

HISTOIRE D'UN PROBLÈME SCIENTIFIQUE: TOUS LES CARACTÈRES DES ESPÈCES BIOLOGIQUES SONT-ILS ADAPTATIFS?

CÉDRIC GRIMOULT*

L'un des débats actuels les plus passionnants de la biologie évolutionniste concerne l'émergence du concept des «contraintes internes», apparu dans les années 1980 à la suite de l'essor de la génétique du développement. Plusieurs chercheurs ont ainsi reformulé récemment un vieux problème de la biologie évolutive: tous les caractères des espèces biologiques sont-ils adaptatifs? Et si la sélection naturelle permet de rendre compte de l'adaptation des formes vivantes à leurs milieu, quelle est l'origine des caractères non adaptatifs? L'histoire des réponses à cette question apporte sans doute une nouvelle perspective au débat, et remplit ainsi un rôle important dans l'avancée des connaissances en biologie.

DÉPART D'UNE CONTROVERSE: NAEGELI CONTRE DARWIN

Dans *L'Origine des espèces*, le livre phare qu'il présente au public en 1859, Darwin expose d'importantes preuves en faveur du fait de l'évolution biologique, mais complétées par un mécanisme capable, pour lui comme pour la plupart des biologistes contemporains, de rendre compte de ce phénomène. Dans le cadre de la lutte pour la survie et la reproduction, ce facteur évolutif permet la multiplication des caractéristiques individuelles qui offrent un avantage aux organismes qui les présentent, et la disparition des différences nuisibles:

«Si de pareilles variations sont possibles – nous souvenant qu'il naît infiniment plus d'individus qu'il n'en peut survivre –, devons-nous mettre en doute que ceux qui présentent quelque avantage, *quelque faible qu'il soit*, sur d'autres, n'aient le plus de chances de vivre et de propager leur type? D'autre part, toute variation nuisible, par sa nature, *à un degré quelconque*, est *nécessairement* condamnée et *rigoureusement* détruite. C'est à cette conservation des variations favorables, et à la destruction de celles qui sont nuisibles, que j'ai appliqué le nom de sélection naturelle ou de survivance du plus apte.»¹

Non content de lier l'évolution biologique et l'adaptation des espèces à leur environnement, Darwin insiste, et c'est un point capital, sur la prépondérance de la

* Professeur agrégé d'histoire, docteur en histoire des sciences et enseignant à l'Université Paris X-Nanterre.

¹ Charles Darwin, *L'Origine des espèces*, Paris, Marabout-Université, 1973 (1859), p. 49.

sélection, comme en témoignent les mots soulignés dans le passage précédemment cité.

Dès 1864, le botaniste allemand Karl von Naegeli (1817–1891) met pourtant l'accent, dans ses travaux, sur l'existence de caractères biologiques, présentés par diverses espèces, qui lui paraissent incompatibles avec la thèse panadaptationniste qu'il attribue à Darwin.² Ce dernier tente alors de minimiser l'importance de tels caractères, et propose une hypothèse annexe pour rendre compte de leur existence, grâce aux «corrélations de croissance». En se basant sur les travaux d'Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (1805–1861), Darwin montre en effet, à plusieurs reprises, que certains caractères semblent liés ensemble en ce qui concerne leur transmission héréditaire.³ Dans ces conditions, si la sélection naturelle favorise l'un d'eux, alors les traits associés se propagent également, «en vertu des lois mystérieuses de la corrélation.»⁴ Darwin conclut ainsi:

«Ainsi, des modifications de structure, ayant une haute importance aux yeux des classificateurs, peuvent être dues entièrement aux lois de la variation et de la corrélation, sans avoir, autant du moins que nous pouvons en juger, aucune utilité pour l'espèce.»⁵

Il apparaît aujourd'hui, avec le recul du temps, que l'auteur de *L'Origine des espèces* était sur la bonne voie. Dans les dernières décennies du XIX^e siècle, cependant, de nombreux évolutionnistes abandonnent le mécanisme sélectif et le lien indéfectible tissé par Darwin entre les transformations organiques et l'adaptation. Les partisans de la théorie de l'orthogenèse préfèrent ainsi croire en l'existence d'un plan pré-établi, de nature plus ou moins métaphysique, guidant l'évolution des espèces. Les caractères non adaptatifs d'une espèce quelconque sont alors compris comme des structures «prophétiques», annonçant des organes ou des parties dont la valeur adaptative se révélerait progressivement chez ses descendants modifiés. Bien qu'incompatible avec l'apparence aléatoire des variations héréditaires, laquelle réfute les paradigmes évolutifs strictement déterministes, une telle doctrine finaliste connaît une grande popularité dans la communauté scientifique internationale, qu'elle soit ou non associée aux différents avatars du néolamarckisme, et ce, jusqu'au début du XX^e siècle.

LA GÉNÉTIQUE CLASSIQUE ET LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS FACE AU PROBLÈME

² Cf. Peter J. Bowler, *Evolution. The History of an Idea*, Berkeley, University of California Press, 1989 (1983), p. 209.

³ Charles Darwin, *L'Origine des espèces*, Paris, Garnier-Flammarion, 1992 (1859), p. 56 et 196 sqq, notamment.

⁴ *Idem*, p. 56.

⁵ *Id.*, pp. 198–199.

3

Dès les années 1920, l'essor de la génétique permet la démonstration définitive du caractère indéfini des variations héréditaires. Les changements évolutifs au niveau de l'organisme individuel (phénotype) sont dus en effet à des mutations génétiques (au sein du génotype), et ces dernières ne sont que rarement adaptatives. Ainsi, par exemple, ce n'est parce que le milieu devient plus froid, ou parce que l'individu fait face, toute sa vie, à une température basse, que ses descendants vont présenter spontanément un renforcement du système pileux ou une couche de graisse sous-cutanée plus épaisse. Mais diverses mutations surviennent à chaque génération, et celles qui permettent aux individus qui les portent d'avoir plus de descendants que les autres, grâce, par exemple, à une fourrure plus épaisse, allongeant l'espérance de vie dans un climat froid, seront mieux représentées dans la génération suivante, puisqu'elles sont d'emblée héréditaires. Les généticiens, suivant en cela les travaux de l'école de Morgan, peuvent aussi rendre compte des lois de la corrélation supposées par Darwin, grâce à ce que l'on nomme l'effet pléiotropique des gènes.⁶ On sait aujourd'hui que chaque gène contient les informations nécessaires à l'organisme pour synthétiser une protéine particulière. Les protéines sont les molécules de base du métabolisme cellulaire, mais chacune d'elles peut faire partie de plusieurs chaînes métaboliques différentes, et intervenir dans la réalisation de caractères phénotypiques distincts, et, le plus souvent, sans lien adaptatif entre eux. Ainsi, la pléiotropie du gène responsable de l'albinisme, chez l'homme, se manifeste notamment par son action au niveau de la couleur de la peau et de problèmes oculaires.

