

Le programme darwinien

par

Marc JARRY

Le 27 décembre 1831 un jeune naturaliste anglais de 22 ans s'embarque à bord du trois-mâts le *Beagle* – qu'on pourrait traduire par *Le Fureteur* –, commandé par le capitaine Robert Fitz-Roy, jeune officier de 26 ans, pour un tour du monde qui va durer près de cinq ans¹. Il s'agit de Charles Darwin, dont la mission sera d'étudier la géologie², la flore et la faune de pays encore mal connus des européens. Ce périple le mènera de Bahia aux îles Galapagos en longeant les côtes de l'Amérique du Sud. Le *Beagle* fera ensuite escale en nouvelle Zélande et en Australie, visitera plusieurs îles de l'océan indien, doublera le cap de Bonne Espérance et fera encore escale dans quelques îles de l'océan atlantique avant de regagner l'Angleterre³. A chaque escale, Darwin observe, note, prélève... et il se constitue ainsi une « banque de données » impressionnante. L'analyse des toutes ces données demandera aussi un travail considérable...

De tout cela naîtra l'ouvrage qui fera la renommée de Darwin *L'Origine des espèces*, publié en 1859..., 28 ans après la fin de son périple autour du monde. Il ne faut pas croire qu'il soit resté inactif pendant toute cette période. Son œuvre est impressionnante, sa bibliographie occupe 15 pages dans le *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution* et on compte plus de 80 publications entre 1835 et 1865⁴...

Il aurait sans doute attendu encore un peu comme il le dit lui-même dans l'introduction à *L'Origine des espèces* :

1. Fitz-Roy avait été chargé par l'Amirauté britannique d'une mission hydrographique (relevés topographiques des côtes, récifs, hauts-fonds... afin de dresser des cartes maritimes). Il cherchait un naturaliste pour l'accompagner et fut mis en relation avec Charles Darwin.

2. Très influencé par la lecture des travaux de Charles Lyell dont le premier tome de *Principles of Geology* vient de paraître (1830), Darwin consacra un grande partie de temps à la géologie et en particulier à la question des récifs coralliens (voir sur ce point la contribution d'Olivier Soubeyran dans ce même numéro).

3. Pour une chronologie très précise de ce périple, voir l'article de Patrick TORT « Voyage d'un naturaliste autour du monde », in *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, P. TORT (dir.), PUF, Paris, 1996, pp. 4500-4550.

4. Entre autres sujets abordés, on trouve de nombreux travaux de géologie dont le fameux *The structure and distribution of coral reefs*, Smith Elder and Co, Londres, 1842.

« *Mon œuvre est actuellement (1859) presque complète. Il me faudra, cependant, bien des années encore pour l'achever, et, comme ma santé est loin d'être bonne, mes amis m'ont conseillé de publier le résumé qui fait l'objet de ce volume. Une autre raison m'a complètement décidé : M. Wallace, qui étudie actuellement l'histoire naturelle dans l'archipel Malais, en est arrivé à des conclusions presque identiques aux miennes sur l'origine des espèces. L'année dernière il m'envoya un mémoire à ce sujet, avec prière de la communiquer à Sir Charles Lyell, qui le remit à la société Linnéenne ; le mémoire de M. Wallace a paru dans le troisième volume du journal de cette société⁵. Sir Lyell et le docteur Hooker, qui tous deux étaient au courant de mes travaux – le docteur Hooker avait lu l'extrait de mon manuscrit écrit en 1844 – me conseillèrent de publier, en même temps que le mémoire de M. Wallace, quelques extraits de mes notes manuscrites.⁶ »*

Darwin est sans doute très conscient qu'il propose une théorie qui risque de lui valoir bien des ennuis dans cette Angleterre conservatrice du XIX^e siècle⁷. Et il sait aussi que sa théorie présente des failles (le chapitre VI s'appelle « Difficultés de la théorie »). Mais le livre est publié et c'est un succès considérable. La clarté de l'exposé est ce qui frappe d'emblée lorsqu'on lit l'œuvre maîtresse de Darwin. Qu'on en juge par ces quelques extraits de sa remarquable introduction dans laquelle est parfaitement résumé le plan de l'ouvrage et ses idées principales.

Il introduit ainsi le problème de l'origine des espèces :

« *Lors de mon voyage, à bord du navire le Beagle en qualité de naturaliste, j'ai été profondément frappé par certains faits relatifs à la distribution des êtres organisés qui peuplent l'Amérique méridionale et par les rapports géologiques qui existent entre les habitants actuels et les habitants éteints de ce continent. Ces faits semblent jeter quelques lumières sur l'origine des espèces – ce mystère des mystères – pour employer l'expression de l'un de nos plus grands philosophes.⁸ »*

Il expose son idée principale quelques pages plus loin :

« *On comprend facilement qu'un naturaliste qui aborde l'étude de l'origine des espèces et qui observe les affinités mutuelles des êtres organisés, leur rapports embryologiques, leur distribution géographique, leur succession géologique et d'autres faits analogues, en arrive à la conclusion que les espèces n'ont pas été créées indépendamment les unes des autres, mais que, comme les variétés, elles descendent d'autres espèces.⁹ »*

5. Il s'agit de A.R. WALLACE, « On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type », *Journ. Proc. Linn. Soc. London, Zoology*, 1858, n° 3, pp. 53-62.

6. Charles DARWIN, *L'Origine des espèces*, Flammarion, Paris, 1992, pp. 45-46. Cette traduction de Daniel Becquemont à partir de celle d'Edmont Barbier est, à quelques passages près, fidèle à la première édition de *L'Origine des espèces*.

7. On pourra lire à ce sujet l'article de Pierre Thuillier (1932-1998) sur les stratégies développées par Darwin pour rendre acceptable sa théorie. Pierre THUILLIER, « Les ruses de Darwin », *La Recherche*, 1979, n° 102, pp. 795-798.

8. Charles DARWIN, *L'Origine des espèces*, *op. cit.*, p. 45.

9. *Ibid.*, p. 47.

Ce passage nous montre le projet darwinien comme une « grande synthèse » capable de rendre cohérent tout un ensemble d'observations venant de disciplines différentes. Il nous indique aussi une de ses sources d'inspiration : l'observation des pratiques des éleveurs qui créent de nouvelles « variétés » à partir d'une même espèce, en utilisant la variabilité intra-spécifique, autre élément fondamental de la théorie de Darwin (il y consacre le premier chapitre). Il développera cette réflexion quelques paragraphes plus loin, mais déduit d'abord de sa proposition (« *les espèces descendent d'autres espèces* ») une question : « *Toutefois, en admettant même que cette conclusion soit bien établie, elle serait peu satisfaisante jusqu'à ce qu'on ait pu prouver comment les innombrables espèces, habitant la terre, se sont modifiées de façon à acquérir cette perfection de forme et de coadaptation qui excite à si juste titre notre admiration* »¹⁰. Voici ainsi le problème de l'« adaptation »¹¹ des êtres vivants à leur environnement sur lequel nous reviendrons.

