HAL
open science

La théorie des équilibres ponctués (TEP) : quelles explications de l'explication ?

Alexandre Peluffo

▶ **To cite this version:**

Alexandre Peluffo. La théorie des équilibres ponctués (TEP) : quelles explications de l'explication ?. Philosophie. 2016. dumas-01433530

HAL Id: dumas-01433530

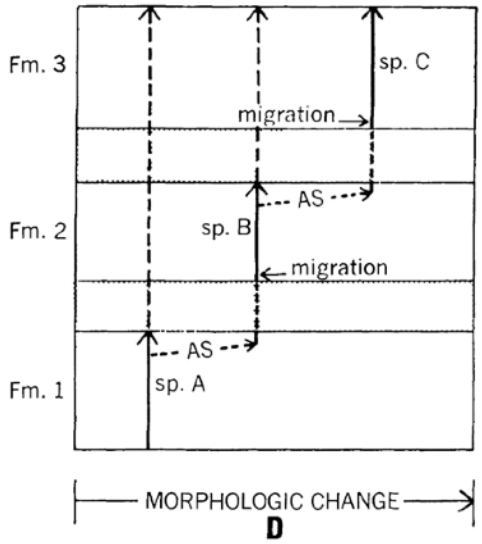
https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01433530

Submitted on 12 Jan 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

La théorie des équilibres ponctués: quelles explications de l'explication ?



Mémoire de Philosophie
Master 2 LoPHiSc
Université Paris I Panthéon-Sorbonne
UFR de Philosophie

Alexandre PELUFFO

Directeur: Pr. Jean Gayon

Août 2016

How then can we be scientific about the past ?
Stephen Jay Gould, *Hen's teeth and Horses Toes*

Le fossile, c'était le temps pétrifié; l'embryon, c'était le temps opérant; l'organe rudimentaire, c'était le temps retardé.
George Canguilhem, *Idéologie et Rationalité*

No matter what anybody tells you, words and ideas can change the world.
John Keating, *The Dead Poet Society*

La figure sur la page de présentation est issue de l'article de Niles Eldredge (1971) référencé dans la bibliographie.

Remerciements

Comme l'a si bien dit Malraux, "l'enthousiasme ne supporte pas les hésitations". C'est donc sans le moindre doute et avec l'excitation d'un jeune néophyte que je me suis lancé dans l'entreprise, un peu folle, d'obtenir un Master de philosophie (entreprise raisonnable vous semblera-t-il, mais je préciserai que tout cela arriva pendant mon doctorat de génétique… oui, je vous l'avais dit, une entreprise un peu folle). Après deux ans de passionnants séminaires et d'incroyables lectures, j'arrive au bout du chemin, et quel chemin ! Il est donc temps pour moi d'aller vers de nouveaux horizons (où, je l'espère, les disciplines continueront de se mélanger) et de remercier ceux qui m'ont ouvert le passage vers l'autre monde. Il me faut tout d'abord remercier **Thomas Pradeu**, qui fut le premier à m'accueillir dans son séminaire de M1 et qui m'ouvrit les portes du royaume de la philosophie. J'espère un jour pouvoir atteindre son niveau de productivité. Mes remerciements les plus chaleureux vont à **Jean Gayon** qui me fit l'honneur de diriger ce mémoire. Il est pour moi un vrai maitre, un magicien de la pensée et un élégant philosophe. Il serait impossible de ne pas remercier **Virginie Orgogozo** qui accepta les conditions de ma folle décision et qui continue de diriger ma thèse malgré toute mon extravagance. Virginie, t'arrive-t-il de perdre patience ? J'espère un jour acquérir ta sagesse. Je dois également remercier mon autre directeur de thèse, **François Graner**, qui lui aussi supporte mes longues crises de folies interdisciplinaires et qui, sans trop s'inquiéter, guide mes pas dans un tout autre domaine. Je dois remercier l'ensemble des professeurs de philosophie qui ont accepté ma capricieuse présence lors de leurs passionnants séminaires, en particulier **Michel Morange**, dont j'espère un jour avoir le CV, **Max Kistler,** maitre incontestable de la causalité et des solutions administratives, **Anouk Barberousse,** pour les longs débats sur le savoir, **Jean-François Braunstein** et **Christian Bonnet** dont les qualités oratoires font à présent office de véritable modèle pour ma future carrière. Un très grand merci à mon camarade et ami **Jacques Massol** qui partagea avec moi cette formidable aventure et dont l'optimisme et la curiosité ont rendu ce bout de chemin encore plus agréable. Spéciale dédicace à mon cousin **Stephen** sans qui je n'aurais pas tenu le coup. Je voudrais également remercier mes amis philosophes (**Antonine**, **Olivier**, **Thomas**), scientifiques (**Julia**, **Pierre-Marie**, **Michael**, **Antonin, Coralie**, **Pierre**, **Rali**, **Pauline**, **Aidan** et LE **Thomas** qui fut aussi mon premier maitre) et simples mortels (**Anne So**, **Lucie**, **Victor**, **Béatrice** et **Béatrice**), mes collègues et ma famille (qui, j'en suis sûr, se demande encore comment quelqu'un qui a eu son bac L avec 10/20 a pu se retrouver de ce côté de l'univers). Enfin, ces derniers moments, les plus difficiles de ma vie je dois l'avouer, m'auront appris que l'herbe n'est jamais plus verte ailleurs et que le quotidien ne nous fait que trop oublier l'importance de ceux qui le partagent avec nous. Certaines erreurs sont trop difficiles à porter et nous plongent dans une nostalgie dont la douleur est intarissable. Ces mots de Pascal Quignard résonnent maintenant dans ma tête: **"Tous les matins du monde sont sans retour"**.

Sommaire

1. **Introduction** p. 5

2. **Le dilemme de Darwin** p. 16

3. **La paléontologie: au service de la géologie (appliquée)** p. 32

4. **La genèse de la théorie des équilibres ponctués, les concepts de "modèle", "d'explication" et de "causalité"** p. 41

5. **1972: *Punctuated Equilibria*** p. 58

6. **La théorie des équilibres ponctués: quels mécanismes** p. 69

7. **Plasticité du développement, accommodation phénotypique, accommodation génotypique et "genes as followers"** p. 80

8. **Equilibres ponctués, accommodation phénotypique, accommodation génotypique: une synthèse** p. 94

9. **Conclusion** p. 107

10. **Bibliographie** p. 111

1. Introduction

C'est le 19 mai 2016 que Robert N. Brandon m'exposa sa théorie. Nous étions une vingtaine dans la salle de conférence de l'Institut d'Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques, un lieu chargé d'histoire (et chargé d'étudier l'histoire) où Gaston Bachelard, puis Georges Canguilhem avaient eu leur bureau (Braunstein 2014). Associés à Auguste Comte et Michel Foucault, ces philosophes sont les représentants de ce qui a été appelé "un style français en histoire des sciences" (Canguilhem 1968, Braunstein 2002) ou plus formellement, l'épistémologie historique (Gayon 2014). L'épistémologie historique est une philosophie qui ne se limite pas à la création de concepts synthétiques, ce n'est pas une philosophie à la Deleuze[1]. Elle est, comme nous le rappelle Michel Foucault (1969) dans l'introduction de *l'Archéologie du Savoir,* une science des relations, une façon de comprendre comment l'on peut passer d'un concept à un autre, d'une découverte à une autre, d'une théorie à une autre. Une suite de concepts, découvertes et théories dont l'essence est avant tout historique. Il s'agit de comprendre ce qui relie ces éléments les uns aux autres, au cours de l'histoire. Cette activité intellectuelle implique un déplacement. Il faut avant tout comprendre les relations entre les entités abstraites et ce qui permet de passer de l'une à l'autre (et ce qui ne le permet pas). Le style français est d'autant plus une géographie dans la mesure où il ne se restreint pas à un espace particulier. L'épistémologie historique n'est pas une histoire téléologique, où

[1] "La philosophie est l'art de former, d'inventer, de fabriquer des concepts" (Deleuze et Guattari 1991, p. 8)

comme diraient les anglophones “Whiggish”[2]. C’est-à-dire qu’elle ne se limite pas à raconter l'histoire d'une idée ou d'un concept uniquement à travers les réussites historiques, en omettant les échecs, les erreurs, car comme nous le rappelle Canguilhem (1981, p. 104) “le retard, autant que le progrès, c'est l'histoire, dans l'histoire des sciences aussi bien qu’ailleurs”. Le style français refuse une histoire des sciences qui ferait de Lamarck le precurseur de Darwin. Faire de l’un le précuseur de l’autre revient à reduire ce qu’il reste du passé dans le présent. C’est en ce sens que l’épistémologie historique est une véritable géographie. Toutes les relations doivent être comprises, pas seulement celles qui mènent au présent. L’objet dans son intégralité historique et spatiale est décrit. Une telle activité, aussi originale soit-elle, se doit de garder la place qui est la sienne au sein des disciplines académiques dont l’approche est avant tout une approche de science où, comme l’a si bien dit Diderot dans *Les Pensées philosophiques*, l’on se doit de chercher la vérité. Mais se pose alors une question primordiale: comment être scientifique vis-à-vis du passé ? C’est cette question que posa Stephen Jay Gould, célèbre paléontologue américain, grand spécialiste de la biologie de l’évolution et qui nous permet de revenir au début de mon introduction: la théorie (r)évolutionnaire de Robert Brandon.

L’évolution peut être définie comme un changement sur plusieurs générations dans la fréquence de variants: caractères, gènes, et toute autre entité dont on peut suivre la fréquence sur plusieurs générations. Cette définition est ma formulation

[2] Voir Rheinberger (2005)

personnelle des définitions classiques que l'on entend fréquemment en biologie évolutive[3]. Le Oxford dictionary of philosophy, qui n'est peut-être pas la meilleure source, mais qui a le mérite d'être synthétique et à peu près correct[4], définit l'évolution comme:

> "[T]he genetic transformations of populations through time, resulting from genetic variation and the subsequent impact of the environment on rates of reproductive success (Blackburn 2008)[5]"

De nombreux philosophes de la biologie et biologistes se sont cassés la tête sur cette définition, c'est un fait. Mais il est impossible de nier que les plus (re)connues sont toutes fondées sur la même base: le changement. Avant même d'utiliser le terme (dont la racine latine *evolutio* signifie "déroulement"), Darwin parlait de "descendance avec modification" (Hoquet 2013) dénotant ainsi l'idée que quelque chose se modifie, change, se transforme. Robert Brandon (notre conférencier du 19 mai, homme très sympathique au demeurant avec qui j'ai eu l'occasion de diner le même jour et qui était tout à fait d'accord avec ce que je vais vous expliquer) propose de définir l'évolution comme:

---

[3] La recherche en biologie évolutive est le milieu professionnel dans lequel j'évolue lorsque je ne suis pas en train de faire de la philosophie (bien que je n'ai jamais su distinguer la frontière entre les deux).

[4] Il est regrettable que la référence française en termes de définition, le TLF, propose une définition qui date de 1939. Comme nous le verrons, il y eu quelques changements depuis…

[5] Pour rester fidèle aux textes et parce que l'anglais est maintenant la langue de communication en sciences et philosophie (et que donc il est fort probable que le lecteur la comprenne), j'ai fait le choix de citer tous les textes anglais sans les traduire.

"[T]he result of evolutionary processes acting on evolutionary systems over evolutionary time[6]."

Malheureusement, cette définition n'est pas très opérationnelle (et vous avez même le droit de penser qu'elle est tautologique), mais Brandon ajoute quelques détails, notamment que définir l'évolution comme un "changement" est une erreur et qu'il est préférable de la voir comme:

"[A] transition from a point in state space at time t to a point in state space at time t + D, where D is at least one generation in length[7]."

Ce n'est peut-être pas évident au premier coup d'oeil, mais cette définition fait de l'évolution (dans sa grande majorité) un non-changement, autrement dit une stase, une marche sur place. Voilà ce qu'il y a de "révolutionnaire". Il est important de ne pas confondre "transition" avec "transformation" ou "changement". Ce que propose Brandon est essentiellement un formalisme mathématique, un formalisme où il est tout à fait possible d'effectuer une transition depuis un état vers le même état et un formalisme qui s'inspire d'une observation assez commune lorsque l'on s'intéresse au vivant: les espèces passent l'essentiel de leur temps d'espèce dans un état de stase. L'histoire de la vie, si on la lit chronologiquement, est faite de longues, très longues stases et le processus de changement (même s'il a bel et bien lieu) est

[6] C'est la définition exacte communiquée lors de sa conférence

[7] Même conférence

difficilement observable. Cette affirmation de Brandon n'a pourtant rien de révolutionnaire[8]. En 1972, deux paléontologues: Niles Eldredge et Stephen Jay Gould furent les premier à suggérer une idée très similaire, une idée qui a l'époque fut réellement révolutionnaire. Quelques extraits de cet article, intitulé *Punctuated Equilibria: an Alternative to Phyletic Gradualism,* révèlent l'essence de leur thèse, en particulier l'introduction:

"Many breaks in the fossil record are real […] The history of life is more adequately represented by a picture of "punctuated equilibria" than by the notion of phyletic gradualism. The history of evolution is not one of stately unfolding, but a story of homestatic equilibria, disturbed only "rarely" (i.e, rather often in the fullness of time) by rapid and episodic events of speciation (Eldredge et Gould 1972, p. 82)."

Et la conclusion:

"The norm for a species or, by extension, a community is stability. Speciation is a rare and difficult event that punctuates a system in homeostatic equilibrium (Eldredge et Gould 1972, p. 115)."

Cette théorie des équilibres ponctués (TEP) s'offrait comme une alternative à un problème déjà largement évoqué par Darwin dans *l'origine des espèces*, le caractère non graduel des successions morphologiques dans les strates fossiles. En termes plus

[8] Je ne voudrais pas réduire les travaux de R. N. Brandon, grand philosophe de la biologie à cette simple affirmation. J'encourage le lecteur à s'intéresser à ses écrits et notamment aux plus récents, dont McShea et Brandon (2010) qui cherche à dégager toutes les conséquences de cette définition de l'évolution.

simples, lorsque l'on compare des fossiles de différentes périodes, il est fréquent de trouver des formes différentes sans trouver de formes intermédiaires entre les deux. L'évolution (notamment morphologique, puisque c'est presque la seule information que nous livrent les fossiles) ne semble donc pas graduelle. Ne semble pas, car ce n'est pas l'explication que va favoriser Darwin (comme nous allons le voir). Pour Darwin, comme pour la plupart des biologistes l'évolution se fait de façon graduelle et lente. Si l'on prend un exemple, cette hypothèse voudrait qu'il existe un très grand nombre de formes intermédiaires entre nous et l'ancêtre que nous partageons avec le reste des singes. Théoriquement, l'on pourrait trouver des individus dont la morphologie les classerait sur un axe de différenciation morphologique allant de l'ancêtre à nous. Un axe où le changement est très progressif et ou chaque forme est très similaire à la précédente et à la suivante, à tel point que l'on ne verrait presque pas de différences entre l'un et l'autre. Sur une très longue période, l'accumulation de ces petites différences produirait une nouvelle espèce. Malheureusement, la plupart des fossiles montrent plutôt une séquence stable (pas de changement) pendant une très longue durée ("long" au sens géologique) et à la suite de cette longue stase, un changement si rapide que l'on ne le voit pas en train de se faire (en observant les fossiles). La plupart des biologistes (Darwin le premier) ont attribué ce changement rapide à un "défaut" dans le processus de fossilisation. Dans un monde parfait, où tout aurait été fossilisé, conservé et trouvé par le paléontologue, de telles discontinuités n'existeraient pas. La stase (et le changement rapide) sont des

artefacts. C'est à cette affirmation que Eldredge et Gould vont répondre par la négative: la stase, tout comme les changements rapides, sont des données, la réalité d'un processus évolutif. Comme nous le verrons, cette théorie va venir avec de très nombreuses implications. Mais elle va surtout s'attirer de très nombreuses critiques. Parmi ces critiques, de nombreux auteurs vont s'insurger contre le caractère "non-darwinien" et incompatible avec le génétique, de cette théorie. Comme je le détaillerai, il est vrai qu'Eldredge et Gould étant avant tout intéressés par (une vision particulière de) l'évolution et non la génétique, ils vont presque totalement éviter le sujet. A la mort de Gould, en 2002, l'on pouvait encore entendre la communauté scientifique[9] déplorer l'absence de "mécanismes" pour expliquer le fonctionnement de la théorie des équilibres ponctués, sa compatibilité avec le néo-darwinisme et le programme de recherche (moderne) qui pouvait en faire une théorie intéressante. Depuis l'avènement de la biologie moléculaire (voir Morange 1994) et la façon dont elle a bouleversé l'ensemble des disciplines de la biologie (une révolution principalement méthodologique contrairement au renversement théorique opéré par la biologie évolutive), la quête de "mécanismes" est devenu l'enjeux principal de la nouvelle biologie. Dans une certaine mesure, cette approche se place dans la continuité d'un programme parfaitement cartésien et dont le but est de réduire un phénomène (biologique, en l'occurence) à ses forces causales les plus simples (idéalement physico-chimiques), la plupart du temps *via* une étude expérimentale

[9] Communication personnelle

(Craver et Tabery 2015). Pour l'avoir vécu un grand nombre de fois, je peux vous dire que lorsqu'un biologiste demande ce qu'est un mécanisme, il entend par la un schéma plus ou moins généralisable et régulier de la synthèse, régulation et action de protéines au sein de l'organisme (ou de la population d'organismes) dont l'interaction permet de donner lieu au phénomène dont on demande le mécanisme. Le concept général de mécanisme a par la suite été généralisé à plusieurs niveaux biologiques. Nous aurons l'occasion de revenir sur cette notion et son lien avec les concepts philosophiques de "cause" et "d'explication". De façon générale, l'absence de "mécanisme" pour expliquer le fonctionnement des équilibres ponctués a été très nuisible à la théorie et l'est d'autant plus aujourd'hui à une époque où même la biologie évolutive, longtemps éloignée de la biologie moléculaire (Milam 2010), cherche, elle aussi, des mécanismes. Aux sceptiques qui doutaient de la réalité de la TEP et notamment de l'importance des stases, Gould et Eldredge (2000) répondirent que les données (paléontologiques) étaient bien là:

> "The pattern of punctuated equilibrium exists (at predominant relative frequency, we would argue) and is robust. *Eppur non si muove*; but why then ? For the association of morphological change with speciation remains as a major pattern in the fossil record (Gould et Eldredge 2000, p. 226)"

"Mais pourquoi ?" C'est de cette manière que les auteurs de la TEP introduisent l'une des critiques faites à l'égard de la TEP. Si les stases sont bien des données et non un défaut de conservation du registre fossile, comment est-ce que

cela marche ? Qu'est-ce qui peut bien donner (dans le fonctionnement de l'évolution) un patron de longues stases suivi d'évènements de spéciation rapides ? C'est à cette question que ce mémoire va soumettre à l'examen. L'objectif principal est d'analyser et de synthétiser un certain nombre d'hypothèses proposées comme "mécanismes" pour expliquer la TEP et notamment celui "d'accomodation génétique" proposé par Mary Jane West-Eberhard dans son oeuvre fondamentale et influente de 2003 *Developmental Plasticity and Evolution,* cité plus de 4000 fois dans la littérature scientifique[10]. Elle y propose l'une des explications les plus originales du patron de stases et de spéciation rapide observé dans strates fossiles*:*

> "The plasticity hypothesis of punctuated evolution proposes that developmental plasticity in the expression of contrasting or antagonistic traits promotes stasis in multipurpose morphology, and that accelerated morphological change occurs when a formerly optional state increases in frequency of expression or becomes fixed, causing a temporary burst of rapid directional change in associated quantitatively variable morphology (West-Eberhard 2003, pp. 617-618)."

L'enjeu ici, sera de comprendre la structure de cette explication vis-à-vis de la TEP. S'agit-il d'une explication ? Et d'un mécanisme ? En quel sens ? Si oui, cela peut-il contenter les critiques évoquées précédemment ? A bien des égards, cette question est une formidable expérience de philosophie et de science. Sur le plan philosophique, la TEP et l'hypothèse d'accommodation phénotypique nous donnent un système où il est possible d'étudier le problème de l'explication (et le concept

[10] https://scholar.google.fr/scholar?hl=fr&q=developmental+plasticity+and+evolution&btnG=&lr= 4054 citations au 24 août 2016

associé de cause). Elle nous permettra notamment d'aborder la fameuse dichotomie souvent faite en biologie entre causes prochaines et causes ultimes proposée par E. Mayr (1961). Toujours sur le plan philosophique, elle nous permettra d'étudier la question des mécanismes en biologie. Vaste question dont cet exemple particulier nous permettra d'analyser le problème d'échelle: un mécanisme, en biologie, se situe t-il nécessairement au niveau le plus faible (physico-chimique) ? Pour répondre à ces questions, il nous faudra d'abord comprendre les grandes lignes de la TEP: son origine, sa structure, ses prédictions et implications et les critiques dont elle a été la cible. Cette synthèse nous permettra de mieux cibler en quoi l'accommodation phénotypique et les autres explications récentes contribuent à la TEP. Il s'agira là de se livrer à un véritable exercice d'épistémologie historique, selon l'approche que j'ai évoquée dans cette introduction. Sur le plan scientifique, le travail philosophique permettra d'alimenter une analyse moderne de la littérature actuelle pouvant suggérer de nouvelles pistes de recherche pour la TEP et même proposer quelques expériences. Pour répondre à cet objectif, le mémoire sera divisé en deux grandes parties. Les premières parties, *via* une chronologie de la TEP, détailleront son origine, sa structure et les critiques. Les concepts de "cause", "mécanisme" et "explication" étant omniprésent dans le débat autour de la TEP, ces points de philosophie de la biologie seront traités au fur et à mesure de la chronologie. Les dernières parties du mémoire s'intéresseront à la théorie de l'accommodation génotypique au sens large: ses propositions, sa contribution à la TEP, les résultats récents et la cadre

expérimental pouvant être envisagé pour tester son rôle explicatif vis-à-vis de la TEP.

Dans la conclusion, je reviendrai sur les conséquences philosophiques de ce travail.