Le problème des caractères non adaptatifs n'en est pourtant pas réglé pour autant, car tous les cas de pléiotropie ne sont pas aussi simples que celui de l'albinisme, nettement désavantageux pour les individus qui le possèdent. La mutation responsable d'une maladie génétique, nommée anémie falciforme, par exemple, cause la mort en bas âge des porteurs homozygotes de ce gène (c'est-à-dire qu'ils possèdent le gène muté en double dose, à la fois sur le chromosome issu du père et celui issu de la mère). Mais cette sélection impitoyable n'entraîne pas la disparition de cette mutation car, pour les individus hétérozygotes (qui possèdent un exemplaire de gène muté et un exemplaire de gène normal), la mutation procure une résistance au paludisme. Dans les régions du monde concernées par cette maladie, les hétérozygotes sont nettement avantagés à la fois par rapport aux homozygotes anémiques, qui meurent généralement sans descendance, et par rapport aux homozygotes sains, souvent victimes du paludisme.

La coexistence de ces deux formes génétiques dans la population se traduit donc par un «coût» démographique pour la population locale. Celui-ci correspond au «fardeau de ségrégation», tel qu'il a été défini par le généticien britannique

⁶ Cf. Ernst Mayr, *Histoire de la biologie. Diversité, évolution et hérédité*, Paris, Fayard, 1989 (1982), pp. 516 et 733.

J.B.S. Haldane et peut être calculé grâce à des équations mathématiques complexes. Du fait de la baisse de fertilité engendrée dans une telle situation, le risque d'extinction est grand pour la population qui la subit, et le maintien d'un grand nombre de caractères non adaptatifs, même associés à des gènes pléiotropiques aux effets globalement positifs, ne peut donc être très grand. L'existence de telles structures est donc possible, mais doit être rare.

En conséquence, après l'adoption par la communauté scientifique, dans les années 1940, de la théorie synthétique de l'évolution – laquelle concilie le mutationnisme génétique et le sélectionnisme darwinien – la plupart des évolutionnistes se préoccupent assez peu du problème des caractères non adaptatifs. Ernst Mayr l'évoque ainsi:

«Par exemple, les différences de rayures entre le zèbre de Burchell et le zèbre de Grévy sont-elles le résultat de pressions de sélection différentes dans les diverses parties de l'Afrique où sont apparues ces espèces, ou bien, comme cela est plus vraisemblable, y a-t-il eu une sélection pour les rayures, à laquelle les génotypes des deux espèces ont répondu différemment?»⁷

La question des corrélations n'est donc pas totalement négligée, mais elle sert seulement à expliquer des points de détail de l'évolution des lignées, tandis que la position dominante reste assez proche du pansélectionnisme. Pour un grand nombre de chercheurs, les structures qui paraissent non adaptatives doivent avoir une utilité pour l'organisme, mais celle-ci n'est pas encore connue.

LES «CONTRAINTES INTERNES» DU DÉVELOPPEMENT

Ce compromis n'est cependant pas jugé satisfaisant par certains évolutionnistes plus tardifs, qui critiquent les réponses à l'emporte-pièce offertes par la théorie synthétique «classique». Depuis 1979, le paléontologue Stephen Jay Gould se fait ainsi le héraut du rejet du panadaptationnisme, qu'il qualifie de vision «panglossienne» de l'évolution. Pour lui, la sélection naturelle n'est pas responsable de certaines structures biologiques, et ce facteur ne peut pas être invoqué pour répondre à des telles questions:

«Par exemple, je lis depuis des années la rubrique «Demandez-le au *Boston Globe*» dans le domaine scientifique, et je n'y ai jamais vu que des réponses adaptationnistes aux questions relatives à l'évolution. Une lectrice demandait: «Pourquoi avons-nous deux seins?» et le journal a répondu que le nombre «adéquat» de mamelles (pour une adaptation optimale) est:

⁷ Ernst Mayr, *op. cit.*, p. 545.

«une de plus que le nombre courant de nourrissons», afin d'avoir une marge de sécurité qui, néanmoins, ne soit pas handicapante.»⁸

Pour S.J. Gould, la réponse à cette question doit davantage tenir compte des

5

«contraintes internes», agissant pendant le développement ontogénique, et qui canalisent l'expression des gènes au sein d'une architecture d'ensemble cohérente. Chez l'homme, celle-ci est fondée sur la symétrie anatomique bilatérale:

«La plupart des traits de notre morphologie externe – les yeux, les narines, les oreilles, les bras, les jambes, etc. – se présentent au nombre de deux, et la raison ne peut pas en être l'existence d'un seul nourrisson à la fois. N'est-ce pas plutôt les «rails» guidant l'édification de notre anatomie qui fournissent la raison fondamentale expliquant l'existence de deux seins?»⁹

Cette assertion apporte à la réflexion un élément sans doute trop négligé dans les travaux généraux portant sur la théorie synthétique de l'évolution. Mais on peut y faire deux critiques majeures. Ne considérons pour l'instant que la première: la symétrie bilatérale de notre organisme n'exclut pas que certains organes sont en nombre unique (le nez, le sexe, le cœur, etc.), tandis que rien n'aurait empêché que l'homme (et surtout la femme) possède, à l'instar de nombreuses autres espèces de mammifères, plusieurs paires de seins. Il faut donc trouver une autre hypothèse pour compléter celle émise par S.J. Gould, et peut-être faut-il donc retenir aussi l'explication sélectionniste. Mais il est vrai, cependant, que la sélection naturelle classique, au sens darwinien du terme, ne peut rendre compte aisément des mamelons masculins sur la poitrine. Ces caractères sont plutôt liés à la mise en place ontogénique des éléments anatomiques en fonction de gènes communs aux deux sexes.

Afin de montrer que les transformations organiques viables d'une espèce vivante doivent tenir compte de son organisation tout entière, certains évolutionnistes contemporains ont utilisé la loi de corrélation des organes, ainsi formulée par Cuvier en 1812:

«Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont toutes les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi; et par conséquent chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres.»¹⁰

⁸ Stephen Jay Gould, *Comme les huit doigts de la main*, Paris, Seuil, 1996 (1993), p. 456.

⁹ *Idem*, p. 457.