Il poursuit : « *Il est donc de la plus haute importance d'éclaircir quels sont les moyens de modification et de coadaptation. Tout d'abord, il m'a semblé probable que l'étude attentive des animaux domestiques et des plantes cultivées devait offrir le meilleur champ de recherches pour expliquer cet obscur problème* ». Et plus loin : « [...] nous verrons quelle influence exerce l'homme en accumulant, par la sélection, de légères variations successives »¹². Cette importance de l'étude des procédés de « sélection artificielle » dans la pensée de Darwin a souvent été souligné. Jean Gayon y consacre son premier chapitre en montrant bien les désaccords entre Darwin et Wallace sur ce point crucial du « modèle domestique »¹³. On notera, aussi dans ce passage, l'idée d'une évolution continue par accumulations de petites variations.

Darwin présente ensuite ses idées sur la « sélection naturelle » :

« *Dans le chapitre suivant, nous considérerons la lutte pour l'existence parmi les êtres organisés dans le monde entier, lutte qui doit inévitablement découler de la progression géométrique de leur augmentation en nombre. C'est la doctrine de Malthus¹⁴ appliquée à tout*

10. *Ibid.*, p. 48.

11. Le terme anglais est bien « coadaptation » traduit dans l'ouvrage utilisé par coadaptation, mais c'est le terme d'adaptation qui est généralement utilisé (ce concept est discuté dans la contribution de Roger BUIS « Sur le statut de la notion de sélection naturelle » dans ce même numéro). Ceci dit, le terme utilisé par Darwin est pertinent car il parle un peu plus loin dans cette introduction de « *coadaptation des êtres vivants entre eux et par rapports à leurs conditions de vie* ».

12. Charles DARWIN, *L'Origine des espèces*, *op. cit.*, p. 48.

13. Jean GAYON, *Darwin et l'après-Darwin : une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*, Kimé, Paris, 1992, pp. 21-66. On peut cependant s'interroger sur la validité de la démarche darwinienne. Pour Roger Buis, que « *ce qui paraissait être une analogie séduisante accréditant le fondement du concept de sélection naturelle comme moteur de l'évolution, n'est autre qu'une confusion* ». Roger BUIS, « Sur le statut de la notion de sélection naturelle » dans ce même numéro.

14. Thomas Malthus (1766-1834), pasteur, économiste et sociologue anglais, travaillait à une théorie générale de la population. Son principe fondamental est qu'une population se développe plus vite que les ressources dont elle a besoin. Son œuvre principale *Essai sur le principe de*

*le règne animal et à tout le règne végétal. Comme il naît beaucoup plus d'individus de chaque espèce qu'il n'en peut survivre ; comme, en conséquence, la lutte pour l'existence se renouvelle à chaque instant, il s'ensuit que tout être qui varie quelque peu que ce soit de façon qui lui est profitable a une plus grande chance de survivre ; cet être est ainsi l'objet d'une sélection naturelle. En vertu du principe si puissant de l'hérédité, toute variété objet de la sélection tendra à propager sa nouvelle forme modifiée.*¹⁵»

C'est un des points clé de la théorie darwinienne et on trouvera dans la contribution de Roger Buis une analyse critique particulièrement pertinente de cette notion¹⁶.

Après avoir présenté les autres chapitres de son livre (dont un chapitre important consacré aux « archives géologiques ») Darwin conclut que ses travaux montrent, que « *l'opinion défendue jusque tout récemment par la plupart des naturalistes, opinion que je partageais moi-même autrefois, c'est-à-dire que chaque espèce a été l'objet d'une création indépendante, est absolument erronée.* »¹⁷ »

Nous l'avons déjà dit, le livre est un succès : il y aura sept éditions différentes de 1859 à 1876, ce qui ne veut pas dire que la théorie est d'emblée acceptée. Il y a de sérieux débats et Darwin répond à ses détracteurs au cours des diverses éditions, ce qui fait qu'on peut trouver des contradictions entre les diverses éditions, nous reviendrons plus loin sur ce point souvent présenté par les « anti-darwiniens » comme preuve de l'inconsistance de sa théorie. Il manque, entre autres, une théorie de l'hérédité. Darwin en est conscient. Il conclut ainsi le chapitre V consacré aux « ... lois de la variation » : « *Notre ignorance en ce qui concerne les lois de la variation est bien profonde. Il n'y a pas un cas sur cent où nous puissions prétendre indiquer les raisons pour lesquelles telle partie diffère plus ou moins de la même partie chez les parents. Cependant, toutes les fois que nous pouvons réunir les termes d'une comparaison, nous remarquons que les mêmes lois semblent avoir agi pour produire les petites différences qui existent entre les variétés d'une même espèce, et les grandes différences qui existent entre les espèces d'un même genre.* »¹⁸ »

On le voit dans ce passage, Darwin ne renonce pas à découvrir une loi de l'hérédité. Il proposera une « hypothèse provisoire », la théorie de la pangenèse, dans un ouvrage publié en 1868 *The variation of animals and plants under domestication*. Chaque partie du corps produit des petites « gemmules », émises par les cellules, qui vont migrer vers les organes reproducteurs. On retrouve ainsi dans la semence les caractères de toutes les parties du corps. Ces

population a été publié en 1803 et connut un grand succès. Sur l'influence de Malthus sur Darwin on peut lire, entre autres, André PICHOT, *Histoire de la notion de vie*, Gallimard, Paris, 1993, pp. 793-795.

15. Charles DARWIN, *L'Origine des espèces*, *op. cit.*, pp. 48-49.

16. Roger BUIS, « Sur le statut de la notion de sélection naturelle » dans ce même numéro.

17. Charles DARWIN, *L'Origine des espèces*, *op. cit.*, p. 50.

18. *Ibid.*, p. 220.

gemmules peuvent donc transmettre les modifications d'une partie du corps dues à l'environnement ou à l'usage. Cette théorie permet de rendre compte de ce qu'on appelle « l'hérédité des caractères acquis »¹⁹, dont Darwin a fait un emploi de plus en plus important au cours de l'élaboration de sa théorie²⁰.

