niveaux d'intervention de la sélection et des conflits sélectifs. En s'inscrivant dans une pensée probabiliste, qui rejette aussi bien le pur hasard que tout déterminisme strict, la théorie synergique offre aussi de nouvelles pistes de réflexion dans le domaine de la philosophie de la connaissance – la biognoséologie⁵⁰ – et de l'histoire des idées⁵¹.

⁴⁸ Pierre-Henri Gouyon, *verbo*, 13 mars 1998.

⁴⁹ 1984, p. 380.

⁵⁰ Denis Buican, *Biognoséologie. Évolution et révolution de la connaissance*, Paris, Kimé, 1993 et traducere: București, Editura All, ediție bilingvă, 1993).

⁵¹ Pour plus de détails, consulter: Cédric Grimoult, «Multipolar Selection in Biology, History and Epistemology», *Noesis*, n° XXIX, 2004, p. 145–162.