¹⁰ Georges Cuvier, *Discours préliminaire aux ossements fossiles de quadrupèdes*, Paris, Garnier-Flammarion, 1992 (1812), p. 97. Pour les limites de cette loi, formulée au temps du fixisme, cf. Cédric Grimoult, *Evolutionnisme et fixisme en France: histoire d'un combat (1800–1882)*, Paris, CNRS Editions, 1998.

S.J. Gould¹¹ en conclut que l'agencement des parties d'un organisme individuel empêche la viabilité de certaines monstruosités qui ne respecteraient pas la loi des corrélations. Cela s'avère fort probable, mais ce paléontologue en tire l'étrange conclusion que les contraintes s'opposent à la sélection:

6

«[...] 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.»¹²

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

«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.»¹³

CONTRAINTES HISTORIQUES ET MUTATIONS GÉNÉTIQUES

Selon S.J. 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»¹⁴ évolutifs. S.J. Gould explique aussi par ces contraintes épigénétiques l'importante différence de variabilité entre les races de chien, espèce qui paraît très malléable, et celles du chat, peu différentes les unes des autres. L'embryologiste Charles Devillers et le paléontologue Henri Tintant écrivent aussi:

«Un génotype, un pool génétique sont des «mémoires» que les aléas de l'histoire ont façonnées: une modification structuro-fonctionnelle, un changement d'orientation dans la course de l'histoire sont en quelque sorte des «choix» qui, du fait même qu'ils sont retenus, excluent la possibilité d'expression pour d'autres «choix» parmi ceux que recelaient ces patrimoines héréditaires. Le futur de la lignée, le «jeu des possibles» en est inexorablement affecté.»¹⁵

¹¹ Cf. aussi Stephen Jay Gould et Richard Lewontin, «L'adaptation biologique», *La Recherche*, 1982, n° 139, pp. 1494–1502.

¹² Stephen Jay Gould, *La foire aux dinosaures. Réflexions sur l'histoire naturelle*, Paris, Seuil, 1993 (1991), p. 155.

¹³ Stephen Jay Gould, *Quand les poules auront des dents. Réflexions sur l'histoire naturelle*, Paris, Seuil, 1991 (1983), pp. 58–59.

¹⁴ François Jacob, *Le jeu des possibles. Essai sur la diversité du vivant*, Paris, Livre de Poche, 1994 (1981).

¹⁵ Charles Devillers et Henri Tintant, *Questions sur la théorie de l'évolution*, Paris, P.U.F., 1996, pp. 96–97.

Cette idée ne transforme pas en profondeur la théorie synthétique, sauf à croire que les changements ultérieurs restent impossibles en dehors de l'orientation générale des transformations de la lignée. Mais c'est précisément ce que proposent les auteurs:

«Depuis les débuts du Tertiaire, la construction des membres pairs des Cétacés s'est engagée dans la voie «nageoire» [...]. Ce choix élimine toute possibilité de transformation du membre et d'évolution des Cétacés vers un autre type de construction, un autre mode de vie; le nageur restera nageur.»¹⁶

Cela paraît à la fois présomptueux et exagéré. Présomptueux, car l'évolution n'est pas (encore?) une science prédictive. Exagéré, parce que d'autres groupes biologiques sont passés d'une adaptation marine au milieu terrestre, et que l'on ne voit pas ce qui

7

empêcherait d'éventuels descendants des Cétacés actuels de venir coloniser la terre ferme si, par exemple, celle-ci se trouvait brusquement dépeuplée de la plupart de ses espèces animales, en offrant ainsi de larges niches écologiques libres.

Il faut bien comprendre que, pour les partisans des contraintes, celles-ci limitent *a priori* les possibles génétiques. Le paléontologue Jean Chaline écrit ainsi:

«[...] les contraintes du développement sont telles que toutes les morphologies ne sont pas potentiellement réalisables dans le monde vivant; certaines sont même réellement impossibles.¹⁷ La nouvelle morphologie géométrique a donc pour objet de délimiter au sein des divers plans d'organisation les possibles réalisées, et théoriquement réalisables, et faire des investigations sur les formes théoriques non réalisables.»¹⁸

De la même façon, C. Devillers et H. Tintant n'hésitent pas à écrire: «Une combinaison de gènes est irréalisable parce qu'elle est létale.»¹⁹ Cette phrase est sémantiquement incorrecte, dans la mesure où, pour être létal, c'est-à-dire causer la mort de l'embryon ou de l'organisme qui le porte, un gène doit s'exprimer. Or, il ne peut le faire que s'il se trouve inséré dans une combinaison génétique non seulement possible, mais existant effectivement. Les auteurs confondent en fait «possible» et «viable», des adjectifs aux sens différents, car, dès lors qu'un génotype est possible, il passe au crible de la sélection. Les contraintes, exprimées jusqu'ici de manière mystérieuse, et cela, dans toute la littérature évolutionniste contemporaine, correspondent donc plutôt à des facteurs sélectifs. Avant de développer ce point, notons que les partisans des contraintes reconnaissent que ce qu'ils nomment les «contraintes environnementales» correspond exactement à la sélection naturelle au sens classique (darwinien) du terme:

¹⁶ *Idem*, p. 97.

¹⁷ L'auteur renvoie ici à l'article suivant de P. Alberch, «L'ingénieur, l'artiste et les monstres», *La Recherche*, 1998, n° 305, pp. 112-117.

¹⁸ Jean Chaline, *Les horloges du vivant. Un nouveau stade de la théorie de l'évolution?*, Paris, Hachette, 1999, p. 75.

¹⁹ Charles Devillers et Henri Tintant, *op. cit.*, p. 96.

«Les contraintes, intrinsèques, de la construction étant franchies, l'organisme parvenu au terme de son ontogenèse se trouvera confronté aux contraintes extrinsèques engendrées par son environnement physico-biologique, contraintes qui se manifestent par la sélection naturelle qui pourra, éventuellement, refuser telle construction organique qui ne pourrait répondre aux défis du milieu.»²⁰

En elle-même l'hypothèse des contraintes ne se révèle donc pas satisfaisante. Bien que ses partisans aient permis aux évolutionnistes de s'intéresser à nouveaux à des questions généralement passées sous silence dans le cadre de la théorie synthétique, elle n'est pas conforme à l'esprit scientifique en laissant sous une forme mystérieuse ses principaux constituants. Quelle est donc la nature biologique des phénomènes difficiles à interpréter à l'aide du concept de «contrainte»?