Cette « hypothèse provisoire » connaîtra beaucoup de difficulté et sera abandonnée au profit de la théorie du « plasma germinatif » d'August Weismann²¹. Il différencie nettement le « germen » (cellules de la lignée germinale qui portent l'information héréditaire localisée dans le noyau de ces cellules) du « soma » qui compose le reste de l'organisme. Les « modifications » acquises par le « soma » au cours d'une vie ne peuvent ainsi être transmises à la descendance. Weismann réfute ainsi radicalement « l'hérédité des caractères acquis »²² et veut en débarrasser la théorie darwinienne. Dans ces conditions, il ne reste plus que la seule sélection naturelle. Il propose ainsi un « darwinisme épuré » et on le considérera comme le « père » du néo-darwinisme²³.

Les travaux de Weisman s'inscrivent dans une période au cours de laquelle la controverse autour des idées darwiniennes est très forte. On a pu parler d'une « éclipse darwinienne » au début du siècle dont Jean Gayon²⁴ a fait une analyse très précise. La tentative de la preuve statistique de la sélection naturelle par les biométriciens anglais n'aboutira pas. Ce qui sauve le darwinisme, c'est en fait la rencontre avec le mendélisme.

19. L'expression n'est ni de Lamarck, ni de Darwin, mais de Weismann (cf. *infra*).

20. Il écrit ainsi en 1871 dans *La descendance de l'homme* : « ... j'admets maintenant que, dans les premières éditions de *L'Origine des espèces*, j'ai probablement attribué un rôle trop considérable à l'action de la sélection naturelle ou à la persistance du plus apte. ... la sélection naturelle a été l'agent modificateur principal, bien qu'elle ait été largement aidée par les effets héréditaires de l'habitude, et un peu par l'action directe des conditions ambiantes. » Charles DARWIN, *La descendance de l'homme et la sélection sexuelle*, éditions Complexe, Bruxelles, 1981 (éd. or. 1871), p. 62.

21. August Weismann (1834-1914) ne cessa de développer et de préciser sa théorie tout au long de sa vie. L'ensemble de ses travaux sur l'hérédité, publié en allemand en 1892, a été traduit en anglais puis en français sous le titre *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*, Reinwald et Cie, Paris, 1892.

22. On lira à ce sujet les commentaires d'André Pichot qui montrent que Weismann ne croyait pas beaucoup à la « démonstration expérimentale » de la fausseté de ce principe. Il est très critique à propos de ses propres expériences sur l'ablation de la queue chez plusieurs générations de souris (bien entendu, il n'a jamais obtenu la naissance de souris à queue courte...). En bon théoricien, il savait l'impossibilité logique de démontrer par l'expérience, et de façon absolue, la fausseté d'une hypothèse. Le rejet de « l'hérédité des caractères acquis » est d'abord une conséquence logique de sa théorie de la continuité du plasma germinatif au cours des générations. André PICHOT, *op. cit.*, pp.879-888.

23. On parlait aussi à cette époque d'« ultra-darwinisme » pour caractériser ce courant radical. Voir sur ce point Jean GAYON, 1992, *op. cit.*, p. 157.

24. Jean GAYON, 1992, *op. cit.* On ne peut que renvoyer à la lecture de cet excellent ouvrage dont la moitié environ est consacré à cette « éclipse ». La contribution de la biométrie naissante (1893-1901), aspect peu souvent évoqué du darwinisme, y est particulièrement bien présentée.

Grégor Mendel (1822-1884) avait présenté ses travaux sur l'hybridation du petit pois en 1865 : ce mémoire, publié l'année suivante, est considéré comme le document fondateur de la génétique, mais il n'eut aucun écho à cette période. Il faut attendre la « redécouverte des lois de la génétique » dans la même année 1900 (en mars, avril et juin) et de « façon indépendante »²⁵ par Hugo de Vries (1848-1935), Carl Correns (1864-1933) et Erich von Tschermak (1871-1962) pour voir cette nouvelle discipline prendre forme. Elle va très vite prendre une importance considérable et va « capter » le darwinisme. La loi de Hardy-Weinberg (1908) marque la naissance de la génétique des populations. L'étude expérimentale des mutations (école de Morgan) se développe et une théorie génétique de la sélection va voir le jour à partir des années 1920 avec Ronald Fisher (1890-1962), John Haldane (1892-1964) et Sewall Wright (1889-1988). Nous renvoyons pour ce chapitre important de l'histoire du darwinisme aux contributions de Jean-Marc Milhaud et de Bernard Brun dans ce même numéro.

Ce néo-darwinisme est en fait un retour au darwinisme « orthodoxe » de la première édition de *L'Origine des espèces*, débarrassé du problème de « l'héritabilité des caractères acquis » et muni d'une solide théorie de l'hérédité, capable d'expliquer à la fois la variabilité des individus d'une espèce et la ressemblance entre descendants. Cette théorie, formalisée en langage mathématique, va donner lieu à de nombreuses études expérimentales (les fameuses « cages à populations » de Georges Teissier et Philippe L'Héritier) et observations de terrain. C'est Théodosius Dobzhansky (1900-1975) qui va donner la forme la plus achevée de cette approche génétique dans son livre *Genetics and the origin of species* (1937). Il reformule ainsi le phénomène de l'évolution : « L'évolution consiste en un changement de la composition génétique des populations. »²⁶

Par ailleurs, la paléontologie réinterprète les « séries » à l'aide de cette théorie. La figure marquante de ce courant est Georges Simpson (1902-1984) dont l'ouvrage *Tempo and mode in evolution*, publié en 1944, renouvelle l'approche de cette discipline en y introduisant les outils statistiques et la notion de population²⁷.

25. Les guillemets indiquent que l'histoire officielle mérite certainement d'être quelque peu revisitée comme nous y invite Jean GAYON (1992, op. cit, pp.280-295). Mendel avait en tête *une* et non *trois* lois (loi de formation et du développement des hybrides) et la simultanéité de publication des trois chercheurs ne milite pas pour l'indépendance de la démarche...

26. Théodosius DOBZHANSKY, *L'Homme en évolution*, Flammarion, Paris, 1986. Cité par Marcel BLANC, *Les héritiers de Darwin*, Seuil, Paris, 1990, p.71.

27. L'exemple classique de la série fossile des équidés repris par Simpson est bien résumé par Marcel Blanc, 1990, op. cit., pp.78-81.

Il faut enfin citer l'apport des naturalistes qui multiplient les études de terrain et affinent le concept de l'espèce. Ils trouveront avec l'ornithologue Ernst Mayr²⁸ un infatigable défenseur du darwinisme. Ses idées principales sont publiées en 1942 dans son *Systematics and the origin of species*. Le concept de population, lieu des processus évolutifs, est au cœur de ses travaux. Il le développera dans ce qui est devenu un classique de la biologie évolutive : *Populations, species and evolution* (1970)²⁹. Son travail sur l'interprétation évolutive de la distribution des goélands de l'hémisphère nord reste un modèle du genre³⁰.