2. Le dilemme de Darwin

C'est le 24 novembre 1859 que la pensée de notre monde occidental fut profondément changée. Ce jour là, étaient mis en vente les 1250 exemplaires de *l'origine des espèces,* ouvrage rédigé par un dénommé Charles Darwin. Bien que l'ouvrage ne fût probablement pas un bestseller dès sa parution[11] et bien que les idées de Darwin missent du temps à être acceptées (Gayon 1998), il est aujourd'hui indéniable que *L'origine des espèces* changea notre façon de penser et de faire la science[12]. D'un point de vue strictement personnel (mais, je l'espère, objectif), je dirais que là où la théorie de Darwin à eu le plus d'importance est sur notre attitude à l'égard du finalisme. Le monde qui nous entoure est "quantité infinie de belles et admirables formes[13]", processus dont la justesse et l'harmonie ne cessent de nous étonner. Prenez une feuille, une main, un arbre, le corps humain, pourquoi font-ils ce qu'ils font et pourquoi le font-ils si bien ? Qu'est-ce qui explique que la nature soit si bien faite ? Les feuilles captent l'énergie solaire, qui autrement serait perdue, les herbivores capturent cette énergie, ils broutent, ruminent, mâchent. Ce sont ensuite les carnivores puis les charognards et autres organismes dont la tâche est de décomposer cette matière vitale qui bouclent le cycle de la vie. Un cycle d'une grande efficacité, utile à la survie et à la reproduction de chaque organisme qui le constitue.

---

[11] Comme nous le rappelle Jean Gayon (2009a), la légende qui voudrait que tous les exemplaires se vendirent le jour de leur sortie en librairie mérite bien le titre de légende. En réalité les 1250 exemplaires furent tous envoyés aux librairies le 22 novembre mais personne ne sait si leur vente fut un véritable succès.

[12] Voir l'ouvrage collectif *Les mondes darwiniens* paru en 2009 sous la direction de T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre et M. Silberstein au éditions Syllepse pour un panorama de l'impact qu'à eu l'oeuvre de Darwin sur la science moderne.

[13] Le lecteur attentif aura reconnu là un extrait du dernier paragraphe de *l'origine des espèces*

Un cycle dont l'apparente finalité est le résultat de milliards d'années d'évolution durant lesquels l'action permanente et ininterrompue de la sélection naturelle à favorisé les plus aptes à profiter de ce cycle. Car si comme le disait Pangloss "tout est pour le mieux dans le meilleur des mondes", ce n'est pas grâce à l'intervention d'une force divine, ou d'un dessin intelligent mais bien grâce à la sélection naturelle, un processus décrit par Darwin dans *l'origine des espèces:*

> "It may be said that natural selection is daily and hourly scrutinising, throughout the world, every variation, even the slightest; rejecting that which is bad, preserving and adding up all that is good; silently and insensibly working, whenever and wherever opportunity offers, at the improvement of each organic being in relation to its organic and inorganic conditions of life (Darwin 1859, p. 84)."

Avec le développement de la génétique et la découverte des gènes, substrat de cette variation dont parle Darwin, il devient encore plus simple de comprendre comment un processus sans finalité, sans but ultime, peut produire un résultat téléologique[14]. L'explication est que la variation des gènes est le fruit du hasard. Comme l'explique Darwin, les individus porteurs de variations affectant leurs caractères de façon avantageuse survivront et se reproduiront mieux que leurs congénères, transmettant ainsi cette variation avantageuse à la descendance et

[14]Mon objectif ici est de rappeler, dans les grandes lignes, le fonctionnement du processus de sélection naturelle en conjonction avec la génétique, j'omets volontairement plusieurs siècles d'histoire de la biologie. Pour une récit détaillé sur l'émergence du Darwinisme, voir Gayon (1998). Pour le lien entre finalité, génétique et sélection naturelle voir Peluffo (2015) et pour l'histoire de la biologie voir Morange (2016).

améliorant ainsi l'espèce (par rapport à sa place dans l'écosystème). Comme l'a si bien dit Jacques Monod (1970), c'est ainsi qu'au sein du vivant, dans le monde biologique, tout apparait comme étant le fruit "du hasard et de la nécessité". Mais la vulgarisation d'un processus aussi complexe que celui de la sélection naturelle ne doit pas nous faire oublier qu'elle n'explique pas tout. Ce mémoire étant en grande partie dédié à Stephen Jay Gould, il serait bien irrévérencieux de tomber dans le piège de ce que lui et Richard Lewontin ont appelé le "paradigme panglossien" (ou "programme adaptationiste"):

> "This programme regards natural selection as so powerful and the constraints upon it so few that direct production of adaptation through its operation becomes the primary cause of nearly all organic form, function, and behaviour (Gould et Lewontin 1979, pp. 150-151)."

Bien des caractères ne sont pas directement le résultat de la sélection naturelle. Ils sont la simple manifestation d'une contrainte, ou effet "collatéral" sur le fonctionnement ou la structure de l'organisme. Gould et Lewontin (1979) prennent l'exemple du menton chez l'homme. Ce caractère en soi n'est probablement pas le résultat du processus de sélection naturelle, il n'y a manifestement pas d'avantage particulier à avoir un menton en soi. En revanche, il est utile d'avoir une mâchoire dont la forme recourbée permet à nos dents du bas de s'aligner avec nos dents du haut et qui, de façon collatérale, produit cette partie saillante que nous appelons le menton. Certains caractères s'expliquent avant tout par leur histoire et bien moins

par la sélection naturelle. Un autre exemple (bien que débattu) est la piloérection ou "chair de poule". Il y a bien longtemps, lorsque nous étions encore des singes à fourrure (environ huit millions d'années selon les estimations) et que nos poils nous protégeaient du froid, la piloérection, c'est-à-dire le fait que nos poils se dressent, permettait un épaississement de la couche isolante entre l'air froid et notre peau. Une adaptation aux températures plus fraiche. Maintenant que l'homme est pratiquement glabre[15], il apparait évident que ce n'est pas les quelques poils qui se dressent lorsque nous avons la chair de poule qui nous protègent du froid et que ce mécanisme piloérecteur est dépourvu d'utilité (au sens évolutif, c'est-à-dire qu'il n'améliore pas la survie de ceux qui possèdent ce caractère). Pour cette raison, il faut comprendre la chair de poule (chez l'homme) comme n'étant pas le fruit de la sélection naturelle, mais la résultante de notre héritage commun avec les grands singes et autres mammifères, ce que Gould appelait "une contrainte historique". Hormis ces quelques mise en gardes, il n'est pas exagéré de faire de Darwin l'un des penseurs les plus structurants pour la biologie moderne. Car, comme l'a si bien dit T. Dobzhansky (1973), "rien n'a de sens en biologie, si ce n'est à la lumière de l'évolution". Il peut donc être surprenant d'apprendre que Darwin, l'homme qui a révolutionné la biologie, fut d'abord reconnu par ses pairs comme un géologue et moins comme un biologiste.

[15] Précisons au passage que la raison de cet état reste inconnue des biologistes (un constat qui devrait pousser les plus enthousiastes à modérer leurs propos lorsqu'il s'agit d'expliquer par la sélection naturelle des caractères aussi complexes que les comportement humains).

C'est le 24 Janvier 1839, que Charles Robert Darwin, alors âgé de 30 ans, est élu à la *Royal Society,* l'équivalent anglais de l'académie des sciences[16]. A ce moment, le jeune *fellow* était principalement connu pour ses travaux en géologie (Herbert 2005). En effet, comme l'a écrit Gabriel Gohau (2009), "Si Darwin était mort au milieu des années 1840, ses nécrologies auraient loué le jeune géologue à l'avenir prometteur." Celui qui collectionnait les minéraux depuis l'âge de 10 ans (Herbert 2005) venait alors de passer plusieurs années à voyager autour du monde sur le *HMS Beagle.* De ce voyage naquirent plusieurs traités de géologie qui comptent parmi ses premiers ouvrages dont le célèbre *Structure and Distribution of Coral Reefs* paru en 1842, ainsi que deux comptes rendus *Geological Observations on the Volcanic Islands visited during the voyage of H.M.S. Beagle* (1844) et *Geological Observations on South America* (1846). C'est à bord du *Beagle* que Darwin eu l'occasion de lire les *Principes de Géologie* de Charles Lyell (Gohau 2009) et c'est très probablement là qu'il y trouva l'une des idées les plus structurantes de sa théorie: l'uniformitarisme. Il faut nous arrêter quelque temps sur cette notion fondamentale. Au delà de son statut incontournable de grande notion de géologie et de philosophie des sciences, c'est LA thèse que Stephen Jay Gould va rejeter pour proposer (avec Niles Eldredge) sa théorie des équilibres ponctués. Son attitude réactionnaire à l'égard de l'uniformitarisme sera le moteur principal de ses premiers écrits théoriques sur le rythme de l'évolution. La preuve en est, *Is Uniformitarianism Necessary?* sera le

[16] Voir https://docs.google.com/spreadsheets/d/1RVVZY00MZNrK2YCTTzVrbTFH2t3RxoAZah128gQR-NM/pubhtml liste complète des membres de la *Royal Society.*

premier article (théorique) de S. J. Gould[17] et afin de rester bref sur un sujet aussi monumental, je me contenterai de reprendre sa brillante analyse. Précisons tout d'abord que Lyell n'utilisa pas directement le terme *uniformitarianism.* C'est à William Whewell (autre *gentleman of science*, géologue, philosophe et historien) que l'on doit cette catégorisation (Whewell 1832, Gould 1965, Gohau 2009). Comme l'explique Gould, en prolongeant l'analyse de Whewell (1832), il faut distinguer deux types d'uniformitarisme. Le premier type suggère une "théorie testable" sur la nature des changements géologiques qui se font essentiellement de façon lente et à vitesse constante. Il s'agit là d'envisager comment l'action graduelle de multiples processus géologiques peut générer un certain nombre de discontinuités dans les structures terrestres. Pour Lyell, les processus géologiques se font à énergie constante. Toute diminution d'intensité n'est que locale, l'énergie globale étant invariable (Lyell 1830). Cette thèse uniformitarienne, le *substantive uniformitarianism*[18], Whewell (1832) l'oppose à un catastrophisme d'inspiration biblique (Gould 1965) qui voudrait que des évènements violents comme le déluge aient façonné la forme des terres émergées. Comme nous le verrons, c'est cet uniformitarisme que Gould va rejeter en bloc. Le deuxième type d'uniformitarisme, *methodological uniformitarianism* implique le rejet d'une hétérogénéité, dans le temps et dans l'espace, des lois fondamentales (en particulier en géologie). Pour Lyell, les lois qui ont façonné l'univers sont les mêmes

[17] Puisque ce mémoire est essentiellement dédié à S. J. Gould, précisons que cet article publié en 1965 fut son premier (à 24 ans). Le fait qu'il s'agisse d'un article de synthèse sur un problème d'histoire et de philosophie des sciences, n'est pas anodin. Cela illustre l'importance qu'à eu pour Gould l'histoire de sa discipline et la double casquette de philosophe et de scientifique qu'il a souvent porté.

[18] Uniformitarianisme de substance. Cette traduction est la mienne.

aujourd'hui. Les lois de la nature sont immuables (Gould 1965). De cette façon, tout recours à des explications surnaturelles, invoquant une spécificité de la genèse divine, devient impossible. Le fonctionnement de l'univers doit être considéré comme universel. Par conséquent (et c'est un progrès absolument monumental en histoire des sciences), les processus actuels peuvent nous renseigner sur les processus passés dans la mesure où ils obéissent aux mêmes lois. Parmi ces deux types d'uniformitarisme, Gould déclare:

"Substantive uniformitarianism as a descriptive theory has not withstood the test of new data and can no longer be maintained in any strict manner […] Methodological uniformitarianism as a statement of scientific procedure remains vital to geologic inquiry […] invariance of natural laws is by no means unique to geology (Gould 1965, p. 228)."

Cependant, le jeune paléontologue, n'hésite pas à déclarer le terme comme désuet car l'uniformitarisme est tout simplement la base de toute science moderne:

"Without assuming this spatial and temporal invariance, we have no basis of extrapolating from the known to the unknown and, therefore, no way of researching general conclusions from a finite number of observations. […] Thus, we see that methodological uniformitarianism amounts to an affirmation of induction and simplicity. But since these principles belong to the modern definition of empirical science in general, uniformitarianism is subsumed in the simple statement: "geology is a science". […] The term [uniformitarianism] today is an anachronism; for we need no longer take special pains to affirm the scientific nature of our discipline (Gould 1965, p. 227)."

Il faut donc bien comprendre quel type d'uniformitarisme Gould va rejeter. Il s'agit de celui de premier ordre, le taux constant du changement dans les processus géologiques. L'action lente et constante. Chez Gould, l'uniformitarisme méthodologique, comme nous venons de le voir, n'est pas rejeté mais au contraire trivial pour le scientifique moderne. Charles Darwin fut très enthousiaste à l'égard des thèses de Lyell. Il fera souvent appel aux théories de Lyell pour expliquer ses observations géologiques faites à bord du Beagle (Norman 2013):

> The very first place which I examined, namely St. Jago in the Cape Verde Islands, showed me clearly the wonderful superiority of Lyell's manner of treating geology (Darwin 1958b, 77, extrait deNorman 2013).

Concernant l'uniformitarisme, Gohau (2009) appelle Darwin un "hyper-uniformitarien". Une application à l'extrême du principe de Lyell, qui réunit les deux formes d'uniformitarisme (constance du changement et universalité spatio-temporelle des lois) se traduit par une position gradualiste. Une pensée où les changements géologiques peuvent s'expliquer par des processus agissants lentement et constamment et du fait de leur universalité, disposant de tout le temps nécessaire pour créer un changement notable. Cette position s'illustre parfaitement dans *l'origine des espèces*:

"I am well aware that this doctrine of natural selection, exemplified in the above imaginary instances, is open to the same objections which were at first urged against Sir Charles Lyell's noble views on "the modern changes of the earth, as illustrative of geology;" but we now seldom hear the action, for instance, of the coast-waves, called a trifling and insignificant cause, when applied to the excavation of gigantic valleys or to the formation of the longest lines of inland cliffs. Natural selection can act only by the preservation and accumulation of infinitesimally small inherited modifications, each profitable to the preserved being; and as modern geology has almost banished such views as the excavation of a great valley by a single diluvial wave, so will natural selection, if it be a true principle, banish the belief of the continued creation of new organic beings, or of any great and sudden modification in their structure (Darwin 1859, pp. 95-96)."

Cet extrait illustre bien comment les idées de Lyell on pu inspirer Darwin dans la formulation d'une théorie de la sélection naturelle dont l'action est lente et graduelle. En étant presque plus Lyellien que Lyell (Gohau 2009), Darwin va faire reposer sa théorie sur un obstacle de taille, le véritable point de départ du débat dont s'est emparé la théorie des équilibres ponctués. C'est Thomas Henry Huxley, un proche de Darwin, qui le mit en garde contre l'adoption de l'ancienne doctrine Leibnizienne "Natura non facit saltum", la nature ne procède pas par bonds (Gayon 1998, p. 92). A présent ancrée dans une forme de Lyellisme, l'idée que la nature est faite de processus continus permettait à Darwin d'expliquer comment la sélection naturelle avait pu produire une foisonnante diversité d'être vivants, tout cela à une échelle de temps bien trop longue pour que l'on puisse observer ce processus à l'oeil nu. Avec Lyell, l'érosion n'est que la très lente accumulation d'effets individuellement

invisibles. Avec Darwin, la sélection, aussi faible qu'elle soit, peut sur un temps très long produire une infinité de formes et de comportements. C'est à ce stade que l'on doit alors se poser la question suivante: si l'évolution ne peut être observée directement, qu'elle n'est accessible qu'à travers son résultat, de quelles preuves Darwin disposa t-il pour appuyer sa théorie ? Il n'est pas question de détailler la structure justificative de *l'origine des espèces* dans ce mémoire. Darwin a très bien construit son manuscrit, c'est un long cheminement dont chacune des étapes doit amener le lecteur à comprendre et accepter la théorie de la descendance avec modification par le mécanisme de sélection naturelle[19]. Le naturaliste fait appel à un raisonnement par analogie, en comparant espèces domestiquées et espèces sauvages. Les animaux et plantes sélectionnées par les éleveurs témoignent de la possibilité de modifier des caractères par le biais de la sélection (artificielle en l'occurrence). En remplaçant l'éleveur par la main aveugle de la nature, où les plus aptes ont en moyenne plus de descendants, on obtient la sélection naturelle. Darwin va également étudier la répartition géographique des espèces et comparer leurs similarités pour appuyer l'idée d'une descendance commune. Mais il faut bien comprendre que l'oeuvre de Darwin est composée de deux volets plus où moins distincts (bien que précisément regroupés dans un schéma Darwinien global): la descendance avec modification et la sélection naturelle (Gayon 2009b). Les preuves que j'ai abordées sont contemporaines, elles peuvent au mieux suggérer comment va fonctionner la

[19] Pour une analyse détaillée voir Gayon (2009b), Gould (2002) et Sober (2011)

sélection naturelle et éventuellement amener au résultat observé, mais elles n'apportent aucune preuve que l'évolution (la descendance avec modification) à eu lieu et concerne l'ensemble du vivant (et pas seulement les espèces domestiquées). Pour appuyer ce fait, il reste à Darwin un seul et unique registre de preuves possible: le registre fossile. C'est uniquement grâce à la paléontologie, l'étude des fossiles, qu'il est possible de constater que des espèces différentes ont existé par le passé et que ces espèces, avec le temps, se transforment. Et c'est là que se pose à Darwin un dilemme de taille, un dilemme que David Sepkoski a tout simplement appelé "le dilemme de Darwin" (Sepkoski 2012, 2013).

Comme nous l'avons vu, Darwin a compris que le changement des espèces est un processus long, très long et que seules les strates géologiques passées peuvent nous renseigner sur ce changement:

> "We see nothing of these slow changes in progress, until the hand of time has marked the long lapse of ages, and then so imperfect is our view into long past geological ages, that we only see that the forms of life are now different from what they formerly were (Darwin 1859, p. 84)."

La première édition de *L'origine des espèces* contient deux chapitres (sur un total de 14) directement dédiés à la géologie et un presque entièrement dédié au problème que pose l'utilisation des données géologiques, en particulier les fossiles, comme preuves. Bien qu'un chapitre porte le nom de "difficulties on theory", les difficultés

rencontrées par Darwin, le problème qui concerne les fossiles est tellement grand, qu'il lui consacre un chapitre entier "On the imperfection of the geological record". Comme l'explique Sepkoski (2013), Darwin n'a pas d'autre choix que de faire appel au registre fossile:

"It is only the geological record, in other words, that provides the resolution in which the grand sweep of evolution can be recognized; natural selection explains evolution as a process, while paleontology gives us a sense of evolution as a pattern (Sepkoski 2013, p. 355). "

Mais le problème auquel Darwin se retrouve confronté est que ce registre fossile est incomplet. Autrement dit, on peut effectivement suivre le changement des espèces le long d'un axe vertical de succession des strates géologiques, mais malheureusement, ce changement n'est pas graduel. Comme je l'ai expliqué précédemment, Darwin s'était plié à la doctrine "Natura non facit saltum", la nature ne procède pas par saut, mais le registre fossile semble suggérer le contraire:

"Geology assuredly does not reveal any such finely graduated organic chain; and this, perhaps, is the most obvious and gravest objection which can be urged against my theory. The explanation lies, as I believe, in the extreme imperfection of the geological record (Darwin 1859, p. 280)."

Comme le fera remarquer Gould (2002, chapitre IX), l'attitude que va adopter Darwin face à ce problème est loin d'être indiscutable. La situation est la suivante:

lorsque l'on compare différentes strates géologiques (et donc plusieurs époques), la plupart du temps, les fossiles se suivent mais ne se ressemblent pas. La géologie ne révèle pas de succession graduelle des formes fossiles. Confronté à cette observation (c'est-à-dire un fait le plus objectif possible), il est possible de s'engager sur deux pistes différentes. Cette succession non graduelle est en réalité une imperfection, les formes intermédiaires qui rendraient la succession graduelle ont existés, mais les processus géologiques se sont fait d'une façon où ces formes n'ont pas été fossilisées ou conservées. C'est l'attitude que va adopter Darwin (révélé par le titre du chapitre "On the imperfection of the geological record"). A ce stade là, il y a interprétation. Le fait le plus objectif (la discontinuité) est rendu subjectif, le scientifique interprète l'observation comme étant la résultante d'une conservation imparfaite. Ce qui le pousse à faire cette interprétation est l'attitude quasi-axiomatique qu'il a adopté vis-à-vis du gradualisme. Comme nous l'avons vu précédemment, Darwin approuve l'adage "natura non facit saltum". En bon uniformitarien, il refuse d'imaginer que le processus de sélection naturelle ne se fasse de façon constante et graduelle (en moyenne et sur le long terme bien sûr). Il ne peut donc y avoir d'autre explication que celle d'un registre imparfaitement conservé. On attribue pour cause l'imperfection du processus de conservation des fossiles (notez que cela ne dit rien sur les raisons de cette imperfection, il s'agit simplement de dire que les fossiles n'ont pas été conservés):

"I look at the natural geological record, as a history of the world imperfectly kept, and written in a changing dialect; of this history we possess the last volume alone, relating only to two or three countries. Of this volume, only here and there a short chapter has been preserved; and of each page, only here and there a few lines. Each word of the slowly-changing language, in which the history is supposed to be written, being more or less different in the interrupted succession of chapters, may represent the apparently abruptly changed forms of life, entombed in our consecutive, but widely separated, formations. On this view, the difficulties above discussed are greatly diminished, or even disappear (Darwin 1859, p. 310)."