8

LA THÉORIE SYNERGIQUE DE L'ÉVOLUTION

Dès 1969, Denis Buican, généticien d'origine roumaine, devenu par la suite historien des sciences biologiques, propose de reconnaître l'existence de formes particulières de la sélection aux différents niveaux d'intégration du vivant. On nomme ainsi les paliers de construction des êtres biologiques, dont les propriétés sont caractéristiques, et dont les principaux sont: le gène, le chromosome, les organites cellulaires, la cellule, l'organe, l'organisme individuel, la parentèle, le groupe social, la population, l'espèce, l'écosystème et, enfin, la biosphère. Conformément à la théorie générale des systèmes, fondée sur l'assertion d'Aristote, selon laquelle «le tout est plus que la somme des parties», les niveaux d'organisation inférieurs constituent les éléments de base des niveaux supérieurs, ces derniers possédant des spécificités émergentes, qui n'existent pas aux paliers inférieurs.

La sélection multipolaire intègre la sélection naturelle classique, au niveau de l'individu, mais ne s'y réduit pas. Contrairement aux idées émises par certains fondateurs de la théorie synthétique, et notamment E. Mayr,²¹ D. Buican montre notamment qu'il existe une sélection génotypique, mise en lumière aux premiers paliers d'organisation du vivant. Provoquant des mutations à l'aide des facteurs biophysiques, on observe en effet la létalité de la plupart des modifications obtenues: la sélection élimine donc, dès les premiers stades du développement, les génotypes *a priori* incompatibles avec la vie. Pour D. Buican, cette sélection des

²⁰ *Idem*, p. 96.

²¹ Cf. Cédric Grimoult, *Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France (1945–1995)*, Genève-Paris, Droz, 2000, pp. 506–510 et notamment les lettres inédites d'E. Mayr, pp. 507–508.

mutants létaux indépendamment du milieu où ils devraient se développer ne correspond pas exactement à la sélection naturelle darwinienne, car il ne s'agit pas de l'élimination de phénotypes désavantagés dans certaines conditions du milieu, mais de celle des génotypes qui ne possèdent pas les instructions nécessaires pour la formation d'un phénotype viable, quelles que soient, par ailleurs, les caractéristiques de l'environnement interne et externe au génome:

«En effet, l'ingénierie génétique – pour appeler ainsi d'un terme plus neutre le génie ou les manipulations génétiques – prouve que l'homme est capable d'exercer aujourd'hui une sélection artificielle au niveau moléculaire. Or, par la même analogie utilisée par Darwin, on peut passer de la sélection artificielle due à l'espèce humaine à la sélection naturelle, exercée depuis l'apparition de la vie, au même niveau, celui de l'agencement moléculaire du génotype.»²²

Certaines découvertes récentes révèlent en effet l'existence de mécanismes analogues dans la nature:

«[...] 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

9

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, un avortement.»²³

La sélection génotypique rend compte aussi du rôle évolutif des transposons, lesquels peuvent s'insérer naturellement dans un autre chromosome que celui dont ils faisaient initialement partie. Dans les laboratoires où sont créés artificiellement des hybrides moléculaires entre espèces éloignées, on assiste à la mort de nombreuses combinaisons génotypiques sans doute *a priori* incompatibles avec la vie. Si l'on a affaire ici à une sélection d'un individu (en réalité d'un œuf ou d'un embryon au tout début de son développement), il est prouvé que l'on trouve des gènes aux effets comparables dans la nature, et dont les effets nocifs se manifestent plus ou moins tôt dans le développement, ou même dans la vie adulte. Ces mutations létales peuvent concerner un gène unique, plus ou moins facilement identifiable, comme le locus T de la souris, mais aussi des combinaisons géniques ou chromosomiques qui portent des informations incompatibles entre elles ou avec le métabolisme, et cela à tous les paliers d'organisation.

Il existe donc une sélection génotypique au niveau cellulaire:

«Une présélection génotypique peut limiter également le phénomène de polyploïdie qui représente une multiplication de la garniture chromosomique [...]. Or, on constate que le

²² Denis Buican, *La Révolution de l'évolution*, Paris, P.U.F., 1989, p. 270.

²³ Denis Buican, *L'évolution et les théories évolutionnistes*, Paris, Masson, 1997, p. 40.

nombre de chromosomes dans le cas des espèces polyploïdes ne peut pas s'accroître indéfiniment dans un noyau, probablement à cause d'un déséquilibre d'ordre génotypique ou cellulaire.»²⁴

Dans ce cas, ce n'est ni l'environnement, ni le cytoplasme qui tuent l'embryon, mais bien son noyau, véritable «bombe de mort sans sursis» (contrairement à la «bombe de mort sans sursis» différée que constitue l'embryon «normal», plus ou moins bien adapté pour la survie et qui prendra part à la lutte pour la vie classique du darwinisme). Dans le cadre de la sélection génotypique, le phénotype ne peut pas passer au crible de la sélection naturelle, puisqu'il n'y a pas de phénotype, les «individus» concernés étant «pour ainsi dire nés morts car d'emblée condamnés, avant l'intervention de toute sélection naturelle classique, et même dans les meilleures conditions possibles du milieu environnant.»²⁵

De même, les hybridations entre taxons plus ou moins éloignées peuvent produire des embryons inviablés, ou stériles, sans doute à cause de perturbations au cours de la mitose et de la méiose, dont rend compte la sélection génotypique au niveau gamétique et spécifique, laquelle

«[...] s'oppose également à certaines hybridations fort éloignées entre des espèces ou des genres biologiques en ne permettant pas la fécondation ou en produisant la stérilité des

10

descendants comme, par exemple, dans les métissages concernant l'âne et le cheval...»²⁶

A partir de ces exemples, on peut reconnaître que tous les niveaux d'intégration connaissent une application particulière du phénomène sélectif génotypique, qui n'exclut pas, mais au contraire complète la sélection classique ou phénotypique. Dans le cadre de la théorie synergique de l'évolution, D. Buican complète donc le cadre synthétique classique, en prenant en compte les formes particulières de la sélection à tous les niveaux d'intégration du vivant.

SUPÉRIORITÉ ÉPISTÉMOLOGIQUE DE LA THÉORIE SYNERGIQUE

La théorie synergique, et notamment la notion de sélection génotypique qui en constitue la principale innovation, permet sans doute de mieux rendre compte des phénomènes jusqu'ici interprétés en termes de «contraintes». Dans ce cadre, on peut formuler autrement la question posée par Pierre-Henri Gouyon et ses collaborateurs, dans une discussion approfondies au sujet des «contraintes de développement»:

²⁴ Denis Buican, *op. cit.*, 1989, p. 303.

²⁵ Denis Buican, *op. cit.*, 1997, p. 13.

²⁶ *Idem*, p. 13.