Avec Dobzhansky, Simpson et Mayr nous avons les « pères fondateurs » de ce qu'on appellera la « théorie synthétique de l'évolution ». L'expression est due à Julian Huxley (1887-1975)³¹ et il y a bien eu synthèse des approches menées dans diverses disciplines : l'acte de naissance « officiel » est la conférence de Princeton du 2 au 4 janvier 1947 qui avait réuni des généticiens, des paléontologues et des naturalistes. C'est aussi l'acte de naissance de la revue *Evolution*, qui fait toujours référence dans ce domaine.

Une théorie darwinienne de l'évolution suppose donc qu'il existe :

- une variabilité phénotypique (mesurable) héritable au sein de populations d'une même espèce ;
- un succès reproducteur différentiel entre les individus ;
- un « avantage adaptatif » pour certains caractères. Les individus qui les portent vont avoir tendance à avoir un meilleur succès reproducteur et ces caractères vont se répandre dans la population.

La théorie synthétique précise que :

- l'apparition de nouvelles variations se fait par mutation génétique intervenant au hasard ;
- ces variants, sous l'action de la sélection naturelle, disparaissent ou remplacent complètement des variants moins adaptés ;

28. L'œuvre de Mayr est immense tant par son travail de naturaliste que par ses réflexions théoriques sur les concepts utilisés en théorie de l'évolution. Outre les deux ouvrages cités dans le texte on peut lire, en français, *La biologie de l'évolution*, Hermann, Paris, 1981 et sa monumentale *Histoire de la biologie*, Fayard, Paris, 1989.

29. Traduction française, Ernst MAYR, *Populations, espèces et évolution*, Hermann, Paris, 1974.

30. Pour un excellent résumé de cette importante contribution à la « preuve » de la théorie darwinienne, voir Marcel BLANC, 1990, *op. cit.*, pp. 72-77.

31. Julian HUXLEY, *Evolution the modern synthesis*, Londres, 1942. Parler de néo-darwinisme à propos de cette synthèse peut paraître historiquement incorrect, mais cette proposition est admissible au plan de la continuité des idées. En ce sens nous ne sommes pas en désaccord avec Bernard Brun et Roger Buis qui utilise ce terme comme équivalent à « théorie synthétique de l'évolution » dans leurs contributions.

- ce mécanisme de modification de la composition génique d'une population permet d'expliquer la naissance graduelle d'une nouvelle espèce³².

L'histoire du darwinisme ne s'arrête pas avec cette « synthèse moderne ».

Un problème ancien a été réactualisé par la découverte, dans les années 1960-70 de l'extraordinaire diversité génétique (on parle de polymorphisme). Comment la sélection naturelle qui élimine systématiquement tout ce qui est mal ou moins bien adapté peut-elle conduire à maintenir un tel polymorphisme ? Diverses réponses ont été apportées, mais la plus radicale est due au généticien japonais Motoo Kimura³³ : la sélection naturelle est sans effet sur de nombreux caractères. On parle d'allèles³⁴ « neutres », c'est-à-dire que tous les variants sont « aussi bons » et subsistent dans la population. S'il y a remplacement d'un allèle par un autre, c'est simplement dû au phénomène de « dérive génétique aléatoire »³⁵. L'hypothèse neutraliste de Kimura a suscité de nombreuses controverses, mais elle est actuellement « naturellement intégrée » à la « théorie standard » de l'évolution qui considère que la sélection naturelle et la dérive génétique ne sont pas incompatibles mais concourent toutes les deux aux processus de modification de la composition génétique des populations.

Il subsiste d'autres problèmes délicats comme celui des « chaînons manquants » dans les séries de fossiles, problème qui tourmentait déjà Darwin. Les données paléontologiques montrent souvent des remplacements brutaux d'une espèce par une autre en un même lieu. Dans les années 1970-80, Stephen Gould et Niles Eldredge proposent une nouvelle théorie dite des « équilibres ponctués »³⁶ qui explique l'aspect discontinu des successions d'espèces fossiles. La spéciation serait un phénomène extrêmement rapide dans des populations périphériques de petite taille. Une nouvelle espèce ainsi créée envahirait ensuite

32. On trouvera des propositions comparables dans les diverses contributions de ce même numéro. Pour une analyse plus précise voir l'article de Bernard BRUN, « Métaphores, concepts et concepts mal formés en théorie de l'évolution », dans ce même numéro.

33. Pour une synthèse de ses travaux voir Motoo KIMURA, *Théorie neutraliste de l'évolution*, Flammarion, Paris, 1990 (éd. or. 1983). L'article original proposant cette théorie date de 1968.

34. Forme variante d'un gène. Pour plus de précision voir l'article de Jean-Marc MILHAUD « Le gène, un concept à géométrie variable », dans ce même numéro.

35. C'est un concept de Sewall Wright dont l'analyse mathématique a été remarquablement effectuée par Gustave Malécot, un mathématicien français dont la contribution à la génétique est trop souvent oubliée. Les modèles mathématiques montrent que dans des populations de petite taille qui sont à l'équilibre démographique, certains variants peuvent disparaître ou envahir complètement la population (on dit qu'ils sont « fixés ») simplement par le fait du mécanisme aléatoire de la reproduction. La solution de Malécot a été publiée en 1945, soit dix ans environ avant celle de Kimura.

36. L'article original est : N. ELDRIDGE and S.J. GOULD, « Punctuated equilibrium ; an alternative to phyletic gradualism », in T.J.M. SCOPE (Ed.), *Models in paleobiology*, Freeman Cooper and Co, San Francisco, 1972. Voir aussi Stephen J. GOULD, *Quand les poules auront des dents*, Seuil, Paris, 1991 (éd. or. 1983), pp. 305-306.

l'aire de répartition de l'espèce parente et l'éliminerait par compétition. Ce type de processus n'ayant pas le temps de laisser des traces dans l'histoire géologique, tout se passe comme si l'évolution procédait « par saut ». La controverse fut vive avec les néo-darwiniens classiques (mais Gould aimait – et aime toujours – la provocation³⁷), mais finalement l'introduction d'un temps évolutif variable est maintenant considéré comme un apport à la théorie darwinienne. On peut considérer Gould comme un « darwinien critique » ; avec Richard Lewontin, il a ridiculisé le « programme adaptationniste »³⁸ qui cherchait à trouver une explication évolutive de la forme de tous les organes. Tous les caractères ne sont pas adaptatifs et ils existe de nombreuses contraintes dans le développement d'un organisme. On peut rapprocher ce point de vue de celui de François Jacob pour qui l'évolution « bricole » avec ce qui existe déjà³⁹. Gould a par ailleurs insisté sur les événements « catastrophiques » (comme de grands incendies de forêts) qui peuvent éliminer un grand nombre d'espèces pourtant apparemment parfaitement adaptées à leur environnement : « *Peut-être que le sinistre faucheur ne travaille que durant de brefs épisodes d'extinction de masse, provoqués par des catastrophes écologiques imprévisibles (elles-mêmes déclenchées par l'entrée en collision de la Terre avec des météores ou des comètes) ? Des groupes entiers peuvent survivre ou périr pour des raisons n'ayant aucun rapport avec les bases darwiniennes du succès en temps normal* »⁴⁰. Ces périodes d'extinction massive (on en compte au moins cinq dans l'histoire de notre planète) sont toujours suivies d'une prolifération tout aussi extraordinaire de nouvelles espèces.