Une fois suivie cette direction, il reste à expliquer les raisons de cette imperfection. Darwin va envisager plusieurs façons de produire ces défauts dans le registre: une durée d'existence réduite pour les espèces intermédiaires liée à une compétition accrue, érosion, ou tout simplement l'absence de fouilles paléontologiques poussées (ce qui signifie que le registre n'est pas imparfait, c'est son exploration qui l'est). Face à un registre fossile qui n'est pas graduel, l'autre attitude possible est d'accepter que les discontinuités témoignent d'un processus biologique sous-jacent lui aussi discontinu. En d'autre termes, il faut rejeter l'idée d'une évolution lente et graduelle. Cependant, il convient ici de ne pas commettre une erreur fondamentale sur laquelle je reviendrai très amplement lorsque nous aborderons la théorie d'Eldredge et Gould en détail. Dire que l'évolution ne s'est pas faite de façon lente et graduelle ne revient pas à dire qu'elle s'est faite par bonds, cela ne signifie pas que les formes intermédiaires n'ont pas existé. C'est l'erreur de ceux qui ont qualifié la théorie des équilibres ponctués comme une théorie

“saltationniste”. Comme nous le verrons, c’est un raisonnement fallacieux, qui revient à poser l’équation logique suivante: non gradualisme = absence de formes intermédiaires. Toute la nuance se situe dans ce que l’on appelle graduel et non graduel et le problème se pose d’autant plus dans le cadre d’un dialogue entre deux disciplines: la biologie, où les ordres de grandeur temporels sont au maximum de la centaine (éventuellement du millier) d’années et la géologie où les ordres de grandeur sont de l’ordre du million d’années. Je voudrais insister sur ce point par le biais d’une métaphore généralement efficace dans la mesure où elle parle d’argent (et de fonctionnaires): qualifier un haut fonctionnaire de “riche” est chose courante pour un fonctionnaire de catégorie C (recrutement à niveau bac ou moins), même si l’écart de salaire ne dépasse probablement pas une dizaine de milliers d’euros. Cependant, pour le trader (figure quasi-fantasmagorique de notre époque), les deux fonctionnaires sont pauvres. Au risque de paraitre trivial, j’insiste donc sur la notion de point de vue et d’ordres de grandeur de référence. Tout comme ce qu’on appelle “pauvre” dépend de notre quotidien, ce qu’un biologiste et un géologue appellent “graduel” est également différent. Pour cette raison, il est donc préférable de s’intéresser au formes intermédiaires, indépendamment du temps et de poser la question, a-t-il existé un individu dont la forme était intermédiaire ? L’attitude Darwinienne l’affirme. Mais l’alternative n’implique pas de répondre non à cette question. Comme nous le verrons, il est possible de répondre oui à cette question sans pour autant être gradualiste. La clé de cette nuance réside dans la façon de

considérer les taux de changement et non pas les changements eux-même et c'est tout l'enjeux de la théorie des équilibres ponctués (TEP).

3. La paléontologie: au service de la géologie (appliquée)

Comme nous l'avons vu, Darwin n'a pas pu ignorer la paléontologie, pour autant, la relation fut loin d'être réciproque. Il faudra presque cent ans à l'étude de la vie ancienne pour revenir dans le périmètre Darwinien. Comme nous le rappelle Sepkoski (2013), les paléontologues se sont longtemps considérés comme totalement "agnostiques" à l'égard de la théorie de l'évolution:

> "This did not mean rejecting Darwin or evolution—it simply meant their work did not attempt to make any comment or contribution to the theory (Sepkoski 2013, p. 18)."

Entre la fin du XIXème et le début du XXème siècle, la paléontologie fut surtout une discipline appliquée. Avec le développement de l'industrie pétrolière, la géologie devait fournir des experts dont la mission était principalement de trouver des combustibles fossiles (Sepkoski 2013). Pour les biologistes, et en particulier ceux qui étaient en train de révolutionner la biologie évolutive, la paléontologie se résumait à une interminable collection de pièces de musée et à l'accumulation d'imposants squelettes principalement destinés à impressionner les enfants (Eldredge 2013). Jusque dans les années quarante, la discipline va rester une "servante de la géologie" comme va le déplorer le paléontologue Norman Newell (Sepkoski 2009). En biologie, le chemin parcouru depuis Darwin était colossal. Le génie de Darwin avait été de formuler une théorie qui nécessitait de postuler une

forme d'hérédité sans pour autant avoir besoin d'en formuler les mécanismes. Il suffisait d'accepter qu'une partie de la variation des caractères était transmissible (ou même simplement corrélée au sens statistique) pour autoriser l'évolution par sélection naturelle. L'arrivée de la génétique au début du XXème siècle va d'abord violenter le darwinisme, en l'estimant incompatible (Gayon 1998). Aborder l'histoire de la synthèse darwinienne nous amènerait trop loin de notre sujet. Ce long épisode de l'histoire de la biologie a été très bien raconté par plusieurs auteurs. J'aimerais tout de même aborder un épisode en particulier: la querelle entre biometriciens et mendeliens car il nous concerne directement puisqu'il est lié à la question du gradualisme. Nous avions vu comment Huxley avait manifesté son désaccord avec les thèses gradualistes adoptées par son ami Darwin. Une cinquantaine d'années plus tard, l'arrivée de la génétique raviva ce débat.

Contrairement à ce que l'on peut lire fréquemment dans les livres, les travaux de Mendel ne furent pas ignorés de la communauté scientifique. Ils furent même publiés et diffusés (à tel point que, sans le savoir, Darwin en avait des extraits dans sa bibliothèque[20]). Malheureusement, on peut dire que Mendel ne rencontra pas son public. Il fallu attendre que trois autres botanistes répètent (sans le savoir) les expériences de Mendel au début du XIXème siècle et (c'est le plus important) que quelqu'un fasse le lien. C'est William Bateson, élève d'un ami de Darwin (Francis Galton en l'occurence) et grand biologiste anglais, qui diffusa (avec un très grand

[20] La légende veut que Darwin avait une copie de l'article de 1865 dans sa bibliothèque, mais cela n'a jamais été confirmé (http://members.shaw.ca/mcfetridge/darwin.html), en revanche, on sait qu'il a lu et annoté plusieurs ouvrages dans lesquels, au milieu d'autres travaux, se trouvaient des synthèses des résultats de Mendel (voir Galton 2009)

enthousiasme) les travaux de Mendel *via* son livre *A Defence of Mendel's Principles of Heredity* publié en 1902 (Olby 1979). Grace à Bateson, l'idée qu'il existe des "facteurs" (que Johannsen appellera plus tard des gènes) porteurs de la variation héréditaire va faire son chemin. Précision au passage que Bateson est d'autant plus responsable de cette idée de "facteurs", qu'il en est le créateur. Il est malheureusement beaucoup trop fréquemment écrit dans les livres d'histoire de la génétique que Mendel avait envisagé l'idée de facteurs, précurseurs des gènes. La malédiction du "précurseur" (pour faire référence à l'épistémologie historique de Bachelard et Canguilhem) frappe ici les moins assidus à la lecture du texte de Mendel qui n'utilise le terme que deux fois et dans un sens très éloigné de celui d'élément pouvant porter quelque forme d'hérédité. C'est une analyse retrospective de Bateson qui créa ce mythe comme l'a très bien montré Richard Olby (1979). Bateson avait donc créé l'idée de facteurs, unités d'hérédité dont la variation est responsable de la variation des caractères. C'est lui aussi qui créa le terme de génétique[21]. Avec un CV comme celui-ci, il est naturel que l'histoire ait fait de lui un "mendélien". Mais ce qui est plus étonnant, c'est qu'elle ait fait de lui un "non-Darwinien" (Provine 1971) et c'est en ce sens qu'il a souvent été présenté comme opposé aux "biométriciens". Il semble que le véritable point de départ de la guerre entre Bateson, le "mendelien" et deux autres biologistes anglais: Karl Pearson et Raphael Weldon, les "biometriciens", soit avant tout une affaire d'ego et de relecture (ce que l'on appelle fréquemment le

[21] Une anecdote (autre mythe tenace de l'histoire de la génétique) voudrait qu'il l'ait introduit pour la première fois en 1906 dans un congrès. Il le fit en fait un an plus tôt lorsqu'il proposa la création d'un poste de professeur de génétique (voir https://www.dnalc.org/view/16196-Gallery-5-William-Bateson-Letter-page-2.html).

travail de “referee” dans le milieu) qui a mal tourné (Gillham 2013). Ce qu’il faut retenir c’est que Pearson et Weldon focalisèrent leurs attaques à l’égard de Bateson sur la base de son refus d’une certaine idée du gradualisme et son intérêt pour Mendel. A la fin du XIXème siècle, quelque temps avant le début de cette querelle et l’intérêt pour Mendel, Francis Galton, cousin et ami de Darwin, avait proposé une description statistique du phénomène de l’hérédité:

"Galton contemplated a continuous series with parents contributing one half (0.5) the heritage of their offspring; grandparents one quarter $(0.5)^2$, the eight grandparents one-eighth, etc. The whole series (0.5), $(0.5)^2$,$(0.5)^3$ … sums to one, accounting for the total heritage. While Galton did not have anthropometric data with which to test his hypothesis, he did have a large pedigree of Basset hounds that had been collected in The Basset Hound Club Rules and Studbook that had been kept from 1874 to 1896 by Sir Everett Millais, the eldest son of the Pre-Raphaelite painter, Sir John Everett Millais. Bassets are either white with blotches ranging from red to yellow (lemon and white) or have additional black markings (tricolor). Galton felt that the predicted and observed frequencies of tricolor Bassets fit his Ancestral Law nicely (Gillham 2013, pp. 67-68)."

Le modèle décrivait une vision continue de l’hérédité et par conséquent un changement graduel des caractères résultant de cette hérédité. Pour Bateson, le modèle sembla incompatible avec les découvertes de Mendel qui mettaient en avant le caractère “discret” (ou discontinu) des caractères et de leur hérédité (Nordmann 1992). Depuis longtemps, Bateson avait envisagé que les variétés cultivées (et pourquoi pas les espèces naturelles) pussent résulter de changement brusques,

d'anomalies. C'est ce qui lui attira les foudres de Weldon et le classa parmi les "non-darwiniens":

"In 1859, any proponent of evolution by natural selection would have been Darwin and Wallace themselves or else surely a 'Darwinian'. In 1889, Francis Galton, convinced that evolution cannot proceed by minute steps only, is still a Darwinian. In 1903, William Bateson's search for other causal factors besides natural selection and his rejection of continuous variation as the basis of evolutionary change are supposed to render him a 'non-Darwinian' (Nordmann 1992, p. 59)."

Comme le remarque Nordmann (1992) l'attitude "non-gradualiste" de Bateson fera de lui le premier d'une longue lignée de biologistes a être classé comme non darwinien, Gould sera également accusé de ne pas être darwinien. J'y reviendrai. Durant la première moitié du XXème siècle, la génétique va finalement se réconcilier avec le darwinisme, cet épisode a été raconté un très grand nombre de fois[22]. Plusieurs disciplines vont intégrer (et s'intégrer) à la théorie de Darwin, à commencer par la génétique des population (théorique) qui va proposer les premiers modèles mathématiques d'évolution (génétique) des populations, notamment grâce aux travaux de R. A Fisher, J. B. S Haldane et S. Wright (Provine 1971). Cet épisode soldera la querelle des biométriciens/mendeliens en montrant que les travaux de Mendel peuvent être formalisés statistiquement. Fisher va surtout démontrer que des effets de sélection génique très faibles peuvent, sur le long terme, modifier la

[22] Voir notamment Provine (1971), Gayon (1998), Mayr et Provine (1998)

structure génétique d'une population et par conséquent apportera une preuve supplémentaire que la sélection naturelle peut se faire de façon lente et graduelle (Cain 2013). Wright va introduire une notion essentielle, la dérive, qui explique comment certain allèles[23], au début minoritaires, peuvent finir par être présents dans toute une population et cela sans sélection. La dérive explique le processus de fixation des fréquences alléliques à la suite d'une réduction importante de la population. Une grande population d'individus, où pour un même gène, de nombreux allèles sont présents, peut traverser un goulot d'étranglement, c'est-à-dire une réduction massive de la taille de la population (pensez à une météorite par exemple), sans que cela soit le résultat d'un évènement de sélection. Les individus qui vont survivre possèdent une certaine composition génétique qui sera à présent majoritaire dans la descendance et cela sans que les allèles de ces gènes aient été directement sélectionnés. Cette perspective, qui avait échappé à Darwin, donne la possibilité d'une évolution dont le moteur n'est pas l'adaptation (nous y reviendrons). Viendront s'ajouter à ces progrès théoriques de nombreux résultats empiriques à la fois résultant du laboratoire et du terrain, notamment grâce à T. Dobzhansky et E. Mayr (Cain 2013). Ce dernier va introduire un mécanisme de spéciation qui intègre la génétique. Selon Mayr (1942), de nouvelles espèces se forment par isolement géographique de deux populations, à la suite de quoi la sélection (où la dérive) entrainent un changement génétique des populations qui, sur

[23] Les versions d'un gène (voir Orgogozo, Peluffo et Morizot 2016).

le long terme, induit un isolement reproducteur et par conséquent engendre deux espèces différentes. Ce modèle de spéciation allopatrique, toujours d'actualité, montrera l'apport de la génétique à la théorie de l'évolution et permettra d'introduire une définition "biologique" de l'espèce (sont espèces différentes, deux populations ne pouvant se reproduire entre elles). Mayr consacrera une grande partie de son travail à élaborer et compléter ce modèle, notamment avec le modèle de spéciation péripatrique (notez bien qu'il s'agit d'une sous-classe du modèle allopatrique). Le modèle suggère une spéciation par dissémination de nouvelles sous-populations. La taille de la population étant originellement petite, elle entraîne un phénomène de dérive génétique et de consanguinité qui peut amener à l'élimination d'allèles (le passage d'un état hétérozygote à un état homozygote entrainant une sélection accrue) et un changement rapide et drastique de la composition génétique de la population qui peut à présent évoluer vers un nouvel état (différent de la population originale) génotypique et phénotypique (Mayr 1954, 1963, 1982). Comme l'écrira Mayr (1993), viendront s'ajouter à cette synthèse le botaniste Stebbins, l'éthologue Rensch, le zoologiste Julian Huxley (petit-fils de Thomas H. Huxley et le premier à avoir parlé de "Modern Synthesis") et le paléontologue George G. Simpson.

Le paléontologue G. G. Simpson ne pouvait envisager la géologie sans la biologie (Sepkoski 2009) et son livre *Tempo and Mode in Evolution* (Simpson 1944) va amorcer une nouvelle façon de faire et de penser la paléontologie. Comme le rappelle Sepkoski, Simpson a permis une compréhension "génétique" de la paléontologie:

"Probably the single most important influence Dobzhansky had on Simpson was to push the latter to think about the history of life (and the evidence of the fossil record) in terms of the genetics of once- living populations. The major argument of Tempo and Mode is that what happens on the Darwinian population level explains transformations in the fossil record, and that those transformations can be explained using models of population genetics (Sepkoski 2009, p. 23)"

La génétique maintenant introduite chez les fossiles, la synthèse était totale. Il fallait maintenant sortir la paléontologie du statut de "servante" et lui proposer de chercher autre chose que du pétrole. Dans son même livre, Simpson va suggérer une paléontologie beaucoup plus "quantitative", analytique et statistique. Une révolution nécessaire puisque son aspect descriptif la rendait d'autant moins attractive pour la biologie (Sepkoski 2009). Sur le plan théorique, Simpson va introduire l'idée de "quantum evolution[24]", qui peut être considérée comme l'une des racines de la théorie des équilibres ponctués et qui cherche à expliquer comment de petites populations peuvent subir des changements rapides ne laissant aucune trace dans les données fossiles (Simpson 1944, Sepkoski 2009). Cette idée était une application directe de la pensée génétique à la paléontologie et elle proposait que la dérive (par isolement géographique) pouvait amener une petite population à des changements génétiques très rapides avec des changement morphologiques correspondants se faisant trop pour apparaitre dans le registre fossile (Gould 2002). Ce n'est pas un

[24] Que je traduirais directement par "évolution quantique"

hasard si cette idée partage des liens communs avec la TEP: comme l'a souvent dit Gould, Simpson fut son maître à penser (Gould 1977, Gould 2002). Mais c'est par le biais d'un autre paléontologue (qui partageait la même conception d'une nouvelle paléontologie) que Gould et Eldredge vont se rencontrer et donner naissance à la TEP.

4. La genèse de la théorie des équilibres ponctués, les concepts de "modèle", d'explication et de "causalité"

L'article qui va introduire le terme d'équilibres ponctués sera publié en 1972 et signé par Niles Eldredge et Stephen Jay Gould (dans cet ordre). Bien que cette théorie monumentale se place dans une grande continuité historique (voir par exemple son lien avec les travaux de G.G. Simpson précédemment cités), l'article (et donc la naissance de la théorie) résulte d'un certain nombre d'évènements indépendants les uns des autres. Gould et Eldredge s'étaient rencontrés à la *Columbia University* de New York. C'est là qu'ils vont partager le même directeur de thèse: Norman Newell, paléontologue spécialiste des invertébrés (Eldredge 2013, Gould 1989, Sepkoski 2012). Lorsqu'ils se sont rencontrés, Gould en était à un stade plus avancé de ses études et c'est pour cette raison qu'il prendra souvent le rôle de guide et modèle pour Eldredge:

"But the really important thing was that, probably with Steve as ringleader, the new graduate students saw that there was little in the way of evolution in the curriculum. So, they started their own seminar, and they let me join in. We read extensively, and, taking turns, each of us led discussions. At one point I did a session on macroevolution. This was when Steve's influence on all of us quickly emerged. He believed that no one should wait until they are sixty (ironically, his age when he died) before they start actively thinking, talking and writing about theoretical issues. And, for that matter, publishing on them! (Eldredge 2013, p. 5)"

Ce témoignage explique la façon dont leur travail collaboratif va évoluer. Avec le temps, Gould, grand orateur et déterminé à traiter des plus grands sujets, va prendre les reines de la TEP et c'est principalement à travers ses écrits qu'elle va évoluer. Mais aussi théorique qu'elle soit, la TEP puise son origine dans l'expérience (ou du moins l'observation). Et ce sont les travaux de terrain d'Eldredge (associé à une invitation reçue par Gould à une conférence) qui seront responsables de la naissance de la TEP. Les deux étudiants de Norman Newell s'étaient engagés dans la voie paléontologique pour étudier l'évolution *via* l'étude des fossiles et leur changement en fonction des strates. Leur déception fût totale lorsqu'ils se rendirent compte que la majorité des strates fossiles montraient de longues stases suivies de changements trop rapides pour être observés:

"We began our professional lives with a commitment to engage in the empirical study of evolution as illustrated by the fossil record. We were both interested in small-scale, quantitative research on species and lineages (a concern fostered by our other advisor, John Imbrie, who taught us multivariate statistical analysis). Now imagine the frustration of two hyperenthusiastic, idealistic, non-cynical, ambitious young men captivated with evolution, committed to its study in the detailed fossil record of lineages, and faced with the following situation: the traditional wisdom of the profession held (quite correctly) that the fossil record of most species showed stability (often for millions of years) following a geologically unresolvable origin. 'Evolution', however, had long been restrictively defined as 'insensibly graded fossil sequences'-and such hardly existed (Gould 1989, p. 118)."

La déception résultait d'une attente standard pour deux darwiniens: l'évolution est lente et graduelle et c'est cela qu'il faut chercher dans le registre fossile. Mais les travaux d'Eldredge vont l'amener à s'intéresser au modèle de spéciation allopatrique (et sa formulation péripatrique) et envisager que l'évolution peut donner des patrons moins graduels qu'anticipés. Ces travaux sont résumés dans l'article qu'Eldredge (1971) va publier sous le nom de "The Allopatric Model and Phylogeny in the Paleozoic Invertebrates" et qui synthétise son travail de thèse. A bien des égards, cet article est le point de départ de la TEP. Elredge introduit son travail par une critique du modèle gradualiste. Il déplore que le modèle de transformation des espèces, majoritairement inféré par les paléontologues, soit un modèle d'ordre "phylétique":

"The concept of gradualism is an important aspect of geological thinking (see Simpson 1970), has permeated paleontologic thought to the extent that all phylogenetic change is generally conceived to occur by small increments over vast periods of time. This dominent *phyletic* model of transformation, stressing the importance of time and the aggregation of large numbers of small steps of morphological change, has underlain most paleontological discussion of the origin of new taxa, including species (Eldredge 1971, p. 156)."

Eldredge va proposer de remplacer l'hypothèse standard de transformation phylétique par le modèle de spéciation allopatrique de Mayr (que j'ai introduit précédemment). Il oppose directement le modèle à une "gradual morphological

divergence" (Eldredge 1971, p. 157), preuve que pour lui, ce modèle allopatrique peut engendrer un résultat différent du changement morphologique graduel. Sa proposition n'est pas simplement théorique, elle est accompagnée d'observations qu'il a ramenées de son terrain d'étude. Eldredge étudie les trilobites du genre *Phacops* dont les fossiles datant du paléozoïque (environ - 380 million d'années) sont présents dans le nord-est des Etats-Unis. Sur le terrain il observe un registre fossile discontinu ("by far the more common state of affairs", Eldredge 1971, p. 158). En observant les strates, il constate qu'une espèce occupe une aire géographique large. Au passage à la strate supérieure (plus récente), une nouvelle espèce occupe une aire aussi large. Sa morphologique (et l'absence d'autres espèces dans cette strate) suggère un lien de parenté, mais la différence entre les deux formes reste de caractère "'discontinu" sans aucune forme intermédiaire (Eldredge 1971, p. 158). Comme il le précise, n'importe quelle étude de paléontologie prise au hasard montrera les mêmes résultats. Eldredge propose alors d'étudier plusieurs modèles pouvant expliquer ces observations (Figure 1).