«La considération de telles contraintes en biologie évolutive amène la question suivante: lorsque la morphologie d'une espèce reste inchangée durant une longue période, éventuellement des millions d'années, cette situation de stabilité (on parle parfois de stase) est-elle le fait de contraintes de développement limitant les possibilités de modification morphologique, ou d'une sélection stabilisante maintenant une certaine uniformité? Comment distinguer les contraintes de développement des contraintes sélectives?»²⁷

La sélection multipolaire offre une réponse élégante à cette question apparemment épineuse. Les «contraintes de développement» doivent être comprises au sens de sélection génotypique, tandis que les «contraintes sélectives» représentent la sélection naturelle classique. Autrement, comment pourrait-on imaginer qu'un génotype reste comme «en panne de mutations», ou bien quel facteur, jusqu'ici inconnu, serait capable d'empêcher la formation d'œufs fécondés présentant les mutations requises?

La plupart des biologistes contemporains acceptent l'existence d'une sélection interne, qui joue aux premiers niveaux d'organisation du vivant. Celle-ci se manifeste par l'élimination de mutants létaux et de monstres de toutes sortes, dont Darwin avait d'ailleurs déjà reconnu l'action biologique:

«On affirme que, chez les meilleures espèces de pigeons culbutants à bec court, il périclète dans l'œuf plus de petits qu'il n'en peut sortir; aussi les amateurs surveillent-ils le moment de l'éclosion pour secourir les petits s'il en était besoin. Or, si la nature voulait produire un pigeon à bec très court pour l'avantage de cet oiseau, la modification serait très lente et la sélection la plus rigoureuse se ferait dans l'œuf, et ceux-là seuls survivraient qui auraient le

11

bec assez fort, car tous ceux à bec faible périraient inévitablement; ou bien encore, la sélection naturelle agirait pour produire des coquilles plus minces, car l'épaisseur de la coquille est sujette à la variabilité comme toutes les autres structures.»²⁸

Malgré cela, et les écrits d'auteurs qui se sont plus ou moins approchés de l'idée de sélection génotypique²⁹, celle-ci a toujours été, et est encore, refusée par E. Mayr, parmi d'autres évolutionnistes, pour la simple raison que ces formes, précédemment décrites, de sélection interne, demeurent non de vrais cas de sélection au niveau du génotype, mais des formes de sélection naturelle classique à divers stades de l'ontogenèse. S.J. Gould souscrit ainsi à la définition de la sélection proposée par E. Mayr, laquelle rejette toute possibilité de sélection au niveau du gène, comme le prône aussi le généticien Richard Dawkins:

«Quelque soit le pouvoir que Dawkins désire attribuer aux gènes, il y a une chose qu'il ne peut pas leur donner, la visibilité directe aux yeux de la sélection naturelle. La sélection ne peut pas voir les gènes et choisir directement parmi eux. Elle doit utiliser des intermédiaires, les corps. Un gène est un morceau d'ADN caché dans une cellule. La sélection voit des corps. Elle

²⁷ Pierre-Henri Gouyon, Jean-Pierre Henry et Jacques Arnould, *Les avatars du gène. La théorie néodarwinienne de l'évolution*, Paris, Belin, 1997, p. 286.

²⁸ Charles Darwin, *L'Origine des espèces*, Paris, Garnier-Flammarion, 1992 (1859), pp. 136-137.

²⁹ Cf. Cédric Grimoult, *op. cit.*, 2000, p. 524.

avantage certains corps car ils sont plus forts, mieux isolés, plus précoces dans leur maturation sexuelle, plus farouches au combat ou plus beau à regarder.»³⁰

Le problème est que cette assertion est réfutée, au moins dans les cas du génie génétique car, en laboratoire, les chercheurs peuvent choisir un gène, par exemple celui qui code pour l'insuline, et le transférer dans un autre organisme, bactérien par exemple, à charge pour lui de l'exprimer, et de produire ainsi une insuline «humaine», qui pourra être mise à la disposition des diabétiques.

L'hypothèse de la sélection génotypique permet aussi de mieux comprendre les cas de conflits de sélection. L'un des mieux connus concerne la mutation T, déjà évoquée, chez la souris:

«Les gamètes [c'est-à-dire les cellules sexuelles] porteurs de l'allèle *t* [par ce terme, on distingue la forme mutante de la forme «sauvage» du gène] 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. Un gène qui augmente le nombre de ses copies à la génération suivante est sélectionné, même s'il altère la reproduction de l'individu.»³¹

La valeur sélective de la mutation T est donc très différente si on la considère au niveau du gène ou au niveau de l'individu. En conséquence,

«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.»³²

12

Enfin, si la sélection génotypique (ou les contraintes, pour leurs partisans) canalise l'évolution et explique certaines imperfections dans l'adaptation des espèces à leur milieu, elle ne peut rendre compte, à elle seule, des réalisations phénotypiques effectives. L'explication par les contraintes reste en effet insuffisante, comme dans le cas du cerf fossile *Megaloceros*:

«La taille des bois est liée à celle du crâne, plus l'animal est grand plus ses bois le sont: on parle de *relations allométriques*. En général, les bois sont considérés comme le résultat de la sélection sexuelle et servent dans les combats entre mâles. Les bois immenses de *Megaloceros* devaient être si encombrants qu'ils auraient dû être contre-sélectionnés. Les relations allométriques imposent une contrainte lors du développement. Si l'évolution conduit à une plus grande taille, alors les bois seront aussi plus grands. Les grands bois sont une conséquence du développement, pas un trait sélectionné.»³³

³⁰ Stephen Jay Gould, *Le Pouce du panda. Les grandes énigmes de l'évolution*, Paris, Grasset, 1982 (1980), p. 103.

³¹ Francine Brondey, *Evolution. Synthèse des faits et théories*, Paris, Dunod, 1999, p. 145.

³² *Idem*, p. 146.

³³ *Idem*, p. 167. Il s'agit de la réponse à un exercice proposé aux étudiants.

Dans ce cas, on peut dire que la valeur sélection individuelle résulte de plusieurs pressions parfois complémentaires et parfois contradictoires. Il se peut que seule la grande taille du *Megaloceros* ait été avatagée par la sélection, et qu'aucune mutation n'ait permis de dissocier les relations allométriques. Mais c'est peut-être aussi la cause principale de l'extinction de cette espèce lorsque les forêts de son habitat sont devenues plus denses. La sélection naturelle au sens classique est donc le résultat d'un bilan entre les diverses pressions existantes et l'adaptation se réalise toujours «faute de mieux», c'est-à-dire, en l'absence de caractères biologiques plus adaptés. On n'a donc pas besoin de faire appel à d'éventuelles «contraintes» pour rendre compte de la présence des caractères biologiques, surtout si elles apparaissent comme des facteurs concurrents de la sélection.