Une autre polémique, violente, s'est développée à partir des années 1970 avec Edward Wilson⁴¹ et la naissance de la sociobiologie définie comme « l'étude systématique de la base biologique de tout comportement social »⁴². L'idée principale est que seules se reproduisent des molécules particulières (les

37. Comme en témoigne un entretien récent paru dans *La Recherche* au cours duquel il déclare : « *Il n'y a pas de sens de l'évolution* ». La revue en rajoute en titrant : « *L'évolution n'a pas de sens* »... *La Recherche*, 1997, n° 301, pp. 111-114. Par ailleurs, la controverse repose en partie sur une approche différente du temps : le « temps court » du paléontologue peut être un « temps long » pour le généticien des populations qui y compte plusieurs milliers de générations.

38. Stephen J. GOULD et Richard C. LEWONTIN, « L'adaptation biologique », *La Recherche*, 1982, n° 139, pp.1494-1502.

39. « *L'évolution ne tire pas ses nouveautés du néant. Elle travaille sur ce qui existe déjà, soit qu'elle transforme un système ancien pour lui donner une fonction nouvelle, soit qu'elle combine plusieurs systèmes pour en ébaucher un autre plus complexe* ». François JACOB, *Le jeu des possibles*, Fayard, Paris, 1981, p. 71. Et plus loin, parlant du cerveau de l'homme : « *Formation d'un néocortex dominant, maintien d'un antique système nerveux et hormonal, en partie resté autonome, en partie placé sous la tutelle du néocortex, tout ce processus évolutif ressemble fort à du bricolage. C'est un peu comme l'installation d'un moteur à réaction sur une vieille charrette à cheval. Rien d'étonnant s'il arrive des accidents* ». *Ibid.*, p. 75.

40. Stephen J GOULD, *La vie est belle*, Seuil, Paris, 1991, p. 46.

41. Edward O. WILSON, *Sociobiology : The New Synthesis*, Belknap Press, Harvard, 1975.

42. Michel VEUILLE, *La sociobiologie*, Que sais-je, PUF, Paris, 1986, p. 3.

« répliqueurs »), et non pas les organismes qui ne sont que des « machines à survie » suivant les expressions de Richard Dawkins :

« Après quatre milliards d'années, que sont devenus les anciens répliqueurs ? Ils ne sont pas morts, puisqu'ils étaient passés maîtres dans l'art de la survie. Mais ne cherchez pas à les voir flotter librement dans la mer. Il y a longtemps qu'ils ont abandonné cette liberté désinvolte. Ils fourmillent maintenant en grandes colonies, à l'abri de gigantesques et pesants robots, isolés du monde extérieur, communiquant avec lui par des voies tortueuses et indirectes, et le manipulant par commande à distance. Ils sont en vous et moi. Ils nous ont créés, corps et âme, et leur préservation est l'ultime raison de notre existence. Ils ont parcouru un long chemin ces répliqueurs. On les appelle maintenant "gènes", et nous sommes leur machines à survie.⁴³ »

On comprend les raisons de la polémique... La prétention de la sociobiologie à réduire tout un champ des sciences humaines à une branche de la biologie ne me semble pas très sérieuse, mais sur le plan qui nous intéresse les sociobiologistes restent des darwiniens convaincus. L'hypothèse est que les comportements ont une forte composante génétique. Faut-il encore le montrer. Les travaux pionniers d'Hamilton étaient très prudents sur ce point ; la prudence semble avoir un peu été abandonnée par la suite. Marcel Blanc⁴⁴ parle à ce propos d'ultra-darwinisme en reprenant la terminologie utilisée pour caractériser le courant de pensée initié par August Weismann du début du siècle (voir *supra* et note 22). La controverse porte aussi sur la « cible de la sélection » (organisme ou gène)... concept mal formé selon Bernard Brun (voir sa contribution dans ce même numéro).

On le voit, à la suite de ce court résumé historique, l'héritage darwinien qui s'est constitué depuis *L'Origine des espèces* est déjà conséquent. L'idée de cet ouvrage était d'en faire l'analyse, au sein de la biologie et hors de la biologie. Mais réglons tout d'abord une question : faut-il vraiment accepter l'héritage ? ou faut-il en finir avec le darwinisme, voire même le brûler ?⁴⁵ Car le débat est toujours aussi vif et toujours, à mon avis, aussi mal posé⁴⁶.

Le travail de Jacques Costagliola se défend de juger du néo-darwinisme⁴⁷ mais veut simplement montrer l'incohérence de la pensée de Darwin au travers

43. Richard DAWKINS, *Le gène égoïste*, Armand Colin, Paris, 1990 (éd. or. 1976), p. 19-20.

44. Pour Marcel Blanc il faut faire remonter ce courant de pensée aux années 1960 avec les travaux de Georges C. Williams et William Hamilton. « Ainsi, l'ultra-darwinisme s'annonçait comme une doctrine prolongeant le néo-darwinisme dans un sens très précis, selon lequel toute évolution devait être expliquée par la sélection naturelle au niveau des gènes ». Marcel BLANC, 1990, *op. cit.*, p. 89. Le terme « d'ultra-darwinien » est cependant excessif pour W. Hamilton.

45. Comme le propose Jacques COSTAGLIOLA (*Faut-il brûler Darwin ? ou l'imposture darwinienne*, L'Harmattan, Paris, 1995).

46. ... avis partagé par Bernard Brun qui pense que l'une des raisons est l'hétérogénéité des concepts utilisés par les uns et les autres. (Cf. l'article de Bernard Brun dans ce même numéro).