Tout d'abord, il faut comprendre que pour Eldredge (comme pour tous les cas de changement évolutif que j'aborderai dans ce mémoire) le changement dans l'évolution est morphologique. La raison est simple, il étudie des fossiles et par conséquent, seules les données morphologiques sont accessibles. Il en résulte que la définition de l'espèce (de manière opérationnelle) est morphologique. En revanche, la référence aux modèles de spéciation (et notamment celui de Mayr) implique une

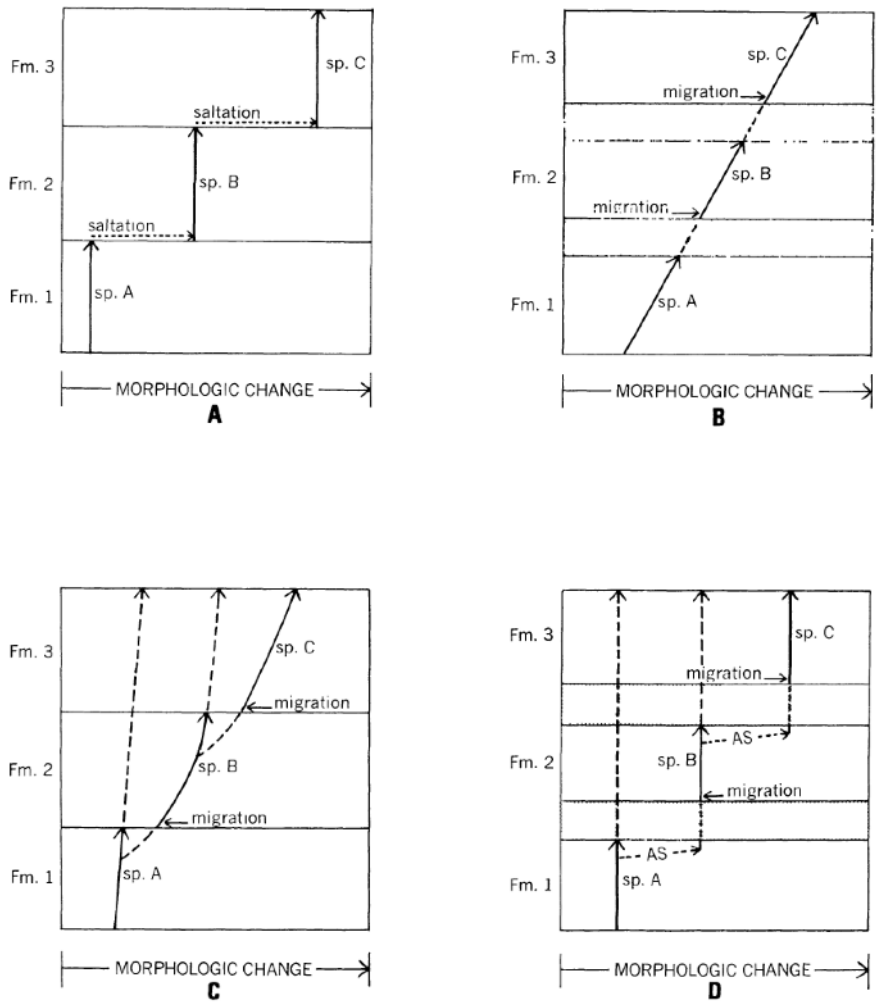


FIG. 2. Four models of speciation used to explain the occurrence of three species (A–C) in three successive bodies of strata (Fms. 1–3) in one local area. Width of the diagram is an axis of morphologic change. A. Saltation model. B. Phyletic model. C. Gradual morphological divergence model. D. Allopatric model where morphological change occurs relatively rapidly in peripheral isolates. For fuller explanation, see text. Solid lines: species occurs in local rock unit; Dashed lines: species is living in the same faunal province but outside the local area. AS: allopatric speciation. Hiatus indicated by stippling.

Figure 1. Les quatre modèles proposés par Eldredge (1971, p. 159) pour expliquer une discontinuité dans les strates. Il le décrit comme cela: "In all four illustrations, three succesive rock units of unspecified lithology and thickness are numbered, and the three species are indicated A, B, and C. Witdth of the diagram representes an axis of morphological difference.

conception ontologique de l'espèce qui est biologique. Pour Eldredge (comme pour Gould, comme nous le verrons), le processus de spéciation se fait par la génétique et l'isolement reproducteur, mais les espèces sont définies *a posteriori via* l'étude des

fossiles dont la catégorisation en espèces différentes se fait sur la base de critères morphologiques. En philosophie de la biologie, cette distinction est très importante. Il faut distinguer l'objet en soi et la façon dont l'expérience peut le mettre en évidence. Par exemple, la même distinction est essentielle concernant le concept de gène. Historiquement, le gène doit être conçu comme une unité de descendance, c'est ce qui hérité de parent à enfant, mais sa détection par le biologiste ne peut se faire que lorsque deux versions d'un gène donnent des phénotypes différents. En soi, le gène n'est pas observable, mais certaines des conséquences de son changement le sont (voir Orgogozo, Peluffo et Morizot 2016). En ce qui concerne Eldredge, le processus de spéciation (et l'état d'isolement reproducteur) n'est pas directement observable dans les couches fossiles, mais ce sont les conséquences génétiques qui sont indirectement visibles *via* leurs effets phénotypiques. Les quatre modèles proposés par Eldredge sont: A) la saltation, B) le modèle phylétique, C) le modèle de divergence morphologique graduel et le D) modèle allopatrique. La saltation est un vieux serpent de mer. A l'extrême, c'est ce que critique l'adage latin "natura non facit saltum". C'est la voie qu'avait exploré le généticien Richard Goldschmidt et qui est souvent appelée "les monstres prometteurs". Pour résumer[25], Goldschmidt (1940) n'était pas en rupture avec l'idée darwinienne de changement lent et graduel, mais ce processus ne pouvait avoir lieu qu'au sein d'une espèce. Pour lui, les évènements de spéciation devaient se faire selon un autre procédé dont le résultat serait une

[25] La pensée de Goldschmidt est en réalité bien plus riche et beaucoup moins anti-conformiste que souvent présentée. Je me contenterai de synthétiser l'idée que la communauté se faisait de Goldschmidt, plutôt que les idées de Goldschmidt, car malheureusement, les références à Goldschmidt concernent le plus souvent la première catégorie.

importante discontinuité entre l'espèce parente et la nouvelle espèce. Le procédé serait alimenté par d'importantes altérations chromosomiques, dont la nouvelle organisation induirait (pour les plus "prometteurs" de ces monstres) un changement phénotypique important et un isolement reproducteur quasi-total qui engendrerait une nouvelle espèce. L'idée étant qu'il est plutôt rare pour la plupart de ces "monstres" d'avoir la configuration génétique requise pour survivre et s'adapter, voilà pourquoi le phénomène est rare (Gould 2002). Je veux insister sur une caractéristique unique de ce modèle: il implique que le changement a lieu de la génération n à la génération n+1. C'est un véritable bond. Pour reprendre une métaphore célèbre, le nouvel oeuf est très différent de la poule. Il n'exclut pas que le changement se poursuive sur plusieurs générations, mais cela est initié par un changement très conséquent.

Le modèle phylétique est le deuxième modèle décrit par Eldredge, il s'agit de l'hypothèse standard de la paléontologie. Le schéma proposé par Eldredge ("B" dans la Figure 1) détaille très bien le processus sous jacent qui est inféré. Comme l'a décrit Darwin et selon le modèle gradualiste, le changement morphologique est constant et lent chez l'espèce A. C'est un changement environnemental qui va pousser l'espèce A à s'établir ailleurs (ce qui n'est pas montré sur le diagramme). Seulement au retour des conditions favorables, l'espèce A, devenue espèce B, va coloniser à nouveau la zone géographique étudiée. Il s'agit en quelque sorte d'une imperfection, bien qu'il n'y ait pas, à proprement parler, de défaut de conservation dans la strate fossile.

L'imperfection résulte du fait que la continuité temporelle est brisée par la discontinuité géographique. En revanche, s'il devait s'ajouter un défaut de conservation à l'intérieur de l'une des trois strates, on ne verrait pas non plus le changement au sein de la strate et la discontinuité sera d'autant plus flagrante. Comme le fait remarquer Eldredge (1971, p. 160), le modèle phylétique accorde peu d'importance à la façon dont les lignées se séparent. Le modèle standard considère le changement d'une espèce en une autre, la création d'une nouvelle branche est un cas spécial du modèle standard, où l'espèce parente ne disparaît pas. C'est ce qui est décrit par le troisième modèle ("C" de la Figure 1). Ce troisième modèle peut également fonctionner par le biais de la spéciation allopatrique, deux sous-populations de l'espèce A sont séparées, alors que l'une reste sous sélection stabilisatrice, l'autre, dans son nouvel environnement, devient l'espèce B et migre à nouveau dans l'aire originale de l'espèce A. Mais Eldredge insiste sur la divergence morphologique graduelle entre les deux espèces. Au sein de chacune des deux espèces on s'attend à observer des changements morphologiques. En d'autres termes, l'essentiel du changement morphologique se fait selon le modèle phylétique, l'évènement de séparation géographique permet simplement d'engendrer un isolement reproducteur. Dans les modèles gradualistes, le modèle B en particulier, on voit facilement que ce qui se passe sur le très long terme (en particulier la création de nouvelles espèces) est simplement l'extrapolation de ce qui se passe sur le court terme. Une petite somme de changements modifie l'espèce sans engendrer un

évènement de spéciation, mais sur un temps plus long, l'accumulation est suffisante pour qu'il y ait spéciation. Le dernier modèle ("D", Figure 1) va rompre avec l'hypothèse de changement graduel, sans pour autant (et c'est là tout l'enjeu) rejoindre le modèle saltationniste sur la nature de ce changement. Le seul point commun que partagent les modèles A (saltationniste) et D (allopatrique) est qu'ils considèrent les strates fossiles comme une source d'information valide et non comme une source incomplète (Schaeffer, Hecht et Eldredge 1972).

Le modèle D, selon Eldredge, est l'explication la plus parcimonieuse de l'état du registre fossile:

"Figure 2D depicts the most likely model for this general situation. In terms of the species-specific morphological features which serve to distinguish any two species of an ancestral-descendant lineage, most evolutionary change occurs allopatrically. While linear selection may occur with any one species through time, such change does not necessarily, and usually does not, involve species-specific morphological features in which the two species differ (Eldredge 1971, p. 162)."

Le modèle D postule que le changement morphologique (particulièrement celui qui distingue deux espèces) est nul durant une certaine période. C'est seulement lors de l'isolement géographique qu'a lieu ce changement. Un changement rapide en termes géologiques, mais lent en termes biologiques (à l'inverse du modèle saltationiste). Eldredge va montrer que les données qu'il a pu récolter sur ses fossiles de trilobites soutiennent un tel modèle. Le changement morphologique principal au

sein de la lignée est une variation du nombre de rangées de lentilles (système visuel) et les données fossiles sont suffisamment précises pour exclure une “imperfection” et soutenir plusieurs évènements de migration, avec notamment des changements du nombre de rangées de lentilles dans des zones géographiques restreintes et sur un temps géologiquement court (de l’ordre de la dizaine de millier d’années). Comme Eldredge (2008, p. 113) l’a raconté retrospectivement “It all seemed to fit beautifully with what I had read in Dobzhansky and Mayr about the process of geographic speciation”. L’article d’Eldredge nous renseigne également sur les significations des termes “modèle” et “explication” pour le paléontologue.

Comme l’a montré la philosophie moderne, une bonne explication doit nous permettre, à partir de conditions initiales, de déduire *via* des lois (ou un savoir généralisé) un phénomène donné. C’est la formulation la plus simple du fameux modèle déductif-nomologique de Hempel et Oppenheim (1948) où il faut comprendre le terme “modèle” comme une heuristique permettant d’identifier les propriétés communes des énoncés appelés explications. La littérature philosophique sur le sujet est très vaste, cependant la plupart des modèles explicatifs font référence à trois éléments communs: l’*explanandum* (ce qu’il faut expliquer), l’*explanans* (ce qui explique) et enfin le concept de loi (Bonnay 2011). En ce qui concerne la définition du concept de loi, c’est très simple, c’est ce que la biologie ne possède pas (comparé à la chimie et à la physique). Il existe, en biologie, un certain nombre de théories qui jouissent presque du statut de loi, mais qui ne sont malheureusement pas

généralisables, car en biologie, bien plus qu'ailleurs, c'est toujours l'exception qui confirme la règle. Les modèles basés sur l'utilisation de loi statistiques (Hempel 1965, Salmon 1989) plutôt que causales, peuvent en partie résoudre ce problème, dans la mesure où l'on possède un grand nombre d'observations en biologie (les lois de Mendel en sont un bon exemple). Mais elles restent soumises à de nombreuses exceptions. Une autre théorie potentiellement candidate au statut de loi est la théorie cellulaire, qui postule que tous les être vivants sont faits de cellule, cependant, j'ai toujours trouvé cette théorie tautologique dans la mesure où il est toujours impossible de définir la vie (et qu'elle est bien souvent définie comme ce qui est fait de cellule[26], d'où la tautologie). En fin de compte la définition de la vie la plus opérationnelle à ce jour (à tel point qu'elle est utilisée par la NASA pour déterminer ce qu'elle doit chercher quand il s'agit de "vie" extraterrestre[27]) se base sur la seule et unique théorie pouvant (presque) prendre le statut de loi en biologie: la théorie de la sélection naturelle. Richard Lewontin (1970) nous rappelle qu'en présence de trois conditions, et trois seulement, la sélection naturelle permet évolution (c'est à dire changement):

> "Darwin's scheme embodies three principles (Lewontin 1) :
>
> 1. Different individuals in a population have different morphologies, physiologies, and behaviors (phenotypic variation).

[26] Voir Forterre (2010)

[27] http://www.nasa.gov/vision/universe/starsgalaxies/life's_working_definition.html

2. Different phenotypes have different rates of survival and reproduction in different environments (differential fitness).

3. There is a correlation between parents and offspring in the contribution of each to future generations (fitness is heritable).

These three principles embody the principle of evolution by natural selection. While they hold, a population will undergo evolutionary change (Lewontin 1970, p. 1)."

Il y bien là une théorie très généralisable. Cependant, à mon avis, on ne peut pas dire qu'il s'agit là d'une loi de la biologie dans la mesure où il existe des objets non-vivants obéissant à ces trois propriétés (comme des virus informatiques par exemple), ce qui en fait une loi non exclusive de la biologie (et dans ce cas là, pourquoi ne pas dire que toutes les lois physiques, dont sont également dépendants les systèmes biologiques, sont des lois du domaine de la biologie ?). Le problème est difficile à résoudre dans la mesure où comme je l'ai précisé, la définition la plus opérationnelle de la vie (et donc de la biologie) est basée sur le principe de sélection naturelle (remarquez ici que d'après la NASA, un virus informatique est donc "vivant"). Ce constat nous pousse à nous rapprocher d'une théorie de l'explication peut être plus souple et nécessairement plus compatible avec la biologie. Il a souvent été écrit que les biologistes préfèrent le concept de "mécanisme" plutôt que de loi pour proposer des explications (Woodward 2014, Braillard et Malaterre 2015). Les définitions de ce terme sont d'autant plus large que c'est un terme très utilisé par les biologistes. La philosophie de la biologie, bien qu'il n'y ait pas consensus, considère

les mécanismes en biologie comme une forme d'explication, une explication de pourquoi un phénomène est produit, cela par le biais d'arrangements entre différent éléments qui interagissent de façon causale selon une séquence spatio-temporelle (Théry 2015). Il faut retenir ici que l'explication par les mécanismes est associée à deux points essentiels: la question du comment et le notion de cause. La notion de cause est également un concept dont la littérature est très vaste, et James Woodward (2010) à très justement fait remarquer qu'il est peut être plus intéressant de s'intéresser aux différents types de causalité plutôt que de chercher à en donner une seule et unique définition. Dans tous les cas, la causalité implique une forme d'intéraction entre éléments, mais définir cette interaction comme par exemple un transfert d'énergie, amène à réduire la biologie à une échelle physique (Kistler 2011, Woodward 2014). La causalité et la question du "comment", c'est justement le sujet d'un article très célèbre d'E. Mayr (1961) intitulé *Cause and Effect in Biology* et dont la dichotomie entre deux types d'explications fait presque autorité en biologie.

A bien des égards, l'article de Mayr (1961) est un article fondateur pour la biologie moderne (Peluffo 2015). Il introduit deux grandes dichotomies autour d'un concept général: l'explication par les causes "prochaine"/causes "ultimes", le biologiste "fonctionel"/"evolutioniste" et le concept de "programme génétique". Mayr y définit la causalité selon trois points:

"Causality, no matter how it is defined in terms of logic, is believed to contain three elements: (i) an explanation of past events ("a posteriori causality"); (ii) prediction of future events; and (iii) interpretation of teleological-that is, "goal-directed"-phenomena (Mayr 1961, p. 1501)."

Et décrit deux types de biologie: la biologie fonctionnelle et la biologie évolutive. La biologie fonctionnelle est " vitally concerned with the operation and interaction of structural elements, from molecules up to organs and whole individuals (Mayr 1961, p. 1502)", c'est la biologie des mécanismes. Comme l'explique Mayr, elle est en charge des question de l'ordre du "comment". La biologie évolutive pose la question du "comment" et s'intéresse à l'histoire du vivant, le biologiste de l'évolution est:

"[I]mpressed by the enormous diversity of the organic world. He wants to know the reasons for this diversity as well as the pathway by which it has been achieved. He studies the forces that bring about changes in faunas and floras (as in part documented by paleontology), and he studies the steps by which have evolved the miraculous adaptations so characteristic of every aspect of the organic world (Mayr 1961, p. 1502)."

C'est dans le cadre de cette dichotomie qu'il introduit le concept de "programme génétique", endroit où se trouvent les informations nécessaire au développement de l'organisme. Selon la métaphore, les questions de type "comment" (la biologie fonctionnelle) sont chargées de comprendre comment ce programme est lu par l'organisme en développement, comment il est décodé, utilisé.

La biologie évolutive (avec des questions de type “pourquoi”) doit donc se demander comment le programme a été écrit au cour de l’évolution. Si c’est le hasard (les mutations) qui fournit les mots du programme, c’est la sélection naturelle et l’ensemble des forces évolutives qui éliminent/conservent ces mots pour rédiger le programme (Mayr 1961, Peluffo 2015). Dans ce cadre, Mayr prend l’exemple de la migration des oiseaux et distingue quatre types de causes au phénomène de migration: cause écologique (la pénurie de ressources pousse l’oiseau à chercher ailleurs), cause génétique (le programme génétique de l’oiseau répond aux stimulus externes et induit une réponse appropriée à la cause écologique, cette réponse du programme a été écrite par l’histoire évolutive), cause physiologique intrinsèque (le changement des rythmes nycthéméraux entraine l’oiseau à migrer vers le sud), et cause physiologique externe (l’oiseau migre un jour en particulier car les conditions météo induisent un changement des paramètres physiques de l’environnement qui agissent comme un signal). Il faut, selon Mayr, classer ces causes dans deux catégories: les causes prochaines et le causes ultimes. Les causes prochaines sont l’explication à la question “comment ?”. Comment l’oiseaux migre ? Quelles sont les réactions physiologiques qui entrainent la migration. Les causes ultimes sont l’explication à la question “pourquoi ?”. Pourquoi cette espèce migre alors que d'autres ne migrent jamais ? Il s’agit là de comprendre ce qui a amené à écrire le programme génétique de façon a comporter des instructions pour la migration (en l’occurence le fait que l’oiseau évolue dans un milieu dont l’abondance en nourriture

varie). Les causes prochaines sont des causes immédiates, elles font effet sur une génération. Les causes ultimes sont des causes sur le long terme, elles font effet sur plusieurs générations (Mayr 1961, Peluffo 2015). Cette dichotomie va rester très célèbre et continue d'être très utilisée en biologie lorsqu'il s'agit d'évoquer une explication par les causes. Si on laisse de côté l'explication statistique (qui ne concerne pas le débat abordé dans ce mémoire), on comprend mieux ici ce que le biologiste entend par "explication", il s'agit d'attribuer des causes à un phénomène. Cette attribution ce fait en établissant un mécanisme, ensemble de conditions et d'éléments dont l'action et les interactions peuvent engendrer le phénomène étudié. On comprend ici que tout l'enjeux devient d'identifier la temporalité des causes en question: court ou long terme ? Comment ou pourquoi ?

Le texte d'Eldredge (1971) est très clair sur ce qu'il s'agit d'expliquer et par quel type d'explication:

> "Though nearly continuous sequences of evolving lineages are known from the fossil record, discontinuity is by far the more common state of affairs. Causes of this discontinuity have been exhaustively discussed in recent years […] Figure 2 illustrates the four basic models which may be invoked to explain sequential occurrences of non-integrating ancestral-descendant species (Eldredge 1971, p. 159)."

L'*explanandum* est la "discontinuité" morphologique dans la strate fossile et l'explication requiert de faire appel à des "causes", des causes dont les effets sont

représentés sous la forme de modèles. On a donc affaire à une parfaite explication par des causes faisant appel à des mécanismes (et non une explication statistique). Il faut simplement comprendre que l'utilisation du terme mécanisme, s'il est philosophiquement correct, ne correspond pas à l'usage actuellement répandu du terme, qui signifie une explication d'ordre moléculaire (Tabery, Piotrowska et Darden 2016). Evelyn Fox Keller (2002) a proposé de s'intéresser à l'explication en biologie par la façon dont elle est utilisée plutôt que par sa définition formelle. Cette "approche empirique de l'explication" consiste à comprendre en quoi le contenu de ce qui est appelé "explication" est utile aux scientifiques. A quoi sert l'explication ? Dans le cas du modèle de Eldredge, l'utilité est fondamentale puisqu'elle laisse entrevoir la possibilité d'expliquer ce que Darwin avait appelé "l'imperfection du registre fossile". Ainsi, les longues stases suivies de changements discontinus ne sont plus expliquées par un défaut, mais par un processus évolutif qui a lieu sur plusieurs générations et qui par conséquent est au sens de Mayr une explication par des causes ultimes (si l'on considère que l'entité dont on compte les générations est l'organisme). L'analyse de l'article d'Eldredge, souvent négligé, montre l'existence d'un modèle déjà élaboré pour expliquer l'incomplétude des données fossiles. Même s'il n'utilise pas le terme "d'équilibres ponctués", les ingrédients essentiels de la théorie sont déjà là. Il ne manque donc plus que le nom de Stephen Jay Gould (qui figure déjà dans les remerciements de l'article d'Eldredge).

5. 1972: *Punctuated Equilibria*

Je viens de le montrer, c'est Niles Eldredge qui eut l'idée d'appliquer le modèle de spéciation allopatrique de Mayr aux données fossiles pour expliquer les discontinuités dans les strates. Comme je l'ai d'abord précisé, le phénomène qui dérangeait Darwin était un problème en deux étapes. Il y avait dans les strates de longues stases suivies de discontinuités, c'est-à-dire deux phénomènes à expliquer. Outre le fait (implicite) que les évènements d'isolement géographique nécessaire à la spéciation allopatrique sont probablement rares, il n'y a chez Eldredge (1971) aucune explication (détaillée) pour les stases. Dans son origine, la théorie des équilibres ponctués est avant tout une théorie sur les changements rapides plutôt que sur les équilibres. Il est tout de même notable que la TEP prend sa source première dans l'observation, obéissant ainsi au modèle le plus classique de la science empirique. Sur le plan structural, ce qui va amener le modèle "D" d'Eldredge à devenir la théorie des équilibres ponctués est avant tout une véritable cargaison épistémologique accompagnée d'un goût prononcé pour les figures de style. Cette matière nouvelle, c'est Stephen Jay Gould qui va l'incorporer au modeste modèle du jeune Eldredge. Cependant, comme souvent avec Gould, ce sont les circonstances qui vont l'amener à conjecturer. D'une certaine façon, la TEP est avant tout le résultat des hasards du calendrier. C'est le 9 mars 1970 que Tom Schopf écrit à Gould en tant qu'organisateur du symposium de la société Paléontologique (américaine). Au sein du symposium intitulé "Models in Paleontology", Schopf invite son collègue à préparer une

intervention sur les modèles de la spéciation (voir Schopf 1981 pour l'histoire détaillée). Gould est flatté, mais préfèrerait intervenir sur le thème de la morphologie ou celui de la phylogénie. Malheureusement (et c'est là qu'intervient la conjoncture de planning), les spécialistes de ces sujets (David Raup et Michael Ghiselin) ont déjà été contactés et son programmés pour intervenir. Ne souhaitant pas rater une opportunité de parler théorie, Gould comprend qu'il lui faudra l'aide de quelqu'un qui connaît bien le sujet, notamment dans ses développements les plus récents. La situation tombait à pic, Gould venait juste de relire le manuscrit de Niles Eldredge (1971) sur l'application du modèle de Mayr aux données fossiles (Gould 1989).