LES CAUSES DU SUCCES DES CONTRAINTES

La sélection génotypique, il est vrai, se prête parfois difficilement à des expériences directes, étant donné qu'il faut trouver des situations (si cela est possible) où tous les risques de sélection due au milieu soient exclus, ce qu'il s'avère très difficile d'observer, comme le déplore Jean Dausset, prix Nobel de médecine pour ses travaux en immunogénétique:

«Personnellement, je tente de démontrer l'hypothèse que je «rumine» depuis plus de dix ans, que je ne peux ni prouver ni infirmer faute de données suffisantes. Mon hypothèse est la suivante: 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

13

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.»³⁴

L'idée de contraintes semble au contraire connaître un certain succès, au point de s'imposer dans les manuels universitaires, même lorsque ces derniers prennent en considération l'action de la sélection à différents niveaux d'intégration du vivant³⁵. Cependant, cela conduit parfois à des interprétations contradictoires. Par exemple, si les chaînes de régulation ontogéniques canalisent effectivement le développement embryonnaire et la croissance de l'organisme, certaines mutations intervenant à des moments clés lors de la réalisation des architectures tissulaires ou

³⁴ Jean Dausset, *Clin d'œil à la vie. La grande aventure du HLA*, Paris, Odile Jacob, 1998, p. 244.

³⁵ Francine Brondeux, *op. cit.*, 1999.

physiologiques (comme les mutations homéotiques ou les hétérochronies du développement, très étudiées depuis les années 1980) peuvent sans doute conduire à des innovations évolutives d'emblée corrélées, et donc viables. De tels carrefours permettent de relativiser la rigidité des «rails» censés canaliser le développement, comme l'explique S.J. Gould:

«[...] la transition peut se produire dans les embryons qui sont plus simples et plus semblables entre eux que les adultes fortement divergents qu'ils forment. Personne ne songerait à transformer une étoile de mer en souris, mais les embryons de certains échinodermes et de certains protovertébrés sont presque identiques.»

Mais, dans ce cas, les contraintes ne représentent rien de plus que les causes formelles (le matériau génétique initial) qui expliquent l'évolution dans la théorie néodarwiniste classique des mutations sélectionnées:

«En termes plus modernes, nous dirions que les nouvelles espèces n'héritent pas leur forme adulte de leurs ancêtres. Elles reçoivent un système génétique complexe et un ensemble de voies de développement pour exprimer leurs produits génétiques aux divers stades de développement pré et post-embryonnaire, jusqu'au niveau de l'organisme adulte. Ces voies imposent bel et bien des contraintes à l'expression de la variation génétique; elles la canalisent dans des directions déterminées. La sélection naturelle peut choisir n'importe quel point sur ces axes, mais elle ne pourra sans doute pas faire qu'une espèce s'en écarte – la sélection ne peut agir en effet que sur la variation qui lui est présentée. En ce sens, les contraintes sur la variation peuvent autant diriger les voies du changement évolutif que la sélection exerçant son rôle darwinien de force créatrice.»³⁶

Cette dernière interprétation a effectivement été rejetée hors de la théorie synthétique lors d'un débat entre E. Mayr et J. Huxley, il y a près de cinquante ans: c'est donc une version caricaturale de la sélection naturelle que critique S.J. Gould. Celui-ci entend cependant défendre l'idée que: «Chaque modèle organique porte en

14

lui des possibilités d'évolution, mais les voies de son changement potentiel sont limitées.»³⁷ Si ces limites ne sont pas de nature sélectives, il suffit sans doute de dire, avec D. Buican:

«[...] on ne peut parler de hasard comme de «liberté absolue» qu'en tant qu'éventuelle hypothèse car, pour qu'un «hasard», absolu ou non, puisse jouer, il faut supposer qu'il y a les jouets, c'est-à-dire les matériaux initiaux indispensables au processus évolutif qui, par leur nature spécifique, ne peuvent pas ne pas canaliser le processus de l'évolution. En d'autres termes, pour qu'une «roulette», jeu typique de «hasard», puisse fonctionner, il faut supposer l'existence d'éléments constitutifs adéquats pour sa construction, et bien sûr, des mécanismes qui en soient adaptés. Or, le matériel peut permettre une grande liberté de choix, avec du

³⁶ Stephen Jay Gould, *Quand les poules auront des dents. Réflexions sur l'histoire naturelle*, Paris, Seuil, 1991 (1983), pp. 164–165.

³⁷ *Idem*, p. 182.

marbre on peut produire un amas de pierres ou le Parthénon, mais guère une liberté absolue : avec du sable à l'état naturel, on ne peut édifier des gratte-ciel...»³⁸

Le concept des contraintes renforce aussi l'idée que la formation de nouvelles espèces (la spéciation) se fait principalement par des bouleversements importants de l'ontogenèse de la forme souche. Or, cela validerait le modèle saltationniste prôné par S.J. Gould dans les années 1970: celui des équilibres ponctués, qui l'a conduit à abandonner le gradualisme traditionnel. Se pourrait-il aussi que l'hypothèse des contraintes séduise aussi plusieurs évolutionnistes français à cause de certains relents d'un néolamarckisme hyper-hyper tardif? C'est ce que semble suggérer notamment la citation suivante:

«[...] par les contraintes de sa programmation génétique puis celles de son traitement ontogénique, l'organisme maîtrise, pour l'essentiel, sa destinée évolutive [...] puisqu'il n'offre, finalement, au filtre de la sélection naturelle, qu'un choix limité de possibilités de changement.»³⁹

L'organisme ne maîtrise nullement sa «destinée évolutive», sauf dans le cadre d'un néolamarckisme réfuté par l'expérience. Notons d'ailleurs que les partisans de cette théorie utilisaient des formules extrêmement comparables au milieu du XX^e siècle.⁴⁰ Cette interprétation se trouve renforcée par le fait que l'hypothèse des contraintes a été d'abord prônée par S.J. Gould, qui s'était déjà illustré dans les années 1970, à propos de la théorie des équilibres ponctués, dont il partage la paternité avec le paléontologue Niles Eldredge, à propos des rythmes évolutifs. Or, en 1977 (avec N. Eldredge), et à nouveau en 1980 (seul), S.J. Gould a proposé un mécanisme de la spéciation réfuté *a priori* par les connaissances en génétique, mais prônées, dans le passé, par le monde communiste au moment de l'affaire Lyssenko⁴¹:

«Les lois dialectiques de Hegel, transférées dans un contexte matérialiste, sont devenues la «philosophie officielle» dans de nombreuses nations socialistes. Ces lois du changement sont explicitement ponctualistes, comme il convient à une théorie de la transformation révolutionnaire des sociétés humaines. L'une de ces lois, au sujet de laquelle Engels a particulièrement insisté, établit qu'une nouvelle qualité émerge lors d'un bond au moment où la lente accumulation de changements quantitatifs, ayant longtemps résisté du fait de la stabilité du système, le force finalement à passer rapidement d'un système stable à un autre (loi de la transformation de la quantité en qualité). – Faites chauffer de l'eau lentement et elle

³⁸ Denis Buican, *op. cit.*, 1989, pp. 309–310. Voir aussi, du même auteur, «Hasard, nécessité et logique du vivant», *La Nouvelle Revue Française*, septembre 1971, n° 225, pp. 77–85.