47. Mais il ruine lui-même cette précaution par le style de l'introduction : « Mon propos n'est pas de juger du dernier avatar du néodarwinisme, la théorie prétentieusement [c'est nous qui soulignons] dite

des éditions successives de *L'Origine des espèces*. Je pense que le débat est dépassé. Plus personne n'imagine un Darwin jetant, en un trait de génie, une théorie définitivement close de l'évolution. Pierre Thuillier a souligné les hésitations de Darwin (cf. note 6) et Olivier Soubeyran⁴⁸ a bien montré la structure particulière de l'argumentation darwinienne qu'on ne peut juger avec nos critères actuels de scientificité. On sait que ces critères sont, eux-mêmes, en construction dans le processus d'élaboration d'une nouvelle théorie. La critique de Costagliola ne me semble donc pas épistémologiquement fondée.

La tentative de Michael Denton est un peu plus convaincante⁴⁹. Il a raison de rappeler que le néodarwinisme ne doit pas être un dogme, mais lorsqu'il écrit : « *En effet, le modèle darwinien est encore une théorie à bien des égards et reste encore extrêmement douteux en ce qui concerne la macro-évolution* »⁵⁰ le « encore » est de trop et laisse croire qu'une théorie pourrait devenir vérité absolue, ce qui laisse quelque peu perplexe... Il admet par ailleurs que : « *... la théorie restreinte [la micro-évolution] de Darwin est en partie exacte. La sélection naturelle a été directement observée et il ne fait aucun doute aujourd'hui qu'il se crée de nouvelles espèces dans la nature [...] personne ne doute que la sélection ne tienne une grande place dans le processus évolutif* »⁵¹. La controverse porte sur la macro-évolution⁵². Denton réfute l'argument que les mécanismes évolutifs à l'œuvre dans la micro-évolution puissent expliquer les différences énormes entre les divers embranchements du monde vivant. Le débat n'est pas nouveau⁵³ mais Denton soutient qu'un siècle de recherche n'a

synthétique, mais de disséquer la pensée fluctuante de Darwin de la première à la sixième édition de L'Origine des espèces, son œuvre imprimée, ses notes et ses lettres ». Jacques COSTAGLIOLA, 1995, *op. cit.*, p. 13. J'avoue ne pas comprendre la hargne de cette auteur envers Darwin : « *C'est pourquoi je ne le ménagerai pas plus qu'il n'a ménagé Lamarck et tirerai sur ses basques, comme un bouledogue, pour le descendre de son piédestal immérité* » (*Ibid.*, p. 13). S'il faut défendre Lamarck, relisons plutôt son œuvre et les excellents commentaires d'André Pichot. LAMARCK, *Philosophie zoologique*, Flammarion, Paris, 1994 (présentation et notes par André PICHOT).

48. Olivier SOUBEYRAN, « Quelques remarques sur la structure de l'argumentation darwinienne dans *L'Origine des espèces* », Philosophie et culture (Actes du Congrès Mondial de Philosophie), Éd. Montmorency, 1988, pp. 163-169.

49. Michael DENTON, *Évolution, une théorie en crise*, Flammarion, Paris, 1992, (éd. or. 1985).

50. *Ibid.*, p. 78.

51. *Ibid.*, p. 89.

52. Les termes micro et macro-évolution ont été introduits en 1940 par Richard Goldschmidt (1878-1958). Ce généticien considérait que les mécanismes évolutifs darwiniens ne pouvaient expliquer que les variations à l'intérieur de l'espèce. Cette micro-évolution ne pouvait donc rendre compte de la différenciation des êtres vivants en Genres, Familles, Ordres... Pour expliquer cette macro-évolution, Goldschmidt avait supposé l'existence de modifications plus importantes que les mutations qu'il appelait « mutations systémiques ». Pour d'autres développements, voir Charles DEVILLERS, in *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, *op. cit.*, pp. 2925-2926.

53. Le grand naturaliste français Pierre-Paul Grassé était, sur ce point, un anti-darwinien convaincu. Voir par exemple Pierre-Paul GRASSE, *L'évolution du vivant : matériaux pour une nouvelle théorie transformiste*, Albin Michel, Paris, 1973.

pas fait avancer la question. Il refuse également l'idée que le seul hasard puisse être l'architecte de la perfection du vivant et sa « montée en complexité ». Notons d'abord avec Jean Gayon que « [...] il n'existe pas, et [...] il n'a jamais existé, dans l'histoire des sciences, une théorie qui ait prétendu expliquer l'évolution des espèces par le hasard, sans autre spécification »⁵⁴. On peut citer, entre autres parmi les approches récentes, les travaux prenant en compte des phénomènes d'auto-organisation du vivant qui peuvent aussi passer au crible de la sélection⁵⁵. On peut enfin penser, comme Gould, que l'évolution ne va pas toujours vers plus de complexité⁵⁶.

Que ce chercheur soit présenté comme le porte-parole des « créationnistes » ne diminue pas, à mes yeux, la pertinence de certaines de ses critiques mêmes si d'après Marcel Blanc, de nombreuses erreurs parsèment son livre⁵⁷. Ces critiques ne me paraissent cependant pas suffisantes pour justifier le titre de l'ouvrage *Évolution, une théorie en crise*.

D'autres critiques du darwinisme viennent d'une discipline qui a été à l'origine de cette théorie, mais qui en a été marginalisée lors de la « synthèse » : l'embryologie. D'après Rosine Chandebois : « à l'heure actuelle, les biologistes, dans leur grande majorité, restent convaincus de la justesse de la vieille hypothèse selon laquelle le fonctionnement d'une cellule – et son organisation par voie de conséquence – est contrôlé exclusivement par ses gènes [...] Selon l'orthodoxie, donc, l'ADN⁵⁸ renferme, codé en séquences de nucléotides, non seulement un plan détaillé de l'architecture de l'adulte, mais aussi toute la stratégie du développement. C'est ce qu'on appelle le "programme génétique" »⁵⁹. C'est cette hypothèse que Chandebois veut réfuter en montrant que le plus important n'est pas dans l'ADN du noyau mais dans le cytoplasme de l'ovocyte. « Tous ces travaux nous conduisent vers une même certitude : la "recette" du développement n'est pas écrite dans l'ADN : elle est contenue dans le cytoplasme de l'œuf qui doit avoir une certaine composition moléculaire et, plus encore, une organisation adéquate »⁶⁰. Ayant ainsi démonté le « programme génétique », la théorie néo-darwinienne « construction des généticiens » tombe d'elle-même. Chandebois propose comme alternative « l'évolution directionnelle » qu'elle définit ainsi : « L'histoire du vivant, reconstituée dans

54. Jean GAYON, « Le hasard dans la théorie évolutionniste moderne : une analyse philosophique », *Bulletin D'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, 1994, n°1, p. 4.