Depuis sa première publication, "Is Uniformitarism Necessary ?", Gould (1965) était engagé dans une guerre contre l'uniformitarisme, l'idée d'une évolution à taux constant, lente et graduelle. Avec son travail de thèse, "the only new thing out there" d'après Gould (2002, p. 775), Eldredge venait de lui fournir les données pour partir en croisade. Comme souvent dans les duos "Gould-quelqu'un d'autre", c'est lui qui rédigea l'essentiel de l'intervention, puis de l'article (Gould 2002). Eldredge, de toute façon, était déjà bien content (et trop impressionné) pour prendre le dessus sur son cadet (Eldredge 2013).

"Punctuated Equilibria: an Alternative to Phyletic Gradualism" est publié en 1972, c'est le cinquième chapitre d'un ouvrage collectif intitulé "Models in Paleontology". En presque 45 ans, l'article de 34 pages a été cité dans la littérature scientifique plus de 4500 fois. Dans son livre *Dawkins vs. Gould*, le philosophe de la

biologie Kim Sterelny (2007, p. 101), pourtant connu pour ses prises de positions anti-gouldiennes, déclarait "Punctuated equilibrium is, then, an important idea". Un bel euphémisme. S'il fallait résumer la thèse de cet article en une phrase, c'est sans aucun doute l'aphorisme Gouldien "stasis is data" (Gould 1989, p. 131) qui l'incarnerait le mieux. L'essence de l'argument du papier est présenté dans une "déclaration" ("a statement" en anglais) en quatre points. Le premier déplore l'influence de la théorie sur l'observation des faits (en général). Le deuxième point concerne le cas spécial de la paléontologie, où trop longtemps, les données fossiles ont été interprétés selon l'idée de "phyletic gradualism" (comme nous l'avons vu dans la section précédente avec l'article d'Eldredge) faisant des "breaks" dans le registre fossile des "imperfections". C'est le troisième point qui suggère de remplacer cette explication classique par un modèle basé sur la théorie de la spéciation allopatrique. Les "breaks" deviennent alors une réalité plutôt qu'une irrégularité. On en déduit alors que l'histoire de la vie est mieux représentée comme un "punctuated equilibria", un équilibre rarement ponctué d'évènements de spéciation rapides; c'est le quatrième et dernier point. Gould (puisque c'est lui qui a rédigé l'essentiel de l'article) va précéder son explication par une introduction de philosophie des sciences (comme il aime bien les faire, c'est-à-dire dans un style que certains appèleraient aujourd'hui du "name dropping") où sont cités Newton, Mach, Koyré, Feyerabend, Hegel, Bacon, D'Arcy Thompson et bien entendu, Darwin afin d'affirmer en essence que les observations et descriptions sont toujours faites à la lumière d'une théorie et qu'il n'existe donc pas

de fait objectif. Au milieu de cette dissertation de philosophie, il rappelle au lecteur (dans une note de bas de page) qu'il ne s'encombrera pas des définitions formelles de "modèle", "paradigme" et "théorie" (Eldredge et Gould 1972, p. 86). Il préfère le terme d'image ("picture") pour signifier d'autres façons de voir le monde. Il est intéressant que celui qui vient de consacrer trois pages à fonder dans les textes (philosophiques) son opinion selon laquelle l'observation ne donne pas accès au réel, prenne la liberté de se débarrasser des termes "modèle", "paradigme" et "théorie". Le geste témoigne de la façon dont les essais de Gould doivent être lus presque comme des oeuvres de rhétorique plutôt que des traités de précision. Ce geste doit nous rappeler, que les termes tel que "modèle" (et potentiellement "explication") ne doivent pas forcément être lus dans leur sens le plus littéral.

Comme Eldredge et Gould (1972) le rappellent, il y a essentiellement deux façon d'obtenir de nouvelles espèces: par transformation graduelle d'une espèce en un autre ou par séparation de lignage (une branche en donne deux, c'est la cladogenese). Seul ce deuxième processus peut augmenter le nombre total d'espèces (le premier procédé ne fait que les remplacer). Chez Darwin (c'est la thèse de Gould qui s'appui sur Mayr 1959), la cladogenese est en fait un sous-modèle du gradualisme phylétique où la séparation des deux branches se fait pas une divergence lente et graduelle. Comme je l'ai répété plusieurs fois, la TEP ne va pas nier la possibilité que l'évolution se fasse ainsi, il s'agit plutôt de refuser que ce modèle-là (néanmoins plausible dans d'autres circonstances) explique la

configuration discontinue du registre fossile. Avec Darwin (et la synthèse moderne), l'explication se fait en deux étapes: 1) L'évolution par sélection naturelle est un processus lent et graduel, 2) mais le registre fossile est incomplet. Avec Eldredge et Gould, la parcimonie l'emporte, puisque l'explication peut maintenant se faire en une seule étape: 1) l'évolution par sélection naturelle (dans la plupart des cas) est un processus le plus souvent à l'équilibre et parfois ponctué de changements rapides. Et la façon dont cela marche est rendue très claire par le texte:

"The concept of allopatric speciation is that new species can arise only when a small population becomes isolated at the margin of the geographic range of its parent species. Such local populations are termed peripheral isolates. A peripheral isolate develops into a new species if isolating mechanism evolve that will prevent the re-initiation of gene flow if the new form re-encounters its ancestors at some future time. As a consequence of the allopatric theory, new fossil species do not originate in the place where their ancestor lived. It is extremely improbable that we shall be able to trace gradual splitting of a lineage merely by following a certain species up through a local rock column […] since selection always maintains an equilibrium between populations and their local environment, the morphological features that distinguish the descendant species from its ancestor are present close after, if not actually prior to, the onset of genetic isolation. These differences are often accentuated if the two species become sympatric at a late date (character displacement - Brown and Wilson, 1956). In any even, most morphological divergence of a descendant species occurs very early in its differentiation, when the population is small and still adjusting more precisely to local conditions. After it is fully established, a descendant species is as unlikely to show gradual, progressive change as is the parental species. Thus, in the fossil record, we should not expect to find gradual divergence between two species in an ancestral-descendant relationship. Most evolutionary

changes in morphology occur in a short period of time relative to the total duration of species (Eldredge et Gould 1972, pp. 94-95)."

Le modèle (ou l'image comme préfère le dire Gould) est donc clair. 1) Une population est généralement en équilibre adaptatif avec son environnement, l'environnement étant plutôt stable sur un temps assez long, l'essentiel de la sélection est stabilisante pour les caractères et produit une "stase" morphologique (pas seulement, mais c'est le seul aspect sur lequel nous renseignent directement les fossiles). 2) une petite population s'isole (par isolement géographique, qu'il s'agisse de migration, changement de la topologie du terrain ou tout autre facteur d'isolement) de la population principale, le changement géographique étant généralement suivi d'un changement écologique, la nouvelle population s'adapte à des conditions différentes et évolue vers de nouveaux états de caractère. Ce n'est pas totalement explicité, mais il faut lire entre les lignes pour comprendre que les auteurs infèrent un changement génétique plus rapide pour les gènes liés à l'adaptation aux nouvelle conditions que pour les gènes liés à l'isolement reproducteur. La raison étant que l'isolement est essentiellement le fruit de la dérive (il n'y a pas de pression de sélection pour s'isoler reproductivement lorsque l'on est en allopatrie, il s'agit plutôt de l'inverse, la sélection sur l'adéquation des caractères liés à la reproduction entre la population mère et la population périphérique est relâchée) alors que le changement morphologique est lui le fruit de l'adaptation par sélection naturelle. Ce changement morphologique sera d'autant plus accentué si la population

périphérique est à nouveau en contact avec la population mère, le déplacement de caractère (augmentation de la divergence entre les deux populations) étant favorisé car il diminue la compétition entre les deux populations qui ne peuvent plus se reproduire entre elles et qui par conséquent forment deux nouvelles espèces. Deux nouvelles espèces qui une fois établies, se retrouvent à nouveau en situation d'équilibre adaptatif avec l'environnement et dont la morphologie sera plus où moins stable jusqu'à un nouvel épisode de spéciation. La conséquence de ce mode d'évolution sur le registre fossile c'est qu'en un lieu donné, dans une strate, le changement morphologique doit apparaitre comme oscillant autour de valeurs moyennes ("oscillation in mean values", Gould et Eldredge 1972 p. 95). Les espèces les plus proches qui sont trouvées dans la strate devraient apparaitre soudainement ("suddenly", p.95) et ne montrer aucune "integradation" (p. 95), c'est-à-dire aucune continuité, dans les caractères morphologiques propres à chacune des deux (nouvelles) espèces. En fait, comme le souligne l'article, la discontinuité devrait être d'autant plus accentuée que l'essentiel du changement se fait par déplacement de caractère au moment où les deux espèces sont à nouveau en contact. Par conséquent, si l'on accepte l'hypothèse d'Eldredge et Gould, la plupart des discontinuités ("breaks", p. 96) sont réels. Ce ne sont pas des imperfections, des anomalies. Le philosophe peut maintenant se poser la question suivante, à quoi a t-on affaire ? Dans son article, Eldredge (1971) avait clairement parlé de "modèle". Ici, Gould nous a prévenu qu'il préfère parler "d'image", d'une autre façon de voir le monde (en

l'occurence, une autre façon de voir le registre fossile). Pour autant, il n'élude pas la question, puisqu'avant de proposer l'alternative au gradualisme phylétique il précise:

> "First, we must emphasize that mechanisms of speciation can be studied directly only with experimental and field techniques applied to living organisms. No theory of evolutionary mechanisms can be generated directly from paleontological data. Instead, theories developed by students of the modern biota generate predictions about the course of evolution in time. With these predictions, the paleontologist can approach the fossil record and ask the following questions: are observed patterns of geographic and stratigraphic distribution, and apparent rates and directions of morphological change, consistent with the consequences of a particular theory of speciation ? (Eldredge et Gould 1972, p. 93)."

On comprend donc que la TEP n'est pas à proprement parlé, un mécanisme. C'est plutôt le modèle de spéciation allopatrique (SP) de Mayr qui constitue le mécanisme, un mécanisme qui permet de prédire ce que l'on s'attend à observer dans le registre fossile (RF). On a donc l'équation logique suivante SP -> RF où la flèche de gauche à droite signifie la prédiction. Ayant la spéciation allopatrique on peut prédire l'état (discontinu) du registre fossile. En philosophie des sciences, on considère généralement, selon la thèse de l'identité structurelle (Hempel et Oppenheim 1948, Oppenheim 1965, Bonnay 2011), que la prédiction et l'explication sont deux concepts presque identiques, à la différence que l'un est le cheminement inverse de l'autre. Dans notre cas, si l'on inverse l'équation logique SP -> RF en SP <-RF ce qui signifie

que l'on part du constat de l'état du registre fossile et qu'on rattache cette observation à la théorie de la spéciation allopatrique, selon la thèse de l'identité structurelle et selon les mots de Gould qui parle de "prédiction" on alors affaire à une explication. La théorie de la spéciation allopatrique de Mayr explique le caractère discontinu du registre fossile. Mayr (1954, 1963) n'avait pas anticipé cette possibilité, par conséquent l'explication ici présentée est tout à fait originale. Cependant, si tout repose sur le modèle de spéciation allopatrique, on est en droit de se demander ce qu'apporte cet article par rapport à celui d'Eldredge (1971), pire encore, par rapport à Mayr. La théorie des équilibres ponctués consiste t-elle en la simple affirmation que Mayr avait raison ? Si l'on considère une théorie comme un système intellectuel fait d'hypothèses réfutables permettant de comprendre, de prédire et d'expliquer (Nadeau 1999), la théorie de Mayr ne suffit-elle pas à faire juste cela ? En 1972, la TEP est à un stade plutôt embryonnaire. D'ailleurs, rappelez-vous, le texte parle d'image ("picture") mais ne mentionne pas de "théorie des équilibres ponctués". Cependant, on peut d'ores et déjà affirmer que cette "image" s'accompagne d'un véritable paquet théorique. Tout d'abord, c'est une chose de proposer que la spéciation peut se faire par voie allopatrique et cela en est une autre que de dire que derrière la plupart des discontinuités dans les couches fossiles se cache un évènement de spéciation par isolement géographique. Comme Gould (2002) le dira plus tard, il y a la une véritable affirmation, un argument de fréquence ("an argument from frequency"). Il s'agit de faire l'hypothèse (qui reste à réfuter) que la plupart des imperfections dans le registre

fossile sont en réalité des évènements de spéciation allopatrique, suivi d'un retour par migration. Si cela est vrai, en découlent un certain nombre d'implications pour notre compréhension des espèces et de leur évolution. Comme le fait remarquer le texte, si l'espèce passe l'essentiel de son temps dans un état de stase, d'homéostasie, ("homeostasis", p. 114), d'équilibre, pourquoi ne pas la considérer comme un système auto-régulé, une entité en soi dont la norme est la stabilité, comme c'est le cas pour les organismes. En ce qui concerne la philosophie des sciences, ce n'est probablement pas une coïncidence, si six ans plus tard un certain David Hull (1978) proposera que les espèces, comme les organismes, sont des individus du fait de leur nature spatiotemporelle continue. Avec Eldredge (1971) toute l'attention avait été tournée vers le changement rapide, la "ponctuation" au moyen de la spéciation allopatrique. Avec ce texte de 1972, la conclusion se tourne vers l'autre élément du phénomène: l'équilibre et ses implications mais sans pour autant fournir un schéma détaillé du mécanisme sous-jacent.

Au demeurant simple comme théorie, la TEP va avoir de très nombreuses implications, notamment celle que l'évolution au niveau macroévolutif (au niveau de l'espèce et au delà) n'est pas la simple résultante de l'évolution au microévolutif (à l'échelle des gènes et des organismes). Ces extrapolations, tout comme la théorie elle-même seront souvent accueillis comme "non-darwiniennes", principalement parce que les équilibres ponctués seront vus comme un modèle aux mécanismes saltationnistes (Dawkins 1986, Maynard-Smith 1995, Sterelny 2007). Des accusations

étonnantes si l'on considère que la TEP repose sur le modèle de spéciation allopatrique comme mécanisme principal et que ce modèle a été proposé par Mayr, l'un des acteurs de la synthèse moderne. Pour partie, le débat va donc s'orienter sur les mécanismes sous-jacent aux équilibres ponctués: sont-ils de nature darwinienne ? La synthèse néodarwinienne s'était faite grâce à l'incorporation de la génétique (jusqu'en paléontologie comme nous l'avons vu), Eldredge et Gould n'étaient-ils pas en train de rejeter ce paradigme ? Entre 1972 et 2014, les deux paléontologues vont élaborer leur théorie, clarifier leur positions et l'évolution globale que connaîtra la théorie se reflètera dans cette question cruciale des mécanismes. En 1972, la situation était la suivante: la TEP expliquait les discontinuités, le modèle allopatrique expliquait la TEP. Deux questions demeuraient: 1) pouvait-on proposer un modèle encore plus détaillé sur la nature des changements rapides suggérés par le modèle allopatrique, modèle qui pourrait également expliquer les longues stases ? 2) le modèle de Mayr était-il la seule explication ?

6. La théorie des équilibres ponctués: quels mécanismes ?

"Saltationnistes", c'est l'accusation principale que Gould et Eldredge vont rejeter en bloc et cela dès leur deuxième article d'importance sur la TEP (Gould et Eldredge 1977). Et ils vont insister sur un point fondamental, leur conception du temps est très différente de la conception des généticiens (et des biologistes en général). Le modèle, il est vrai, n'est pas purement gradualiste, car les taux changent, mais il ne s'agit absolument de sauts en sens saltationniste (c'est à dire en une génération comme je l'ai précisé plus haut):

> "Most evolutionary change, we argued, is concentrated in rapid (often geologically instantaneous) events of speciation in small, peripherally isolated populations (the theory of allopatric speciation) […] The norm for a species during the heyday of its existence as a large population is morphological stasis, minor non-directional fluctuation in form, or minor directional change bearing no relationship to pathways of alteration in subsequent daughter species (Gould et Eldredge 1977, pp. 116-117)"

En ce qui concerne le changement rapide, l'instantané est à comprendre dans un sens "géologique". Pour la question des stases, il y là aussi une nuance. Il ne s'agit pas de dire que les espèces ne changent pas, mais que le changement morphologique ne se fait pas dans une direction particulière sur le long terme, il y a, comme cela avait déjà été dit en 1972, une fluctuation autour de la moyenne. De plus, pour Gould et Eldredge, les équilibres ponctués sont la norme, mais cela ne signifie pas qu'il ne

peut pas y avoir des cas de gradualisme phylétique. En d'autres termes, le modèle n'est donc pas saltationniste (et fait donc appel à des mécanismes tout à fait darwiniens) et il ne rejette pas le gradualisme phylétique comme processus pouvant exister, il affirme seulement qu'un tel processus est minoritaire, en témoigne la distribution discontinue des fossiles dans les strates. Cet article de 1977, dans une tentative de montrer qu'il est compatible avec la génétique des population, va également explorer quelques pistes génétiques pouvant expliquer les phénomènes de changements rapides suivi de longues stases. L'explication est toujours basée sur la théorie allopatrique de Mayr (1954, 1963) et sur le phénomène qu'il a appelé "révolutions génétiques". L'idée étant que lors des évènements de spéciation allopatrique, la petite taille des populations peut engendrer un phénomène de dérive qui va fixer à l'état homozygote un certain nombre de locus. Cet état homozygote va modifier l'équilibre épistatique, c'est à dire la nature des interactions entre gènes, ce qui va provoquer une vague de sélection et un changement rapide du génome (Gould et Eldredge 1977, Mayr 1963, Gayon 2005). Ici la sélection naturelle intervient à la suite d'un changement à l'intérieur de l'organisme (dans le génome) induit par la dérive et non à la suite d'un changement de l'environnement externe (facteur qui néanmoins va faire intervenir d'autres pressions de sélection qui accélèreront d'autant plus le changement morphologique). Gould et Eldredge font également appel à des travaux récents sur la régulation des gènes pour soutenir l'idée qu'un

changement génétique graduel peut induire des changements morphologiques importants:

> "We applaud the burgeoning emphasis on change in regulatory genes as the stuff of morphological evolution […] Regulatory changes in the timing of complex ontogenetic programs seem far more promising and potentially rapid, in conformity with our punctuational predilections […] We are pleased that some recent molecular evidence, based on regulatory rather than structural gene changes, supports our model (Gould et Eldredge 1977, p. 138)."

Bien que les deux paléontologues restent prudent sur le statut hypothétique de leurs explications, on ne peut pas leur reprocher de ne pas chercher à expliquer, selon les termes de la génétique évolutive, leur modèle. Une conjonction de processus agirait pour expliquer les changements rapides/stases: la spéciation allopatrique se fait *via* des petites populations périphériques. Ce type de spéciation va induire un phénomène de dérive qui lui même va induire des "révolutions génétiques". Enfin, si l'altération de l'équilibre du génome modifie plusieurs gènes régulateurs, la morphologie peut s'en trouver profondément modifiée. A la lumière d'une telle explication, Mayr fera remarquer plus tard que:

> "[P]unctuated equilibria, which at first sight, seem to support saltationism and discontinuity, are in fact strictly populational phenomena, and therefore gradual (Mayr 1963). They are in no respect whatsoever in conflict with the conclusions of the evolutionary synthesis (Mayr 2001, p. 298)."

Peu avant sa mort inéluctable[28], Gould va rédiger un très long testament scientifique dans lequel il y fera une synthèse complète de son travail et de ses positions philosophiques. *The Structure of Evolutionary Theory* (Gould 2002), un livre de plus de 1500 pages, traite largement de la question des équilibres ponctués. Bien que les positions de Gould dans cet ouvrage soient les plus apaisées et consensuelles de sa carrière (Sepkoski 2012), elles sont les plus récentes et donc les plus susceptibles d'être connectées à la science d'aujourd'hui. De plus, elles intègrent nécessairement toutes les précédentes de par leur positionnement chronologique. Concernant la question des mécanismes, c'est-à-dire de la façon dont se fait l'évolution dans le modèle de la TEP, Gould va conclure que ça n'est en fin de compte pas un sujet primordial:

"The major and persisting misunderstanding of punctuated equilibrium [...] involves the fake assumption that if we are really saying something radical, we must be staking a claim for a novel mechanism of speciation, or for a different (read non-Darwinian) style of genetic change […] We took Mayr's allopatric theory (as expressed in his classic treatise of 1963, deemed "magisterial" by Huxley), and tried to elucidate its implied expression when scaled into geological time […] Mayr's version of allopatry fit the paleontological pattern of punctuation and stasis particularly well […] Eldredge and I have often been asked what we think of sympatric speciation, or of various models, like polyploidy, for rapid Origin even in human time. We do not mean to be evasive or obscure in our assertions of agnosticism. [...] But this important issue does not strongly impact punctuated equilibrium, and surely

[28] D'un cancer du pancréas

cannot be resolved by paleontological data. Punctuated equilibrium simply requires that any asserted mechanism of speciation, whatever its mode or style, be sufficiently rapid and localized to appear as punctuation when scaled into geological time [...] Therefore, punctuated equilibrium can only "gain strength' if these alternative mechanisms become validated at meaningful relative frequencies. (The faster, the better, one migh say). But Punctuated Equilibrium does not require this boost" (Gould 2002, pp. 779-780)".