³⁹ Charles Devillers, Jean Chaline et Bernard Laurin, «Plaidoyer pour une embryologie évolutive», *La Recherche*, 1990, n° 222, p. 809.

⁴⁰ Cf. Cédric Grimoult, *op. cit.*, 2000.

⁴¹ Cf. Denis Buican, *Lyssenko et le lyssenkisme*, Paris, P.U.F., «Que sais-je?», 1989.

se transforme finalement en vapeur; opprimez le prolétariat de plus en plus fort, et la révolution est garantie.»⁴²

Outre que l'exemple de l'eau choisi par les auteurs est particulièrement mal choisi (l'évaporation de l'eau étant un phénomène graduel, car sa vitesse dépend de la température), et que celui de la révolution est contestable, il faut noter la convergence avec les affirmations anti-scientifiques de Lyssenko, en URSS au milieu du XX^e siècle. Non seulement ce dernier se référait explicitement à la «loi» du bond dialectique, mais il s'inspirait aussi directement du néolamarckisme, et rejetait l'influence essentielle des mutations génétiques et de la sélection naturelle intra-spécifique dans l'évolution. Enfin, bien que rejetant le néolamarckisme biologique, S.J. Gould persiste à croire que ce paradigme se révèle valide pour ce qui concerne l'évolution culturelle:

«L'évolution culturelle humaine, contrairement à notre histoire biologique, est de caractère lamarckien. Ce que nous avons appris en une génération, nous le transmettons directement par l'enseignement et les textes. Les caractères acquis sont héréditaires dans les domaines de la technologie et de la culture. L'évolution lamarckienne est rapide et cumulative.»⁴³

Une majorité d'auteurs s'accorde au contraire à reconnaître que l'évolution culturelle est analogue à l'évolution biologique,⁴⁴ en ce qui concerne notamment la sélection des idées et paradigmes épistémologiques. Une certaine tradition culturelle persistante pourrait ainsi expliquer les réticences actuelles de nombreux évolutionnistes français à adhérer au néodarwinisme actuel, sur le modèle de leurs prédécesseurs, lesquels ont beaucoup tardé à accepter la théorie synthétique de l'évolution, globalement près de trente ans après le ralliement des chercheurs anglo-saxons.⁴⁵

PROBABILISME CONTRE DÉTERMINISME: L'ORTHODROME

Paradoxalement, les contraintes ont servi à justifier deux paradigmes opposés, lesquels cadrent d'ailleurs assez mal avec les fondations épistémologiques des sciences des origines. Comme le montre J. Chaline, ces facteurs (qui doivent, sans doute, être interprétés en terme de sélection génotypique), puisqu'ils existent réellement, ont d'abord été interprétés en des termes finalistes, dans la théorie de l'orthogénèse:

⁴² Stephen Jay Gould et Niles Eldredge, «Punctuated Equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered», *Paleobiology*, 1977, t. 3, pp. 145–146. Traduction personnelle.

⁴³ Stephen Jay Gould, *Le pouce du panda. Les grandes énigmes de l'évolution*, Paris, Grasset, 1982 (1980), p. 94.

⁴⁴ Cf. Cédric Grimoult, *op. cit.*, 2000.

⁴⁵ *Idem.*

«Les archives paléontologiques montrent également l'existence de *tendances* (*trends*) qui correspondent à des séries de changement *orientés* dans un même sens et *cumulés* au sein de plusieurs groupes apparentés, et ce pendant de longues périodes géologiques [...]. Ce phénomène de *canalisation* est donc fréquent dans les archives paléontologiques et permet de comprendre pourquoi certains auteurs [...] ont pu développer des idées finalistes. Les canalisations sont semble-t-il dues aux contraintes du développement qui limitent les possibilités de transformation des caractères.»⁴⁶

Ce n'est donc pas un hasard si, moins d'un an après la publication de telles idées, J. Chaline et ses collaborateurs proposaient une «loi» prédictive de l'évolution, de nature déterministe, bien que d'apparence aléatoire, sur la base des équations mathématiques du chaos:

«Beaucoup de phénomènes biologiques sont déterministes, mais ils sont si nombreux et interfèrent entre eux d'une façon si complexe qu'ils donnent plutôt une apparence de *chaos*. On découvre actuellement que de nombreux phénomènes que l'on croyait aléatoires répondent en fait d'un déterminisme complexe de *loi en puissance* liée à l'existence de *structures biologiques fractales*.»⁴⁷

Les auteurs se défendent cependant d'une interprétation finaliste de l'évolution, sans pour autant expliquer par quelles causes secondes cette «loi» s'exprime. Ainsi, pourquoi l'espèce humaine devrait-elle se transformer brutalement dans 800 000 ans, comme il reste écrit dans le passage suivant:

«On peut enfin utiliser la loi obtenue pour prédire l'époque du prochain saut majeur de même ampleur que l'apparition de l'homme moderne (*Homo sapiens*). On le trouve à environ 0,8 Ma vers le futur [...]. Cette loi ne doit pas être interprétée de façon finaliste. L'existence d'une telle loi ne peut s'expliquer, à notre avis, que par l'existence de structures de l'arbre évolutif pris globalement. C'est en poursuivant cette étude par une analyse détaillée de l'ensemble de l'arbre que le sens des lois obtenues pourra apparaître clairement. [...] Il faut insister également sur le fait que nulle part, dans la détermination de la loi obtenue, la nature des événements n'est intervenue : seules leurs dates ont été prises en compte.»⁴⁸

La position épistémologique d'une telle «loi» à l'égard du probabilisme de la théorie synthétique n'apparaît donc pas clairement:

«La loi obtenue semble impliquer l'existence d'un déterminisme sous-jacent à l'évolution au niveau structurel, qui ne remet pas en compte son indéterminisme profond, dû à la contingence [...], sachant qu'elle n'apporte aucune prévision de la nature des événements. C'est une loi qui possède néanmoins un certain niveau de prédictibilité au niveau chronologique et qui peut donc être testée, même si les prédictions dans le domaine de la paléontologie relèvent du long terme.»⁴⁹

⁴⁶ Jean Chaline, *op. cit.*, p. 78.