55. Voir par exemple Jean-Claude HEUDIN, *L'évolution au bord du chaos*, Hermès, Paris, 1998. La contribution de Roger Buis dans ce même numéro également donne quelques compléments sur ces approches issues, entre autres, de la théorie des automates cellulaires.

56. Sur ce point voir par exemple GOULD, 1998, *op. cit.*

57. Marcel BLANC, 1990, *op. cit.*, pp. 53-56.

58. Acide DésoxyRibonucléique. Pour en savoir plus sur la structure et le fonctionnement de l'ADN voir la contribution de Jean-Marc Milhaud dans ce même numéro.

59. Rosine CHANDEBOIS, « Pour en finir avec le darwinisme. Une nouvelle logique du vivant », Édition Espace 34, p. 56.

60. *Ibid.*, p. 76.

*ces grandes lignes en comparant les plans d'organisation des formes actuelles et les modalités de leur développement, suggère que la variation est seulement responsable du buissonnement de l'évolution dont le moteur fut l'évolution directionnelle, c'est-à-dire la complication progressive des organismes grâce à une division du travail métabolique toujours poussée plus loin, en rapport avec l'achèvement toujours plus tardif de l'ontogenèse.*⁶¹ »

Discuter ici de la pertinence de cette théorie nous emmènerait trop loin. Remarquons simplement qu'elle milite pour un regain de l'embryologie ce qui est certainement une excellente chose. En fait, la critique de Rosine Chandebois me semble plus encore tournée vers les biologistes moléculaires. Elle écrit ainsi : « *De nouveaux et larges horizons s'ouvrent à l'analyse expérimentale de l'évolution, mais ces prémices seront-elles suffisantes pour convaincre de l'inanité de l'exploration du génome et pour consentir à redonner à l'embryologie ses lettres de noblesse ?* »⁶². Il me semble qu'elle nous présente une situation qui a certes existé, mais qui est en train de changer. Les biologistes moléculaires s'intéressent de plus en plus au système « génome-environnement » et ne sont plus beaucoup à penser que « tout est dans l'ADN »⁶³.

Notons enfin que Rosine Chandebois ne cache pas ses convictions profondes et c'est tout à son honneur. Dans son « épilogue en marge de la science » elle déclare : « *On ne peut échapper à l'idée d'une intention dans la création : il faut admettre un plan qu'on ne saurait qualifier autrement que de "divin". L'homme a bien un rôle unique dans le vivant et retrouve un sens à son existence* »⁶⁴. Dans cette forme de réponse à Jacques Monod (« ... *l'homme sait qu'il est seul dans l'immensité indifférente de l'Univers d'où il a émergé par hasard. Non plus que son destin, son devoir n'est écrit nulle part. À lui de choisir entre le Royaume et les ténèbres* »⁶⁵), on retrouve le problème posé par Bernard Brun⁶⁶ d'un rejet du darwinisme lié à une conception d'un monde où le « hasard »⁶⁷ aurait trop de place.

61. *Ibid.*, p. 89.

62. *Ibid.*, p. 187.

63. Il existe par exemple à l'Université de Pau et des Pays de l'Adour un *Laboratoire d'Écologie Moléculaire* qui s'intéresse à ces questions.

64. Rosine CHANDEBOIS, 1993, *op. cit.*, p. 249.

65. Jacques MONOD, *Le hasard et la nécessité*, Seuil, Paris, 1970, p. 225.

66. « *La persistance de débats qui évoquent un dialogue de sourds s'explique certainement en bonne partie par le fait que pour de nombreuses personnes, la théorie néo-darwinienne de l'évolution apparaît comme une menace radicale pour leur représentation de l'humanité, et à ce titre est inintégréable dans leur système de pensée* ». Bernard BRUN, *op. cit.* dans ce même numéro.

67. Les guillemets sont importants car sous un même terme se cachent des concepts bien différents. Plusieurs contributions de ce numéro (en particulier celles de Bernard Brun et Roger Buis) éclairent ce point. Voir aussi la mise au point très claire de Jean GAYON, « Le hasard dans la théorie évolutionniste moderne : une analyse philosophique », *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, 1994, n°1, pp. 4-16, et « Hasard et évolution », *Pour la Science*, Dossier « L'évolution », 1997, pp. 10-11.

Tous ces auteurs critiques s'appuient plus ou moins explicitement sur l'analyse kuhnienne⁶⁸ de la science. Ils parlent de « paradigme darwinien » et je suis en total accord avec eux sur ce point. Mais sous leur plume le concept de Thomas Kuhn devient vite une calamité (ce qu'on peut comprendre de leur point de vue). On passe vite du paradigme à l'idéologie. Et on sent par ailleurs que « leur théorie » n'aura pas ces défauts. Je ne peux les suivre sur ce terrain. Si on accepte le point de vue de Kuhn, il faut se résigner à ne remplacer des paradigmes... que par d'autres paradigmes. Acceptons donc que le darwinisme fonctionne bien comme un paradigme, et voyons si ce paradigme est encore fécond.

Nous l'avons vu à la suite de cette présentation historique du darwinisme, cette histoire s'est accompagnée de nombreuses controverses. Il était donc nécessaire de bien préciser les principaux concepts mis en œuvre... et leur propre évolution. En premier lieu, celui de « gène ». La contribution de Jean-Marc Milhaud montre bien que ce terme, qui passe pour être quelque chose de très précis dans l'esprit du « grand public », a des contenus sensiblement différents selon la discipline concernée. Bernard Brun poursuit cette analyse en se plaçant du point de vue de la génétique des populations dont l'apport à la théorie néo-darwinienne est fondamental. Il nous montre que, malgré l'aspect « formel » de cette discipline fortement mathématisée, certains concepts fondamentaux comme « sélection » et « valeur adaptative » n'ont pas encore reçu de définitions claires au sein même de la discipline. On confond trop souvent le concept et sa mesure, ce qui entraîne « ... une suite illimitée de confusions et de paradoxes » comme ceux issus du célèbre théorème de Fisher. Bernard Brun revient également sur le problème de la « cible » de la sélection (gène, organisme, groupe d'organismes ?) et présente une critique fort pertinente de ce concept. Il n'oublie pas enfin le concept de hasard, si important, nous l'avons vu, dans la théorie néo-darwinienne de l'évolution.

Roger Buis revient sur la notion de « sélection naturelle » en explorant les divers sens donnés à ce concept. Il montre qu'il a un statut multiple (hypothèse, théorie, cause) et que son caractère tautologique ne vient pas simplifier le problème... Roger Buis explore de nombreuses autres pistes et termine sa contribution sur la prise en compte d'autres points de vue, comme ceux développant l'idée d'une *auto-organisation des systèmes vivants*.