Gould est très clair, la TEP n'a pas besoin de faire d'hypothèses sur les mécanismes. Tout d'abord, la TEP n'ambitionne pas de construire un système explicatif total à tous les niveaux hiérarchiques de la biologie, comme il le dit ici, et comme il l'a dit avec Eldredge en 1977, la TEP n'est pas révolutionnaire en elle même (Gould ne dira pas la même chose des implications de la TEP, notamment en ce qui concerne la macroévolution et le statut d'individus donné aux espèces) et n'ambitionne donc pas de proposer de nouveaux mécanismes de spéciation. Sur la base de cette déclaration, on comprend que le précédent Gould (celui de 1972 et de 1977) avait surtout insisté sur les modèles de spéciation et la génétique pour montrer que ce qu'il proposait était tout à fait compatible avec la synthèse moderne. Comme je l'ai montré, les équilibres ponctués ont la structure d'une explication. Une explication de la discontinuité dans les strates fossiles, mais l'explication est très simple, il s'agit de dire que cette discontinuité n'est pas une imperfection, elle n'est pas un défaut d'inventaire, elle est un phénomène bien réel qui résulte d'évènements de spéciation. La stase et les changements rapides existent en tant que tels: c'est la

structure primaire de la TEP et c'est en ce sens qu'elle n'est pas "révolutionnaire" ou "radicale":

> "The theory presents no radical proposal in the domain of microevolutionary mechanics-in particular (and as often misunderstood), the theory advances no defenses for saltational models of speciation, and no claims for novel genetic processes (Gould 2002, p. 781)"

Dans le même ouvrage, Gould prendra tout de même la peine de clarifier cette question des mécanismes. Il ne peut passer à côté de l'occasion de conjecturer et il est tout de même conscient que bien que des mécanismes ne soient pas nécessaire à la théorie, il la rendront d'autant plus complète, élaborée et empiriquement analysable (Gould 2002). Ces mécanismes, Gould leur donne le nom de raisons primaires et causes de la stase ("primary reasons", "causes of stasis", Gould 2002, p. 877) . Il propose six raisons primaires, toutes pouvant fonctionner ensemble et n'étant pas mutuellement exclusives, une précision importante car elle signifie que chacun de ces mécanisme ne doit pas être capable d'expliquer à lui seul la stase et le changement rapide. Il commence par la sélection stabilisatrice ("stabilizing selection", Gould 2002, p. 878) qui expliquerait bien les stases. Dans ce scénario, l'environnement des espèces étant très stable, elles sont elles aussi très stables et n'évoluent pas vers d'autres états de caractères. L'hypothèse est séduisante, mais comme Gould le fait remarquer, elle est contredite par les longues stases observées lors des grands changements climatiques (tel que les périodes glaciaires). Ce type de sélection pourrait jouer un

rôle, mais pas le rôle principal. Il passe ensuite à une deuxième explication, la plasticité du développement. La plasticité est une propriété de la plupart des organismes qui à partir d'un même génotype peuvent produire différents phénotypes (notamment au cour de leur développement) pour s'accommoder aux conditions environnementales (West-Eberhard 2003, Piersma et Drent 2003). Ce scénario peut paraître contre-intuitif. La plasticité étant un changement, il est difficile de comprendre comment elle peut expliquer les stases. Cependant l'effet n'est que temporaire et n'altère pas la composition génétique de la lignée. Comme le fait remarquer Gould, c'est une adaptation (au sens physiologique) qui limite un autre type d'adaptation (au sens Darwinien). Sans altérer sa composition génétique, l'espèce est malléable, ses caractères peuvent s'ajuster afin de traverser les changements environnementaux temporaires. Cette explication est à rapprocher de la thèse de Gould que les espèces sont des entités similaires aux organismes. Le mécanisme de plasticité intervenant un peu comme la régulation du milieu intérieur chez l'organisme. Le troisième mécanisme est évoqué mais immédiatement rejeté, c'est celui selon lequel les contraintes (définie l'absence de variation génétique pour un changement particulier, Gould 2002, p. 879, à partir de Maynard-Smith *et al.* 1985) limiteraient la possibilité de changer et laisserait donc l'espèce dans une stase. En bon darwinien, il rejette ce modèle car il est très largement incompatible avec la génétique des populations qui a montré que la plupart des espèces renferment un certain niveau de variation génétique. Le quatrième mécanisme va montrer que la plasticité

phénotypique (dans sa définition plus étendue afin d'inclure le comportement) est une piste intéressante. Le modèle allopatrique avait suggéré que les évènements de migration sont essentiels pour entraîner un évènement de spéciation rapide. Avec ce quatrième modèle, la stase est également expliquée par un déplacement (il faut alors considérer la position géographique de l'organisme comme un phénotype plastique). Les deux dernières explications sont basées sur l'hypothèse des espèces comme individus et attribuent aux forces macroévolutive la possibilité d'expliquer les stases et changements. L'espèce, tout comme l'organisme, est soumise à des pressions de sélection d'un niveau hiérarchique plus élevé. En un sens, ces explications sont presque tautologiques puisque la macroévolution expliquerait les équilibres ponctués, mais elle ne serait possible qu'à condition d'admettre l'existence des stases et donc des équilibres ponctués. Gould consacrera beaucoup de temps à élaborer ses positions sur la macroévolution sans jamais vraiment résoudre ce problème (Gould 2002). Si l'on souhaite donc rester dans le cadre de la synthèse moderne, où l'évolution est avant tout un changement de fréquence génétique (Mayr 2001), il faut donc se contenter des quatre premières conjectures ici proposées. Le texte de Gould (2002) étant le dernier qu'il ait publié, il n'y a pas d'autres textes dans lesquels aller chercher des explications plus approfondies et comme nous l'avons vu, cela n'était pas la priorité de Gould. Eldredge écrira de nombreux articles sur le sujet, sa position sur les mécanismes sous-jacents à la TEP n'évoluera pas beaucoup de sa position originelle de 1971. Liberman et Eldredge 2014 suggèrent toujours la spéciation

allopatrique comme le modèle expliquant le changement rapide, bien qu'ils rappellent que l'allopatrie peut se faire de différentes manières (sans les énoncer) et au cours de cet évènement, des processus adaptatifs et non-adaptatifs peuvent intervenir. A ce stade, s'il fallait résumer la situation, on pourrait dire que la théories des équilibres ponctués n'est toujours pas fondée, ou du moins complétée par la génétique. Pour Gould, qui préférait d'autres facettes de la biologie (Prindle 2009, Gould 2002), la question était presque dépourvue d'intérêt. Après tout, la génétique et la microévolution en général n'étaient pas son domaine. Il s'était pourtant aventuré sur ce terrain dans les premiers écrits sur la TEP (Eldredge et Gould 1972, Gould et Eldredge 1977, Gould 1980). Ses derniers écrits (Gould 2002) suggèrent qu'il l'avait fait avant tout pour montrer que ses propos n'étaient pas incompatibles avec la synthèse moderne. Bien avant lui, Simpson (1944) avait rapproché la paléobiologie de la génétique évolutive, il n'était pas question pour Gould de revenir en arrière. Cependant pour tout Darwinien aujourd'hui, la question demeure: comment précisément fonctionne ce couple longues stases/changements rapides ? Si cette question, comme nous venons de le voir, ne semble pas être nécessaire pour permettre à la TEP d'exister, elle demeure essentielle pour deux raisons. La première, c'est Gould lui même qui l'avait donné dans l'article co-écrit avec Eldredge en 1972 en écrivant que seules les techniques expérimentales et de terrain appliquées aux organismes vivants (par opposition aux fossiles) permettaient d'étudier les mécanismes de la spéciation (Eldredge et Gould 1972, p. 93). Pour comprendre les

causes primaires (selon la terminologie gouldienne) il n'y a donc d'autre moyen que d'étudier les organismes actuels par l'expérience et l'observation de terrain. Les conditions de possibilité "primaires" de la TEP sont donc à trouver dans l'étude des organismes: leur génétique, leur physiologie, leur développement. Et pour faire ce genre d'étude encore faut-il avoir un schéma en tête. Autrement dit, les causes primaires, le moteur des équilibres ponctués (qu'il soit à l'arrêt prolongé ou en cadence rapide) est à trouver dans l'étude des mécanismes qui une fois conjecturés (et potentiellement confirmés) pourront permettre de faire de nouvelles propositions et prédictions concernant la TEP. La deuxième raison pour laquelle il faut absolument comprendre les mécanismes de la TEP c'est également Gould qui l'a donné (indirectement). En insistant d'abord sur ce point lors de ses premiers écrits, il a démontré l'importance de ne pas se retrancher hors de la synthèse moderne. Ce que lui et Eldredge proposaient était avant tout une autre façon d'expliquer le problème qu'avait rencontré Darwin, mais il n'était pas question de rompre avec l'héritage de celui-ci. Mayr, incontestablement l'un des artisans de la synthèse moderne, avait proposé un mécanisme de spéciation. Eldredge et Gould en reprenant ce mécanisme s'estimaient parfaitement compatibles avec le néodarwinisme. C'est d'ailleurs la position qu'a conservé Eldredge tout au long de sa carrière, son dernier texte (co-écrit avec Lieberman en 2014) montre qu'il n'a pas tellement changé d'avis. Pourtant, il suffit de jeter un coup d'oeil à la littérature scientifique moderne en biologie de l'évolution pour constater que 1) personne n'étudie les mécanismes de spéciation en

lien avec la TEP et 2) elle n'est pas réellement jugée comme compatible avec le néodarwinisme. Sans faire d'analyse détaillée, il suffit d'interroger un collègue pour s'entendre dire à l'égard des équilibres ponctués: "c'est une théorie saltationniste non ?". S'il est vrai qu'un certain type de biologie évolutive, préoccupée par la macroévolution, n'a pas renoncé aux équilibres ponctués (Lierberman et Eldredge 2014, Venditi et Pagel 2014), on est forcé de constater que la génétique évolutive a complètement oublié le sujet. La question philosophique (aux intérêts franchement scientifiques) est donc la suivante: peut-on compléter les explications (causes primaires) de l'explication (la TEP) ? Autrement dit, est-il possible de reprendre là où Gould nous avait laissé en 2002 et d'envisager en détails quels mécanismes pourraient expliquer les équilibres ponctués ? En 1972, les auteurs de la TEP affirmaient que les mécanismes permettent de faire des prédictions que les paléontologues peuvent tester. Aujourd'hui, est-il possible de faire renaître cette théorie en montrant que des mécanismes tout à fait néodarwiniens (non envisagés jusqu'à présent) sont tout à fait compatibles avec la TEP ? Comme souvent avec Gould, son intuition avait peut être déjà envisagé une solution à ce problème en évoquant le phénomène de plasticité phénotypique.

7. Plasticité du développement, accommodation phénotypique, accommodation génotypique et "genes as followers"

La plasticité phénotypique aussi connue sous le nom de plasticité du développement est un phénomène omniprésent en biologie (Debat et David 2001, Piersma et Drent 2003). Qu'il s'agisse de notre taille, de la teinte de notre peau ou de notre comportement, nous sommes la preuve qu'il est possible de générer une infinité de phénotypes à partir du même génotype reçu de nos parents. Ce phénomène est applicable à l'ensemble du vivant et a reçu récemment beaucoup d'attention en biologie évolutive (Gilbert et Epel 2009, Forsman 2015). En ce qui concerne les équilibres ponctués, nous avons vu que Gould (2002) avait proposé la plasticité du développement (et celle du comportement, *via* la migration) comme cause primaire des stases sans pour autant donner beaucoup de détails. Le paragraphe sur le sujet faisait quelques lignes (pour un livre de plus de 1500 pages). Pour Gould, la plasticité, parce qu'elle limite le changement génétique, est responsable de la stase (sur le long terme). Cependant, aucune précision n'est faite des changements rapides. Dans ce schéma, sont-il toujours liés à la spéciation allopatrique ? Gould étant décédé par la suite (et Eldredge n'étant pas particulièrement intéressé par ces aspects), la relation entre TEP et plasticité phénotypique ne sera pas exploitée. Mais, c'est à peu près au même moment que va paraître l'ouvrage fondamental sur le problème de plasticité du développement et son lien avec l'évolution: *Developmental Plasticity and Evolution* écrit par West-Eberhard (2003). Elle y définit le processus

d'accommodation phénotypique, une façon pour la plasticité du développement d'avoir un impact sur l'évolution:

"Phenotypic accommodation is adaptive mutual adjustment, without genetic change, among variable aspects of the phenotype, following a novel or unusual input during development (West-Eberhard 2003, p. 98)."

En somme, il s'agit là de ce que Gould (2002) avait évoqué: l'environnement change, l'individu (en se développement) s'adapte en modifiant son phénotype. La sélection est retardée du fait que les traits qu'il faudrait modifier pour adapter l'individu sont déjà modifiés par le phénomène de plasticité. Comme West-Eberhard (2005) le fera remarquer plus tard, cette idée avait déjà été envisagée à la fin du XIXème siècle par celui qui à donné son nom à ce phénomène: le "Baldwin effect". La thèse fondamentale de West-Eberhard est que l'accommodation phénotypique peut faciliter l'évolution de nouveaux traits. Il ne s'agit plus seulement de changements phénotypiques liés à l'environnement, mais des changements génotypiques facilités par la plasticité du développement. Quelques années plus tard, elle va proposer un modèle pour soutenir cette idée:

"(a) A novel input occurs which affects one (if a mutation) or possibly more (if environmental) individuals. Individuals may experience novel inputs due to evolution in another context (e.g., which moves them into a new environment, or has novel pleiotropic effects on the phenotype via other

pathways). (b) Phenotypic accommodation: Individuals developmentally responsive to the novel input immediately express a novel phenotype, for example, because the new input causes quantitative shifts in one or more continuously variable traits, or due to the switching off or on of one or more input-sensitive traits (causing a reorganization of the phenotype). Adaptive phenotypic adjustments to potentially disruptive effects of the novel input exaggerate and accommodate the phenotypic change without genetic change. (c) Initial spread: The novel phenotype may increase in frequency rapidly, within a single generation, if it is due to an environmental effect that happens to be common or ubiquitous. Alternatively, if it is due to a positively selected mutation, or is a side effect of a trait under positive selection (Müller, '90), the increase in frequency of the trait may require many generations. (d) Genetic accommodation (change in gene frequencies under selection): Given genetic variation in the phenotypic response of different individuals, the initial spread produces a population that is variable in its sensitivity to the new input, and in the form of its response. If the phenotypic variation is associated with variation in reproductive success, natural selection results; and to the degree that the variants acted upon by selection are genetically variable, selection will produce genetic accommodation, or adaptive evolutionary adjustment of the regulation and form of the novel trait (West-Eberhard 2005, p. 613)"

Le modèle est simple: un changement environnemental induit un changement phénotypique qui permet d'augmenter la fitness (survie et reproduction) des individus exposés. De par l'importance de l'effet environnemental, le phénotype se répand dans la population. Intervient l'accommodation génotypique (à ne pas confondre avec l'accommodation phénotypique qui la précède): le changement *via* plasticité phénotypique étant adaptatif, les individus qui auront la meilleure réponse plastique auront un avantage sur les autres et ces individus seront sélectionnés. Si

cette meilleure réponse est corrélée à de la variation génétique, alors les gènes qui permettent une meilleure réponse seront sélectionnés. J'ajoute au modèle de West-Eberhard, que si cette sélection est forte, le grand nombre de variants génétiques sélectionnés pourra stabiliser le phénotype au point qu'il ne requiert potentiellement plus le stimulus environnemental pour être induit (cela ne signifie pas que le signal environnemental disparaît, mais qu'il n'est plus nécessaire pour déclencher la réponse). Cela permettrait de rendre la réponse d'autant plus stable et rapide et donc adaptative. Dans ce modèle, il faut bien comprendre ici que la plasticité phénotypique induit l'apparition d'un nouveau trait (ou la modification d'un trait existant). Mais cela ne change pas le fait que ce nouveau trait (et la réponse plastique) ont une base génotypique. La plasticité va rendre cette base génétique visible pour la sélection naturelle et sa variation pourra ainsi être sélectionnée. Ce mécanisme est-il compatible avec la synthèse moderne ? Tout à fait, c'est la partie génétique du mécanisme qui lui donne ce statut comme le fait remarquer West-Eberhard (2005). On pourrait envisager qu'à la suite d'un changement environnemental, il suffirait de modifier son développement par plasticité phénotypique pour s'y adapter, cela sans avoir recours à l'accommodation génotypique par la suite. Il ne s'agit pas de dire que cela ne peut pas se produire, mais simplement que ce mode d'évolution, qui n'est pas basé sur un changement des fréquences génotypique, n'est pas un mode d'évolution néodarwinien. Un exemple célèbre de ce type de changement est le cas des moutons de l'ile de Soay, dans l'archipel de Saint-Kilda (en Ecosse). On trouve sur cette très

petite île (1 km de diamètre) une population de moutons vielle de plus de 4000 ans[29]. Une étude récente a montré que les moutons rétrécissaient de génération en génération, cela *via* la plasticité du développement sans le moindre changement génétique (Ozgul, Tuljapurkar Benton *et al.* 2009). L'explication est liée au changement climatique qui a retardé la pousse des pelouses sauvages consommées par les moutons sur l'île. De ce fait, les brebis ont un accès réduit à la nourriture, ce qui limite la croissance de leurs petits pendant la gestation. Les descendants étant plus petits à la naissance et les ressources étant insuffisantes pour qu'ils rattrapent ce retard, les nouvelles mères sont plus petites que les précédentes et leurs descendants souffrent d'autant plus du manque de ressources. Sur le long terme, les individus sont de plus en plus petits, cela sans changement génétique. Le procédé est d'autant moins Darwinien que le trait ne se répand pas dans la population parce qu'il apporte un avantage sélectif, bien au contraire.

Le fait de faire de la plasticité phénotypique un élément clé dans l'évolution de nouveaux caractères amènera West-Eberhard (2003, p. 157) à parler de "genes as followers" dénotant ainsi l'idée que c'est d'abord la plasticité phénotypique qui induit le changement de caractère, c'est seulement ensuite que la génétique vient le stabiliser. Ce positionnement amènera certains à utiliser West-Eberhard contre la synthèse néodarwinienne pour réclamer qu'elle soit remplacée par une théorie prenant en compte le développement, l'épigénétique et beaucoup d'autres processus

[29] http://www.kilda.org.uk/soay-sheep.htm#.V8QjnGVg-Rs

(Laland, Uller, Feldman *et al.* 2014) . Néanmoins nous venons de voir que le modèle de West-Eberhard est tout à fait darwinien et intègre tout à fait la génétique dans une dynamique microévolutive. Dans le cadre de son modèle, elle propose même que la macroévolution (et donc la génération de nouvelles espèces) soit expliquée par des processus microévolutifs d'ordre génétiques:

"Macroevolution may be different in scale to microevolutionary change, but it still requires explanation at a microevolutionary level. That is, it requires explanation in terms of adaptive evolution by natural selection and gene-frequency change within populations. No matter how major the trait, no matter how momentous at the family or phylum or body-plan level, analysis still has to go to the microevolutionary level to find out how the trait began. This suggests another kind of new avenue of research for developmental biologists interested in macroevolutionary aspects of evolution (West-Eberhard 2005, p. 615)."

La macroévolution, l'origine des nouvelles espèces, de leurs caractères doit être étudiée (aussi) en termes de changement de fréquences génétiques et d'adaptation selon West-Eberhard. L'intérêt pour la macroévolution et son explication par des mécanismes va tout naturellement amener West-Eberhard à s'intéresser au modèle des équilibres ponctués:

"The plasticity hypothesis of punctuated evolution proposes that developmental plasticity in the expression of contrasting or antagonistic traits promotes stasis in multipurpose morphology, and that accelerated morphological change occurs when a formerly optional state increases in frequency of

expression or becomes fixed, causing a temporary burst of rapid directional change in associated quantitatively variable morphology […] plasticity can both promote stasis (due to breaking of genotype-phenotype correlations) and accelerate change (by enabling organisms to adopt to extremes, and leading to character release when one extreme is commonly expressed). (West-Eberhard 2003, pp. 617-620)."

Le modèle en question, appelé "plasticity hypothesis of punctuated evolution" reprend le schéma d'accommodation phénotypique suivie d'accommodation génétique et d'après l'auteur, pourrait expliquer à la fois les stases et les changements rapides. Originalité supplémentaire, le mécanisme de West-Eberhard ne vient pas compléter la spéciation, il la remplace (West-Eberhard 2003 chapitre 30). West-Eberhard envisage une grande population dont l'environnement est variable dans le temps et l'espace (imaginez par exemple une variation dans l'abondance et le type de resources alimentaires). A ce stade, l'espèce est généraliste, c'est-à-dire qu'elle s'accommode de ces variations, notamment par le biais de la plasticité phénotypique (dans le cadre d'un environnement alimentaire variable, les individus peuvent avoir différentes morphologies permettant de mieux récupérer et consommer leur nourriture, pensez par exemple à la forme de la machoire pour des poissons ou la forme du bec pour des oiseaux). Du fait de la diversité des environnements (aussi bien dans le temps que dans l'espace), les caractères de la population oscillent autour d'une moyenne ne poussant le changement dans aucune direction particulière. Il suffit ensuite que l'environnement change drastiquement de façon à ce qu'une des

configurations écologiques devienne prédominante sur le territoire de la population. L'un des sous-type morphologique va prendre l'avantage et toute variation génétique qui viendra stabiliser et accentuer le phénotype (afin d'adapter encore plus le sous type morphologique) sera très rapidement sélectionnée. Ici la variation génétique n'est pas sélectionnée pour engendrer un caractère *de novo,* elle est sélectionnée pour stabiliser (et accentuer) un caractère déjà induit par plasticité phénotypique. Le processus est donc beaucoup plus rapide, mais parfaitement darwinien. Ce nouveau sous-type morphologique va très rapidement prendre l'avantage sur le reste de la population et remplacer toutes les autres formes. Il ne s'agit pas à proprement parler de spéciation dans la mesure où c'est un processus de transformation phylétique (le même qui avait été critiqué par Eldredge et que Mayr avait ciblé comme le seul mécanisme proposé par Darwin pour la transformation des espèces). Il n'y a pas de cladogenèse, de nouvelle branche, c'est la même branche qui se transforme. Le point où commence la nouvelle espèce est donc difficile à placer, c'est pourquoi West-Eberhard parle de morphologie. Dans la figure 2, je propose un schéma de mon interprétation du mécanisme proposé par West-Eberhard. On voit comment la plasticité permet à la population d'osciller entre plusieurs états phénotypiques sans pour autant sortir d'une certaine moyenne. Ensuite, c'est l'un de ces états qui va être accentué et poussé à l'extrême (probablement à tel point qu'il pourra sembler très différent de l'état de caractère ancestral) et amener la population dans un nouvel état d'oscillation.