⁴⁷ *Idem*, pp. 89–90.

⁴⁸ Jean Chaline, Laurent Nottale et Pierre Grou, «L'arbre de la vie a-t-il une structure fractale?», *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, série II, t. 328, n° 11, 15 juin 1999, p. 725.

⁴⁹ *Idem*.

Une autre interprétation se fait jour actuellement, qui prend pour base la présélection génotypique, laquelle canalise le mouvement évolutif:

«Cette présélection génotypique assure, implicitement, une certaine canalisation du processus évolutif qui, sans mettre l'évolution en dehors du modèle probabiliste, peut expliquer le fait que certaines combinaisons héréditaires ou certaines mutations sont éliminées *a priori*, à cause de leur incompatibilité génotypique, du processus général de la sélection naturelle.»⁵⁰

Le terme d'«orthogénèse», imprégné d'une connotation finaliste périmée, peut ainsi être remplacé avantageusement par celui d'«orthodrome» «[...] pour désigner la canalisation évolutive constatée grâce à la sélection multipolaire, notamment génotypique, par les développements du génie génétique, fondement de l'évolution artificielle présente et future.»⁵¹ Ainsi, non seulement la théorie synergique de l'évolution rend mieux compte de tous les faits connus que les mystérieuses «contraintes», mais elle s'insère dans un paradigme probabiliste qui reste le cadre épistémologique adéquat, puisqu'il ne postule ni hasard pur, ni déterminisme absolu pour rendre compte de phénomènes historiques.

LE DÉBAT FACE À SES ORIGINES

Replacé dans son contexte historique, au sens large du terme, le débat actuel sur les contraintes et les niveaux de sélection paraît lié aux anciennes solutions proposées pour répondre à la question: tous les caractères biologiques sont-ils adaptatifs? Si presque tous les évolutionnistes y répondent aujourd'hui par la négative, le problème de l'explication de tels phénomènes reste discuté. Si les spécialistes s'accordent à reconnaître que les mutations ne se présentent pas assez nombreuses et/ou assez rapidement pour permettre à la sélection de rendre l'adaptation des espèces plus parfaite, ils envisagent l'existence de facteurs différents pour l'expliquer. Dans la compétition des idées, toutefois, deux niveaux se dégagent.

Le premier, interne aux sciences biologiques, confronte principalement les deux concepts de sélection multipolaire et de contraintes à l'aune de la compatibilité avec les faits. A ce titre, la supériorité de la théorie synergique apparaît clairement, étant donné qu'elle permet aussi de comprendre les conflits sélectifs, tout en restant dans un cadre probabiliste. Mais au niveau social et institutionnel, l'hypothèse des contraintes est la mieux représentée, peut-être surtout grâce aux talents de vulgarisateur de S.J. Gould et de certains *a priori* anti-

⁵⁰ Denis Buican, *op. cit.*, 1989, p. 340.

⁵¹ Denis Buican, *op. cit.*, 1997, p. 47.

sélectionnistes, notamment dans la communauté des évolutionnistes français, avec des prolongements vers des groupes de philosophes universitaires.

Une telle situation, qui n'est d'ailleurs pas sans rappeler les conflits sélectifs biologiques au niveau du génotype et du phénotype, n'a rien d'original en histoire des sciences, mais elle permet de montrer que, même en l'absence de preuves expérimentales directes en faveur de l'existence de l'un ou l'autre des facteurs étudiés, il n'y a pas toujours égalité épistémologique entre les théories en concurrence. Dans le cas présent, l'avantage de la théorie synergique au plan des faits est assez net, même s'il n'est pas reconnu par la majorité des chercheurs. Cela éclaire non seulement les controverses actuelles, mais aussi les conflits du passé. Car, si l'on ne doit pas expliquer ceux-ci à l'aune de leur issue et des connaissances acquises depuis, on ne peut examiner deux thèses avec neutralité si, au plan épistémologique, une distinction s'impose entre elles. L'historien se doit d'être objectif, et dans ces cas, il ne peut rester neutre. Si l'histoire des sciences ne doit pas être celle du vainqueur, elle n'a pas forcément à réhabiliter les perdants sur le plan épistémologique.

En histoire, comme dans les sciences de la nature, il faut expliquer à l'aune des faits et de la logique rationnelle, laquelle reste aujourd'hui comparable à ce qu'elle était hier. Les constructivistes nous opposent que l'épistémologie elle-même évolue à travers le temps. Cela est vrai, mais trouve clairement ses limites dans l'exemple développé dans cet article. De la même façon, il a été reproché d'avoir révélé, au milieu du XIX^e siècle, la supériorité épistémologique majeure de l'évolutionnisme par rapport au créationnisme, car les faits n'auraient pas permis de trancher à l'époque.⁵² Dès cette époque, pourtant, certains protagonistes avaient conscience de l'inégalité épistémologique entre les deux paradigmes, car le créationnisme n'est pas de nature scientifique, contrairement à ce que voudraient faire croire quelques fundamentalistes américains, puisqu'il repose sur l'idée d'une origine surnaturelle des espèces vivantes. C'est ce que défend Eugène Dally, en 1867, devant la Société d'anthropologie de Paris:

«C'est ici, en effet, qu'est l'hypothèse absolue, sans aucune base naturelle possible. L'hypothèse d'une dérivation [transformiste], au contraire, même en l'absence de toute démonstration, doit être tenue pour scientifique; il reste à la démontrer, et jusqu'à ce que les épreuves décisives de la méthode lui aient donné ou refusé une place parmi les théories les plus brillantes de la science, elle a droit au respect de tous.»⁵³

Dotée d'une telle épistémologie rigoureuse, qui prend soin de l'évolution des concepts, sans pour autant tomber dans le relativisme, l'histoire des sciences ne

⁵² Cédric Grimoult, *op. cit.*, 1998.

⁵³ Eugène Dally, «Intervention», *Bulletin de la Société d'anthropologie de Paris*, 21 novembre 1867, p. 637.

doit pas craindre d'étudier avec impartialité les débats du passé, et jeter ainsi quelques lumières sur les événements contemporains.