Les contributions de Pascal Acot et d'Olivier Soubeyran concernent deux cas d'héritage usurpé... en écologie et en géographie. Nous pouvons faire référence à Darwin lorsqu'on parle de ces disciplines – références justifiées par la qualité de naturaliste de Charles Darwin –, mais quelle a été son importance réelle lors

68. Thomas KUHN, *La structure des révolutions scientifiques*, Flammarion, Paris, 1983, (éd. or. 1962).

de la constitution de ces disciplines ? Pascal Acot nous montre que c'est plutôt l'ombre de Lamarck qui plane sur l'écologie naissante et Olivier Soubeyran analyse finement les quelques références faites à Darwin à propos de la « querelle » des récifs coralliens. Ces deux contributions nous montrent bien comment chaque discipline réécrit sa propre histoire, construit un véritable « imaginaire disciplinaire »⁶⁹ en oubliant, s'il le faut, ses propres écrits fondateurs...

Avec Jacques Gervet et Muriel Soleilhavouy nous abordons la délicate question de la pertinence du modèle darwinien appliquée à l'évolution de l'homme. Ces auteurs analysent les deux mécanismes qui fondent la théorie darwinienne de l'évolution : « ... *transmission fidèle à la descendance de traits parentaux soumis à variation et [...] changement graduel de la population par suite d'un inégal succès reproducteur des divers variants* ». Ils montrent comment les phénomènes de comportement interagissent avec les différents modes de transmission. Ils abordent ainsi les processus protoculturels puis culturels, et posent ainsi la question d'un modèle darwinien pour l'évolution humaine.

On ne peut résumer la richesse de cet essai et je ne veux pas dévoiler les conclusions de ces auteurs... Je veux simplement dire que leur travail est la parfaite illustration de ce que j'appelle « un programme darwinien de recherche » et montre toute la richesse de ce programme... quand on ne l'utilise pas de façon dogmatique.

Un autre exemple d'utilisation du « programme darwinien » est proposé par Jean-Pierre Brizio dans le domaine de l'économie. Il fait une analyse critique de la métaphore darwinienne appliquée à la sélection des entreprises par le marché. Il montre par contre l'intérêt d'une grille de lecture darwinienne pour ce qui concerne les stratégies d'entreprise. Là encore, l'utilisation critique du « programme darwinien » est très riche.

La dernière contribution est celle de Jean-Pierre Mazat. En un raccourci audacieux, il passe des mécanismes darwiniens de l'évolution moléculaire... aux propositions de Karl Popper pour une « théorie évolutionniste de la connaissance »⁷⁰. L'idée forte de Jean-Pierre Mazat est d'introduire le concept

69. Pour ce concept important dans l'histoire des idées, voir Olivier SOUBEYRAN, *Imaginaire, Science et Discipline*, L'Harmattan, Paris, 1997.

70. Pour reprendre le titre d'une de ces conférences : Karl POPPER, « Vers une théorie évolutionniste de la connaissance », in *Un univers de propensions*, L'éclat, Combas, 1992 (éd. or. 1990), pp. 51-77. Cette « évolution » de la pensée de Popper est étonnante et riche d'enseignement. Il écrit lui-même : « Je suis arrivé à la conclusion que le darwinisme n'est pas une théorie scientifique testable, mais un programme métaphysique de recherche, un cadre possible pour les théories scientifiques testables ». Karl POPPER, *La quête inachevée*, Calman-Lévy, Paris, 1981, p. 241. Plus étonnant encore, la convergence, sur ce point avec « l'ennemi » Thomas Kuhn qui lui aussi cherche du renfort du côté de Darwin : « *La résorption des révolutions [scientifiques] est la sélection, par conflit, à l'intérieur du groupe scientifique, de la meilleur façon d'aborder la science future. Le résultat net d'une succession de ces périodes*

de duplication (voire de multiplication) d'un gène (et d'une structure), ce qui permet de sortir d'une situation de blocage évolutif. On augmente ainsi les possibilités de voir apparaître des variants. Et l'association entre deux duplicats légèrement différents peut créer une nouvelle organisation qui « relance » les mécanismes évolutifs. Il parle ainsi de la « spirale de l'évolution ».

Bien d'autres aspects auraient pu être développés dans le domaine des neurosciences⁷¹, de l'immunologie⁷², des sciences de l'ingénieur⁷³, qui utilisent, à leur façon, le « programme darwinien ». Jean Gayon écrit, en conclusion de son livre *Darwin et l'après Darwin* : « Quant à la théorie de la sélection naturelle en général, son analyse historique exhaustive eût exigé de prendre en compte l'ensemble des disciplines et des écoles qui se sont définies en référence au paradigme darwinien, c'est-à-dire un modèle exemplaire susceptible d'organiser une corporation de recherche »⁷⁴. Nous n'avons tenté qu'une modeste contribution à ce travail qui reste à faire. Comme tout paradigme, la théorie néo-darwinienne de l'évolution sera abandonnée⁷⁵, mais je pense que le « programme darwinien » est encore fécond, même si d'autres approches des phénomènes évolutifs sont possibles et souhaitables.

révolutionnaires, séparées par des périodes de recherche normale, est l'ensemble d'instruments remarquablement adaptés à ce que nous appelons la connaissance scientifique moderne. Les stades successifs de ce processus de développement sont marqués par une augmentation de l'élaboration et de la spécialisation. Et le processus tout entier a pu se dérouler, comme nous le supposons pour l'évolution biologique, sans orientation vers un but précis, vers une vérité scientifique fixée et permanente dont chaque stade de développement de la connaissance scientifique serait le meilleur exemplaire ». Thomas KUHN, op. cit., p. 235.

71. Voir par exemple la théorie de la « stabilisation sélective des synapses ». Jean-Pierre CHANGEUX, *L'homme neuronal*, Fayard, Paris, 1983, pp. 301-304. Voir aussi Gerald Edelman, (*Biologie de la conscience*, Odile Jacob, Paris, 1992) qui intitule son chapitre 9 « Le darwinisme neuronal ».

72. Voir par exemple François ROUGEON, « La diversité des anticorps », *La Recherche*, 1986, n°177, pp. 680-689.

73. Il s'agit de l'application de métaphores biologiques aux sciences de l'ingénieur. Lire sur ce point l'excellente introduction de Jean-Michel RENDERS, *Algorithmes génétiques et réseaux de neurones*, Hermès, Paris, 1995.

74. Jean GAYON, 1992, *op. cit.*, p. 412.

75. Il est cependant possible qu'elle puisse encore servir longtemps dans son cadre d'origine (la génétique des populations), si la nouvelle théorie l'admet comme « théorie restreinte » dans ce champ d'application.