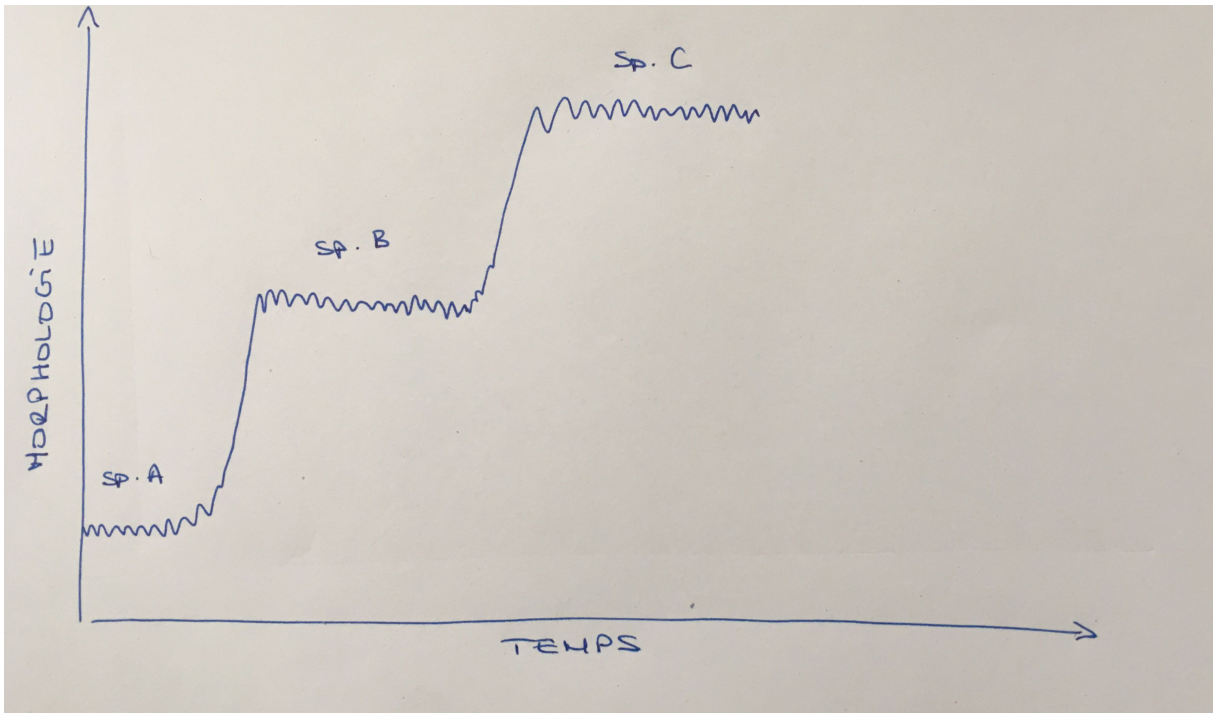


Figure 2. Mon interprétation du mécanisme de la "plasticity hypothesis of punctuated evolution" proposé par West-Eberhard (2003, p. 617-618). L'axe vertical représente la morphologie de la population. L'axe horizontal représente le temps. sp. A dénote l'espèce A (ou du moins, une population morphologiquement différente de sp. B et sp.C qui sont également différentes entre elles). Voir texte pour la description du diagramme.

Dans le texte de West-Eberhard (2003) on trouve deux cas d'étude sur des fossiles. D'après elle, ces cas confirment son modèle d'évolution ponctué par la plasticité. L'un deux prend l'évolution des équidés comme exemple. Comme le fait remarquer West-Eberhard, le cas a déjà été étudié par Simpson, dans le cadre de sa théorie de la "quantum evolution" (un modèle que West-Eberhard place sur le même plan que la théorie des équilibres ponctués. Comme l'explique West-Eberhard (2003, pp. 621-623). Simpson avait remarqué que les premiers équidés avaient probablement un régime alimentaire varié, mais essentiellement constitué d'arbustes et d'arbres comme l'attestait leur morphologie dentaire. A un moment au cour de leur évolution, ils étaient passés à un régime constitué essentiellement d'herbe. Des travaux ultérieurs sur la composition isotopique d'estomacs d'équidés fossilisés ont confirmé

la nature généraliste du régime des premiers équidés, ils consommaient aussi bien des feuilles d'arbustes et d'arbres, que des morceaux de troncs et de l'herbe, avec une préférence pour les arbustes du fait de leur morphologie dentaire. Dans cette configuration, les individus qui consommaient plus d'herbe révélaient un comportement alimentaire plastique (on peut imaginer que les jeunes qui avaient grandi en se nourrissant principalement d'herbe et non pas d'arbuste avaient peut-être une morphologie dentaire légèrement différente et probablement une flore intestinale altérée). Lors d'un changement de l'environnement (diminution des ressources en arbustes et arbres, probablement lié à un changement climatique), ces individus disposaient alors d'un avantage adaptatif certain qui les aurait poussés vers une spécialisation pour un régime alimentaire essentiellement constitué d'herbe. En conséquence:

> "Under the plasticity hypothesis, by contrast, a trophic specialization like grazing can spread as morphology-related learned alternative behavior within a large population […] Speciation could act along with phenotype fixation to promote punctuated evolution, but speciation is not necessary for puntuation to occur (West-Eberhard 2003, p. 623)."

La plasticité permettrait donc de produire des stases et d'accélérer les changement morphologiques dont l'essence reste génétique. La spéciation n'est pas nécessaire. Cependant, j'ajouterai par rapport à West-Eberhard, que les deux mécanismes ne sont pas mutuellement exclusifs. La spécialisation pour un type de

ressources pourrait être d'autant plus accrue si une partie de la population se retrouvait en isolement géographique. Le modèle original d'Eldredge et Gould s'appuyait sur les révolutions génétiques de Mayr (1954, 1963). Comme je l'ai expliqué précédemment quand nous avons abordé le modèle de Mayr, suite à l'isolement géographique en petite population, la fixation à l'état homozygote d'un grand nombre d'allèles engendrerait une vague de changements dans le génome lié à un retour à l'équilibre des interactions entre gènes (sélection sur des facteurs internes). En parallèle, les individus de la sous population pourraient s'adapter à leur nouvel environnement par plasticité du développement. Le changement lié aux révolutions génétique serait une source de variation (ou du moins, de combinaisons nouvelles) pour venir accentuer et stabiliser les caractères déjà modifiés par la plasticité. Il semble que cette hypothèse n'a pas été exploitée par West-Eberhard. Dans son chapitre dédié à la "plasticity hypothesis of punctuated evolution", elle se contente de conclure que:

"The intent of this chapter is not to "prove" the plasticity hypothesis of punctuated evolution, but to establish it as a viable, testable alternative to speciation as an explanation for punctuated change […] To my knowledge, this is the only evolutionary hypothesis that proposes an explicit and testable mechanism (changes in degree of plasticity or developmental versatility) as an alternative to speciation to explain both morphological stasis and punctuated change in terms of natural selection (West-Eberhard 2003, p. 629)."

A ma connaissance, cette hypothèse ne sera pas élaborée d'avantage par West-Eberhard et ne sera jamais prise comme une opportunité pour la communauté scientifique de donner un nouveau départ à la TEP. Le mécanisme général d'accommodation phénotypique suivie d'accommodation génétique (le concept de "genes as followers") sera lui repris un très grand nombre de fois. De nombreux travaux récents suggèrent sa validité et l'utilisent parfois pour commander une nouvelle synthèse darwinienne (Wund, Baker, Clancy *et al.* 2008, Pigliucci et Muller 2010); alors que comme nous l'avons vu, le mécanisme ne semble pas rompre avec la logique de la synthèse que j'ai présenté dans les deuxièmes et troisièmes parties du mémoire. Moczek (2008) donne un panorama du rôle de la plasticité phénotypique et des derniers résultats en faveur de cette hypothèse:

"[G]enetic accommodation, a termed coined by West-Eberhard to describe how environmental alterations of development could fuel adaptive evolution, including the origin of novel traits. Genetic accommodation can be defined as a mechanism by which environmentally induced phenotypic changes that provide a selective advantage are genetically stabilized, or accommodated, through the subsequent selection of genetic modifiers available in a population. As a consequence, genetic accommodation may result in altered sensitivity to the originally inducing environment […] if environment-induced phenotypes happen to be selectively favorable and suitable genetic modifiers happen to exist in a population, such modifiers may well surface in many more than just a single individual, further increasing the chances of new phenotypic variants persisting and even spreading within a population. Evolution by genetic accommodation thus appears clearly feasible, and several

elegant studies on a variety of organisms have demonstrated that genetic accommodation can occur in laboratory studies and in the context of artificial selection experiments (Moczek 2008, pp. 441-443)."

L'une des études citées par Moczek a montré comment la plasticité phénotypique pouvait faciliter l'évolution en utilisant un système d'évolution expérimentales en laboratoire (Suzuki et Nijhout 2006). Chez la larve du sphinx du tabac, la chaleur induit un changement de coloration lié à une une augmentation de la sécrétion d'hormone juvénile. Les chercheurs ont montré que l'on pouvait sélectionner les individus à la réponse plastique la plus accrue et créer une lignée d'individus à la coloration sombre sans que le stimulus environnemental ne soit nécessaire. Un tel changement à lieu en seulement 12 générations. Ces résultats furent accueillis avec beaucoup d'enthousiasme comme une confirmation de la théorie de l'accommodation phénotypique de West-Eberhard, avec cependant un petit bémol: l'expérience a nécessité d'utiliser des mutants d'un gène particulier pour que la chaleur produise le résultat observé. Les auteurs ont d'ailleurs fait remarquer, qu'en étant très strict, on ne peut pas réellement parler de gènes comme "followers" puisqu'il a fallu commencer l'expérience par une mutation. Cependant, ce changement génétique est faible en comparaison du nombre de mutations qui ont permis de stabiliser le phénotype lors de l'expérience d'évolution expérimentale (comme l'atteste la nécessité de faire 12 générations de sélection; si un seul gène avait été impliqué, une ou deux générations aurait suffit). Le phénotype de coloration, bien qu'il ne soit pas un changement morphologique susceptible d'être observé dans les

données fossiles, apparaît bien comme un changement presque discontinu (passage d'une couleur verte à une couleur noire), mais l'article ne fait aucune mention de la théorie des équilibres ponctués. A ma connaissance, après West-Ebehard (2003), aucune autre étude (pas même West-Eberhard) ne fera mention de la TEP, malgré la prospérité que vont connaitre les idées de West-Eberhard sur la plasticité (Laland, Uller, Feldman *et al.* 2014). La théorie de l'évolution ponctuée par plasticité phénotypique va rester lettre morte. Peut-être est-ce la faute de la mauvaise presse acquise par la théorie des équilibres ponctués dû à son supposé "saltationnisme" ? Néanmoins, comme je l'ai montré en complétant le modèle de West-Eberhard, la plasticité phénotypique apparait en effet comme une piste très intéressante pour compléter le schéma des causes primaires expliquant la TEP. Dans le chapitre suivant, je tenterai de montrer que le modèle de West-Eberhard est bien une "explication de l'explication", c'est-à-dire qu'elle complète la compréhension des mécanismes pouvant expliquer la théorie des équilibres ponctués qui elle même explique la discontinuité dans le registre fossile. Je poserai la question de la nature de cette explication et présenterai trois exemples de la littérature scientifique récente qui soutiennent ce modèle et enfin proposerai un cadre expérimental pour poursuivre son étude.

8. Equilibres ponctués, accommodation phénotypique, accommodation génotypique: une synthèse

Au même sens que le modèle de spéciation allopatrique, l'hypothèse de plasticité de West-Eberhard (2003), apparaît bien comme une explication et comme un mécanisme. Ici l'*explanandum* est directement la théorie des équilibres ponctués, c'est-à-dire les longues stases et les changements rapides observés dans les strates fossiles (qui sont eux mêmes une explication de la discontinuité observée dans ces strates) et l'hypothèse de plasticité se positionne comme *explanans* selon le modèle deductif-nomologique (Hempel et Oppenheim 1948, Oppenheim 1965, Bonnay 2011). Expliquer c'est donc identifier des causes et la plasticité et le modèle de West-Eberhard devient l'une des causes primaires du pattern d'équilibres ponctués (comme l'avait pressenti Gould, bien qu'il n'avait pas particulièrement envisagé cette piste). C'est d'autant plus une explication, qu'elle se propose de remplacer l'explication par la spéciation allopatrique (bien que comme je l'ai précisé, ces deux explications ne soient pas mutuellement exclusives). Expliquer en biologie, c'est la plupart du temps identifier des mécanismes, schéma d'interactions entre processus dont le résultat peut produire le phénomène étudié. La plasticité phénotypique, comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, permet de construire un tel schéma, cela à partir d'éléments tout à fait compatibles avec la synthèse moderne. En revanche, il semble que cette explication échappe à la dichotomie "causes prochaines"/"causes ultimes" et cela fait de ce modèle un objet particulièrement intéressant pour la philosophie de la biologie qui doit voir là l'opportunité de

dépasser le modèle explicatif de Mayr (1961). Le modèle de Mayr se structure autour de la division entre les questions de type “comment ?” et les questions de type “pourquoi ?” ou selon une autre dichotomie: comment fonctionne l’organisme ? Et qu’est-ce qui lui a donné son état de caractère ?. La plasticité du développement en jouant à la fois le rôle de mécanisme physiologique, de processus du développement, mais aussi de facteur facilitant l’évolution, semble pouvoir être classée dans les deux types de causes. Reprenons l’exemple de la dentition des équidés mentionné au chapitre précédent. Comment la forme de leurs dent est-elle obtenue (sur une génération) ? En partie par le mécanisme de plasticité phénotypique. Pourquoi cette forme particulière ? En premier lieu parce que c’est cette forme qui permet de mâcher plus efficacement l’herbe, mais si la plasticité du développement n’avait pas facilité (*via* son action sur plusieurs générations) l’évolution vers cet état de caractère, les chevaux n’auraient peut être pas évolué pour s’alimenter ainsi. Mayr (voir notamment 1982) avait l’habitude de dire que les causes ultimes commencent à la génération d’après. Façon de dire que les causes prochaines produisent leurs effet à l’échelle d’une génération, alors que les causes ultimes le font sur plusieurs générations. L’hypothèse de plasticité semble appartenir à ces deux niveaux temporels et ainsi se positionne comme un mécanisme aux causes prochaines et un mécanisme aux causes ultimes.

Comme toute bonne explication (et prédiction potentielle), il semble donc que l’hypothèse de plasticité ne reste plus qu’a être testée. West-Ebehard (2003) avait

proposé deux exemples fossiles pour appuyer son hypothèse, choisissant ainsi l'une des deux possibilités pour mettre la théorie à l'épreuve. L'objectif étant de constater le pattern d'équilibres ponctués et d'inférer la plasticité. Mais l'approche inverse est également possible. Pourquoi ne pas constater la plasticité (et son effet sur une possible accommodation phénotypique) et inférer le pattern d'équilibres ponctués ? Voilà un vaste programme de recherche dont l'attrait ne serait pas uniquement et purement scientifique, puisqu'il permettrait de montrer que la philosophie, en posant les conditions de possibilité de l'explication de la TEP peut ouvrir de nouveaux champs de recherche à la biologie. Au fond, n'est-ce pas pour cela que l'on fait de la recherche fondamentale ? Trouver des réponses qui nous permettront de poser plus de questions ? Dans les paragraphes qui vont suivre, je vais proposer deux exemples qui permettent de faire le chemin dans ce sens. Deux exemples de la littérature scientifique récente qui suggèrent que la plasticité peut produire des équilibres ponctués. Un troisième exemple permettra d'envisager un cadre empirique pour tester l'hypothèse d'évolution ponctué par la plasticité du développement.

Une question qui se pose avec le mécanisme proposé par West-Eberhard est celle de la génétique d'un tel mécanisme. La plasticité du développement peut-elle réellement produire des traits qui peuvent par la suite être fixés (ne nécessitant plus d'induction par l'environnement) ? Suzuki et Nijhout (2006 semblaient le suggérer. Cependant, cette étude n'avait pas identifié les gènes altérés lors d'un tel processus. Pour que le mécanisme de West-Eberhard fonctionne, il faut que le mécanisme

responsable de la plasticité phénotypique puisse être modifié pour être un mécanisme constitutif du développement et non plus un mécanisme accessoire. En d'autres termes, il est nécessaire que l'interrupteur qui déclenche la réponse développementale puisse être immobilisé sur la fonction "marche". C'est précisément ce que l'étude de Ragsdale, Muller, Rodelsperger *et al.* (2013) ont mis en évidence. Le nématode *Pristionchus pacificus,* un ver charognard, existe avec deux types de bouche. Selon les conditions environnementale, son développement produira un individu avec l'une des deux formes de bouches (Figure 3). Dans la nature les deux formes existent et leur abondance relative dépend des conditions environnementales. En laboratoire, Ragsdale, Muller, Rodelsperger *et al.* (2013) on montré qu'un gène, *eud-1* contrôle ce mécanisme de plasticité du développement. Lorsque la nourriture vient à manquer, les vers sécrètent une phéromone qui va déclencher une cascade de signalisation moléculaire dont le dernier chaînon est l'activation du gène *eud-1* qui va induire la forme "eurystomatous", c'est-à-dire avec une bouche dentée (permettant à l'animal de se nourrir d'autres vers afin de palier au manque de nourriture) lors du développement. Ce que les chercheurs ont montré, c'est que la mutation vers un état non fonctionnel du gène est parfaitement viable et génère des individus de forme "stenostomatous" (la forme non dentée). Plus surprenant, un autre type de mutation permet de bloquer le mécanisme dans l'autre sens et de ne permettre que la production de forme "eurystomatous".

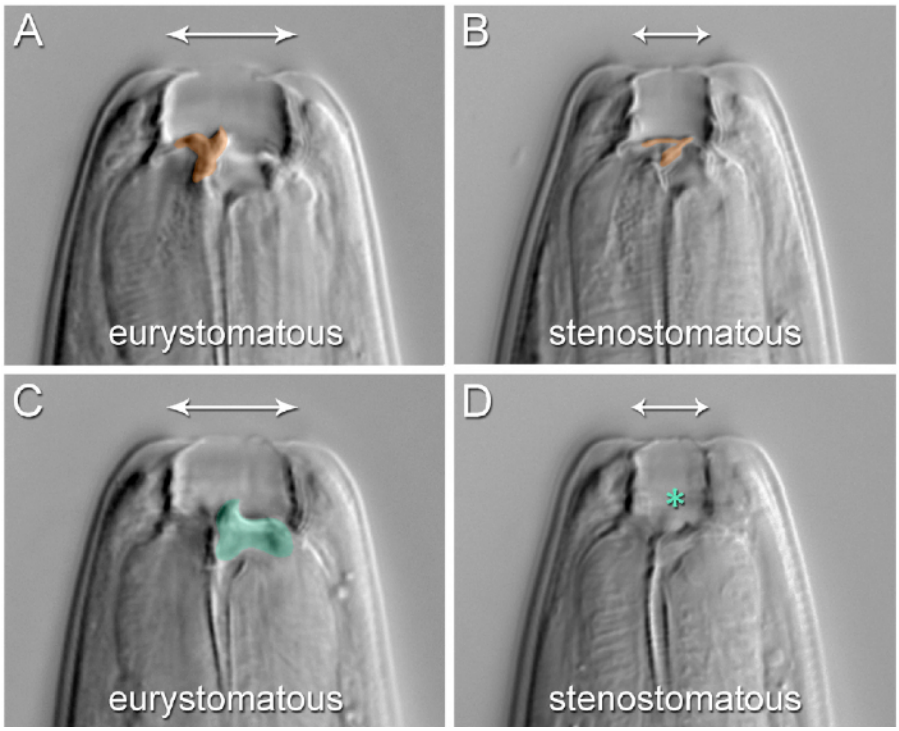


Figure 3. Formes "eurystomatous" et "stenostomatous" chez *P. pacificus*. Figure reproduite à partir de Ragsdale, Muller, Rodelsperger *et al.* (2013). A et C montrent l'animal de face, B et D montrent l'animal de profil. L'organe sujet à la plasticité du développement est illustré en orange et bleu.

De plus, une étude des différentes populations de *Pristionchus pacificus* montre que de la variation génétique pour *eud-1* existe et semble expliquer que certaines population ne présentent que l'une des deux formes. Dans ces populations naturelle, l'équilibre entre les deux formes est souvent déplacé vers l'une ou l'autre, où la majorité des individus sont soit "eurystomatous", soit "stenostomatous", une minorité persiste, grâce à la plasticité du développement. Au lieu où existe l'une de ces populations, si jamais l'environnement venait à changer et que la forme minoritaire devenait alors majoritaire et que le gène *eud-1* était muté vers l'une des deux formes permettant de bloquer le mécanisme de développement, n'il y aurait-il

pas là un changement rapide de morphologie ? Il est vrai que le caractère peut apparaitre anecdotique de par sa taille, mais il faut prendre en considération la taille globale du ver: il ne fait que quelques millimètres. A l'échelle de cet organisme, le changement morphologique est conséquent. Bien qu'ils ne fassent pas référence à la TEP, les auteurs signalent le lien entre leurs résultats et le concept de "genes as followers":

> "However, two major challenges result from the "facilitator" hypothesis. First, the genetic and molecular mechanisms underlying developmental plasticity need to be linked to micro- and macroevolutionary divergence. The present study provides an important example by identifying a gene that is part of a genetic network linking genetic regulatory processes to hormone signaling, a known target of developmental plasticity […] The second challenge concerns the long-term evolutionary success and influence of developmental plasticity. Do traits that show two or multiple morphs evolve faster than other traits, and do they contribute to phenotypic evolution in general? Although relevant studies in nematodes are still in their infancy, the *Pristionchus* mouth dimorphism supports this idea (Ragsdale, Muller, Rodelsperger *et al*. 2013, p. 930)."

Ici l'hypothèse de West-Eberhard est appelée "facilitator hypothesis" et les résultats qu'ils présentent semblent bien soutenir cette hypothèse. Précisions que l'hypothèse en question n'est pas directement celle qui propose d'expliquer la TEP. Il s'agit de celle de "genes as followers", c'est-à-dire la possibilité que l'accommodation génotypique suive l'accommodation phénotypiques. Mais le mécanisme proposé par West-Eberhard (2003) comme cause primaire des équilibres ponctués n'est qu'une

sous classe du modèle de “genes as followers”. Il ajoute simplement que la plasticité lors des stases doit produire plusieurs phénotypes dont la présence dépend de conditions variables dans le temps et l’espace (l’oscillation autour de la moyenne présentée dans la Figure 1) et que cette plasticité doit permettre d’accélérer la fixation de l’un de ces caractères anciennement facultatifs et devenu primordial à la survie de la population dans son nouvel environnement.

L’hypothèse de plasticité n’est-elle applicable qu’a des caractères presque anecdotiques ? Les dents d’équidés, la couleur des larves du sphinx du tabac, la bouche de vers nécrophages. Aussi convaincante que puissent être ces études, leur caractère exotique suggère t-il que l’on ne puisse pas expliquer avec ce modèle de grandes transitions dans l’histoire du vivant ? Standen, Du et Larsson (2014) ont montré que la plasticité du développement pourrait expliquer un évènement aussi important que l’origine des tetrapodes. Il y a 400 millions d’années, les premiers poissons à sortir de l’eau ont donné naissance aux tetrapodes, groupe dont font partie tous les animaux à quatre pattes (ce qui inclus l’homme) et à la respiration pulmonaire. Les poissons du groupe *Polypterus* font partie du groupe le plus proche de la forme ancestrale des poissons dont sont dérivés les tetrapodes. Ces poissons sans pattes, possèdent des poumons et peuvent se déplacer en conditions terrestres, bien qu’ils soient à la base essentiellement aquatiques. En élevant ces animaux dans des conditions terrestres forcées, les auteurs ont montré que des modifications majeures du squelette pouvaient avoir lieu. Par plasticité du développement, les

nageoires des individus élevés hors de l'eau avaient des formes différentes (plus proche de la forme de membres de tetrapodes) par rapport au milieu aquatique. Le changement est subtil (l'organe conserve la forme d'une nageoire) mais suffisant pour tracer un parallèle avec les premiers tetrapodes:

"The skeletal changes seen in the treatment group fish revealed a marked reduction in the external boundaries of the opercular cavity bounded by the supracleithrum and cleithrum, which presumably facilitates greater flexibility between the pectoral girdle and the operculum, similar to what is observed in stemtetrapods such as Eusthenopteron. The elongation of the clavicles and the more tightly interlocking cleithrum–clavicle contact may strengthen the ventral brace through the clavicle, aiding in feeding, locomotion and body support in a terrestrial environment. Similar morphologies involving the medial bracing of the clavicles via an interclavicle are also thought to have stabilized the girdle in the earliest tetrapods, Acanthostega and Ichthyostega (Standen, Du et Larsson 2014, p. 57)."

En revanche, l'article n'étudie pas la deuxième composante du mécanisme de West-Eberhard: l'accommodation génétique. A ce stade, l'étude montre simplement que la plasticité du développement peut altérer l'organisme pour qu'il soit mieux adapté au déplacement terrestre et cela dans un sens qui semble être le même que celui suivi par les premiers tetrapodes. Une étude supplémentaire devra étudier la possibilité pour cette modification phénotypique d'être stabilisée et accentuée par sélection génétique.

Comme l'avait si bien dit West-Eberhard, les processus macroevolutif doivent être expliqués par des processus microévolutif incluant la génétique. C'est la pièce manquante du puzzle plasticité phénotypique/équilibres ponctués. Hormis l'étude citée plus haut (et qui concerne des populations et non pas des espèces), aucune étude à ma connaissance n'a montré que l'état de caractères de plusieurs espèces soeurs pouvait dériver d'un état de plasticité phénotypique d'une espèces ancestrale. Gould l'avait précisé dès 1972 (voir chapitre 5), c'est dans l'étude des mécanismes chez les espèces vivantes aujourd'hui que les modèles peuvent être élaborés. Seulement à partir de ces modèles, les paléontologues peuvent conjecturer. Il est matériellement impossible d'attendre qu'une espèce soit fossilisée pour constater si la plasticité de ses caractères pourra donner une évolution en forme d'équilibres ponctués. Cependant d'autres pistes indirectes peuvent être explorées, notamment le cas d'espèces actuelles très proches génétiquement (et historiquement) et dont les caractères semblent pourtant très divergents. Chez la drosophile, au sein du sous-groupe *D. melanogaster,* les femelles ont un abdomen pigmenté (Cf. figure 4). Ce caractère est variable entre espèces et à l'intérieur de chacune des neuf espèces du sous-groupe (à des degrés variables, voir Massey et Wittkopp 2016). Plusieurs travaux récents ont montré que la pigmentation de l'abdomen à l'intérieur de ce sous-groupe est lié la variation génétique affectant le gène *tan* (Jeong, Rebeiz, Andolfatto *et al.* 2008; Wittkopp, Stewart, Arnold *et al.* 2009; Bastide, Betancourt, Nolte *et al.* 2013, Yassin, Bastide, Chung *et al.* 2016). Ce changement plutôt important

de phénotype (comme dans le cas de la morphologie buccale des vers, il s'agit là de considérer la taille du phénotype par rapport à l'individu) semble donc pouvoir être relié à un gène en particulier. Cela ne signifie pas qu'il est le seul gène dont la variation à un effet sur la pigmentation, mais qu'il apparaît comme l'un des régulateurs principaux de ce phénotype et la cible récurrente de l'évolution.

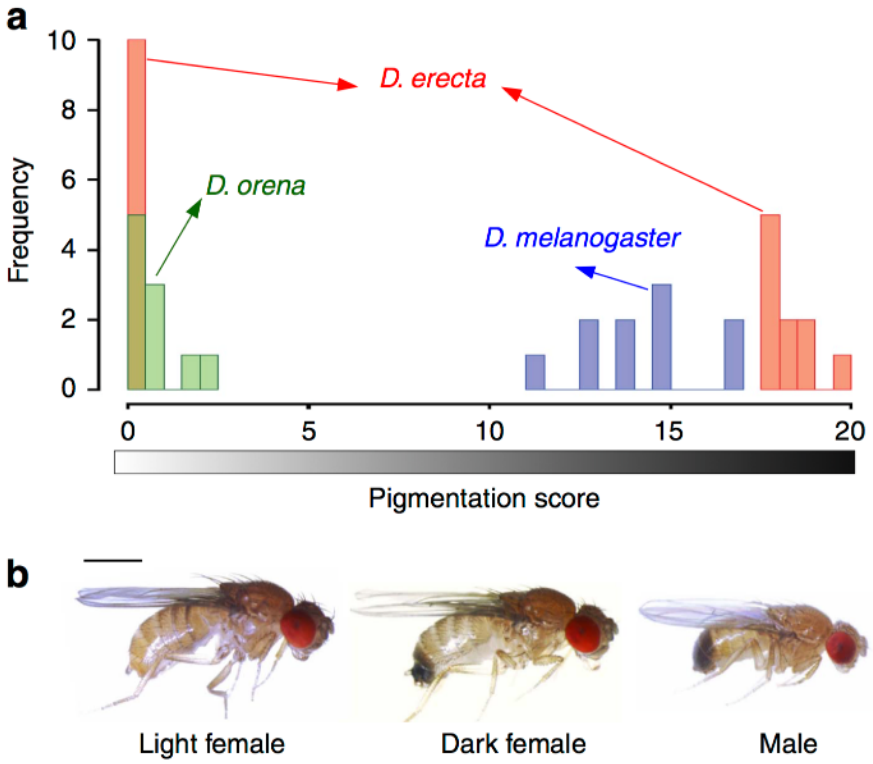


Figure 4. Pigmentation abdominale des femelles du sous groupe *melanogaster*. a) Distribution de la pigmentation au sein de quatre des neuf espèces du sous-groupe. b) photos deux femelles *D. erecta* et un male *D. erecta*. Chez cette espèce, deux formes de pigmentation chez les femelles existent dans les populations, une forme non pigmentée et une forme pigmentée. Figure extraite de Yassin, Bastide, Chung *et al.* (2016).

Chez ces espèces, quand différentes populations montrent des états de pigmentation différents et le gène *tan* semble être impliqué. Une autre étude (Gibert, Mouchel-Vielh, De Castro *et al.* 2016) a montré que *tan* est également impliqué dans la réponse plastique de la pigmentation chez l'une des espèces du sous-groupe *D.*

melanogaster quand les individus sont exposés à différentes températures. Ces études pointent toutes vers une évolution de la pigmentation *via* le gène *tan* et les travaux les plus récents suggèrent que *tan* peut agir comme un mécanisme de régulation de la plasticité, de la même façon que *eud-1* pour la morphologie buccale de *Pristionchus.* Le cadre empirique est donc directement suggéré par ces études. De plus, parmi ces espèces, plusieurs sont probablement la résultante d'évènements de spéciation allopatriques. Deux tests pourraient être mis en place pour savoir si l'évolution de la pigmentation dans le sous-groupe *melanogaster*, dans certains cas, est un phénomène d'équilibre ponctué dont le mécanisme repose (en partie) sur la plasticité phénotypique. Comme je l'ai fait remarquer dans mon ajout à la théorie de West-Eberhard (voir chapitre précédent), on peut envisager que la plasticité du développement vient s'ajouter au phénomène de révolutions génétique et de spéciation allopatrique accélérant d'autant plus le changement de caractère. Un premier test pourrait être effectué sur le terrain. Parmi les espèces du sous-groupe melanogaster, les mâles de *D. santomea* ne sont pas pigmentés. Cette espèce endémique de l'île de Sao Tomé, au large du Gabon et a évolué à partir d'un ancêtre commun avec *D. yakuba,* espèce répartie dans toute l'Afrique (David, Lemeunier, Tsacas *et al.* 2007). Cette spéciation s'est très probablement faite par un évènement de spéciation allopatrique qui a eu lieu il y a moins d'un million d'années, une courte période en termes géologiques. Bien qu'il existe plusieurs hypothèses, la raison de cette perte de pigmentation reste inconnue. Seul le mécanisme a été élucidé (Jeong,

Rebeiz, Andolfatto *et al.* 2008), ce changement rapide est lié à un changement dans la régulation du gène *tan*. Il faudrait tester et quantifier le degré de plasticité de la pigmentation chez *D. yakuba,* l'espèce soeur. Mais pour cela, et afin de faire le lien avec *D. santomea,* il faudrait d'abord comprendre l'avantage qu'apporte la perte de pigmentation pour les males de *D. santomea*, seulement alors, un lien potentiel avec l'environnement pourra être fait et un stimulus environnemental considéré pour exposer *D. yakuba* à une réponse plastique. La réponse à cette question se trouve probablement dans une étude approfondie sur le terrain afin de mieux comprendre le rôle de la pigmentation dans l'écologie de *D. santomea* (car il n'y a pas de raisons pour que cela soit la même que pour les autres espèces). Une deuxième expérience pourrait être effectuée en laboratoire. Darwin (1859) avait utilisé la sélection artificielle comme analogie pour proposer son mécanisme de sélection naturelle, pourquoi ne pas faire de même. La question alors posée est celle de la possibilité de dériver une population de drosophiles pigmentées à partir d'une population non-pigmentée exposées à un changement de température (ou l'inverse). La prédiction selon le modèle West-Ebehard/Eldredge et Gould est qu'en environnement à température fluctuante, différents individus auraient un phénotype plus ou moins pigmenté selon la temporalité. Un changement soudain, en admettant que la pigmentation constitue une adaptation à la température, favoriserait les individus d'autant plus préparés à ce changement par le biais de leur plasticité du développement. On s'attend ensuite à ce que le phénotype de pigmentation soit

stabilisé si le changement de température persiste et les études précédemment citées suggèrent que cela est possible en passant par le gène *tan*. Le sous-groupe *melanogaster* regorge de différences morphologiques et comportementales pouvant être testées aussi bien sur le terrain qu'en laboratoire. La drosophile a déjà joué un rôle fondamental dans la synthèse moderne, notamment avec Dobzhansky (Provine 1971). Elle représente aujourd'hui un modèle prometteur pour réouvrir le chapitre des équilibres ponctués, et peut-être le modèle d'évolution par la plasticité phénotypiques proposé par West-Eberhard. Très récemment, Jean R. David, un collègue et spécialiste international des drosophiles, m'avoua que, pour lui, de nombreux traits semblent suivre un pattern d'evolution en équilibres ponctués. Ce serait notamment le cas de la morphologie des pièces génitales de drosophiles mâles (caractère loin d'être anecdotique puisqu'il est essentiel à la reproduction et est donc immédiatement lié à spéciation). Cette hypothèse est loin d'être déraisonnable. En effet, les pièces génitales de tous les animaux à fertilization interne évoluent très vite au point de montrer de fortes divergences entre espèces proches (Eberhard 1985, 2010). Très récemment, M. Schilthuizen (2014) déclarait que la théorie des équilibres ponctués semblait pouvoir s'appliquer à ce phénomène. Ce pendant, la question du rôle de la plasticité dans ce phénomène reste entière et ne demande qu'a être étudiée, aussi bien au laboratoire que sur le terrain.

9. Conclusion

Dans *l'origine des espèces*, Darwin avait consacré un chapitre entier aux "Difficultés de la théorie" et il y avait déclaré:

> "Some of them are so grave that to this day I can never reflect on them without being staggered (Darwin 1859, p. 171)."

L'une de ces difficulté était si grave qu'il lui avait dédié un chapitre supplémentaire: "Imperfection of the Geological Record". La succession de formes fossiles discontinues et sans formes intermédiaires était ce qui avait tant inquiété Darwin et c'est dans une interprétation qui fera office de paragadigme pendant longtemps qu'il avait qualifié ce phénomène "d'imperfection". La théorie des équilibres ponctués (Eldredge et Gould 1972) est venue renverser ce paradigme en suggérant que les stases et changements rapides du registre fossile sont une réalité biologique et non une imperfection géologique. En tant que biologiste de l'évolution (et apprenti philosophe), c'est avec beaucoup de tristesse que j'ai constaté il y a quelques années que cette explication géniale avait été accusée de tous les maux: saltationnisme, non-darwinisme, absence de mécanisme, dépassée, plus d'actualité. Le but de ce mémoire était donc de repartir du constat de Darwin et de montrer en quoi la théorie des équilibres ponctué (TEP) est une alternative intéresante à l'explication de Darwin. L'objectif était de montrer en quoi la TEP est une véritable

explication du pattern discontinu du registre fossile et d'étudier la possibilité d'expliquer (à un autre niveau hierarchique) cette explication. Ce mémoire en choisissant de commencer par une analyse historique permet d'apporter un grand nombre de précisions essentielles sur la TEP. Avant de la completer par de nouveaux mécanismes, ne fallait-il pas visiter l'édifice ? L'histoire de la théorie, comme je l'ai montré, révèle que la TEP s'est faite d'abord chez Niles Eldredge, un fait souvent négligé tant Gould sera omniprésent dans le débat qui suivra. Elle était avant tout une tentative d'expliquer des données observées par le paléontologue, données qui trop longtemps avaient été interprétées comme Darwin l'avait fait, en tant que registre incomplet. Ce n'est que par la suite que Gould, deuxième mentor d'Eldredge, viendra y ajouter un paquet épistémologique important dont l'objectif principal était de démolir l'uniformitarisme. Malgré cet objectif, je crois avoir montré en quoi la théorie des équilibres ponctués n'est pas saltationniste, comme cela est bien trop souvent dit (Dawkins 1986, Maynard Smith 1995, Sterelny 2007, Geary 2008). J'ai également montré que la TEP ne peut réellement être considérée comme incompatible avec la synthèse moderne, son fonctionnement étant basé sur le mécanisme de speciation allopatrique de Mayr (1954, 1963), l'un des artisans de la synthèse moderne. J'espère qu'il sera à présent difficile de dire qu'il y a quelque chose de saltationniste et de non-darwinien au royaume des équilibres ponctués. Comme je l'ai montré, la principale raison pour laquelle Gould et Eldredge ont proposé un mécanisme était avant tout pour ancrer leur théorie dans la synthèse moderne (et non

pas parce que cela les intéressait, Gould en particulier). Ce cas d'étude aura également permi d'aborder les concepts philosophiques de "mécanismes", "explications" et "causes" en biologie pour montrer qu'il était possible de compléter le schéma de Gould et Eldredge (qui constituait déja une explication) par de nouvelles explications qui constitueraiet les "causes primaires" de la théorie des équilibres ponctués. Une fois clarifié le statut de la théorie comme explication, la question était à présent d'identifier une explication de l'explication. C'est à partir d'une des hypothèses très succintes proposées par Gould à la fin de sa vie que j'ai élaboré la recherche de cette explication. Nous avons vu comment le mécanisme de plasticité du développement, une explication contre intuitive pour un état de stase (et de changement rapide) qui fut formulée dans un modèle proposée par West-Eberhard (2003). Ayant clarifié le statut de l'explication, il était à présent possible de reconnaitre la théorie de West-Eberhard comme une explication, une cause primaire, de la théorie des équilibres ponctués. Un mécanisme tout à fait Darwinien comme nous l'avons vu et qui ancre encore plus la TEP dans la synthèse moderne (plutôt que d'en prescrire la mort). Comme cela a été démontré dans ce mémoire, il est d'ailleurs possible de pousser encore plus loin le modèle de West-Eberhard pour le rendre compatible avec la spéciation allopatrique, premier mécanisme envisagé par Eldredge, puis par Gould. Une fois cette explication de l'explication formulée, nous avons vu comment elle se place hors de la dichotomie "causes prochaines"/"causes ultimes" de Mayr et suggère qu'un nouveau modèle philosophique pour l'explication en biologie est à

envisager. La dernière partie du mémoire a consisté à appuyer le modèle West-Eberhard/Gould ,Eldredge par des résultats scientifiques tout à fait récents. Cette dernière analyse suggère que la TEP n'est pas morte et qu'elle ne demande qu'à renaitre de ses cendres. Le modèle maintenant complété, il devient à présent possible d'envisager de nouvelles expériences, de nouvelles observations en biologie évolutive. Il était essentiel d'ouvrir ces nouvelles portes en étudiant l'histoire et la structure philosophique de la TEP, en d'autres termes, son épistémologie historique. Ce mémoire est une tentative modeste d'être scientifique à l'égard du passé en ouvrant de nouvelles voies de recherche dans le futur. Ici la philosophie contribue à la science et la science suggère une révision de certains concepts philosophique. Ces deux disciplines se rejoignent et forment une seule et même recherche sur la façon dont fonctionne le monde et son évolution.

Bibliographie

Bastide, H., Betancourt, A., Nolte, V. *et al.*, 2013, "A Genome-Wide, Fine-Scale Map of Natural Pigmentation Variation in Drosophila melanogaster", *PLoS Genetics* 9: e1003534.

Blackburn, S., 2008, *Oxford Dictionary of Philosophy*, 2ème édition révisée, Oxford University Press.

Bonnay, D., 2011, "L'explication scientifique", *Précis de Philosophie des Sciences*, ouvrage collectif sous la direction de A. Barberousse, D. Bonnay et Mikël Cozic, Vuibert, pp. 13-61.

Braillard, P-A., Malaterre, C., 2015, "Explanation in Biology: An Introduction", *Explanation in Biology: An Enquiry Into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences*, ouvrage collectif sous la direction de P-A Braillard et C. Malaterre, Springer, pp. 1-32.

Braunstein, J-F., 2002, "Bachelard, Canguilhem, Foucault. Le «style français» en épistémologie", *Les philosophes et la science*, ouvrage collectif sous la direction de P. Wagner, Gallimard, pp. 920-963.

Braunstein, J-F., 2014, "Abel Rey et les débuts de l'Institut d'histoire des sciences et des techniques (1932-1940)", *L'epistémologie française (1830-1970),* ouvrage collectif sous la direction de M. Bitbol et J. Gayon, éditions matériologiques, pp. 163-180.

Canguilhem, G., 1968, *Études d'histoire et de philosophie des sciences*, Vrin.

Canguilhem, G., 1981, *Idéologie et rationalité dans l'histoire des sciences de la vie,* Vrin.

Craver, C. et Tabery, J., 2015, "Mechanisms in Science", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* sous la direction d'E. N. Zalta, http://plato.stanford.edu/entries/science-mechanisms/ (article téléchargé en décembre 2015).

Darwin, C., 1859, *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, John Murray, accessible *via* http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F373&viewtype=text&pageseq=1

David, J. R., Lemeunier, F. Tsacas, L. *et al.*, 2007, "The Historical Discovery of the Nine Species in the Drosophila melanogaster Species Subgroup", *Genetics* 177, pp. 1969-1973.

Dawkins, R., 1986, *The Blind Watchmaker,* Norton & Company.

Debat, V. et David, P., 2001, “Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability”, *Trends in Ecology and Evolution* 16, pp. 555-561.

Deleuze, G. et Guattari, F., 1991, *Qu’est-ce que la philosophie ?*, Les éditions de minuit.

Dobzhansky, T., 1973, “Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution", *American Biology Teacher* 35, pp. 125–129.

Eberhard, W. G., 1985, *Sexual Selection and Animal Genitalia*, HarvardUniversity Press.

Eberhard, W. G., 2010, "Rapid divergent evolution of genitalia", *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals,* ouvrage collectif sous la direction de J. Leonard et A. Cordoba, Oxford University Press, pp. 40-78.

Eldredge, N., 1971, “The Allopatric Model and Phylogeny in the Paleozoic Invertebrates”, *Evolution* 25, pp. 156-167.

Eldredge, N., 2008, “The Early “Evolution” of “Punctuated Equilibria””, *Evolution: Education and Outreach* 1, pp. 107-113.

Eldredge, N., 2013, “Stephen J. Gould in the 1960s and 1970s, and the Origin of “Punctuated Equilibria””, *Stephen Jay Gould: The Scientific Legacy,* ouvrage collectif sous la direction de G. A Danieli, A. Minelli et T. Pievani, Springer, pp. 3-19.

Forsman, A., 2015, “Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species”, *Heredity* 115, pp. 276-284.

Forterre, P., 2010, “Defining Life: The Virus Viewpoint”, *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 40, pp. 151-160.

Foucault, M., 1969, *L’archéologie du savoir*, Gallimard.

Galton, D., 2009, “Did Darwin Read Mendel ?”, *QJM: International Journal of Medecine* 102, pp. 587-589.

Gayon, J., 1998, *Darwinism’s Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge University Press.

Gayon, J., 2005, “Evolution et Hasard”, *Laval théologique et philosophique* 61, pp. 527-537.

Gayon, J., 2009a, “Mort ou persistance du darwinisme ? Regard d’un épistémologue”, *Comptes Rendus Paleovol* 8, pp. 321-340.

Gayon, J., 2009b, “Préface”, *Les mondes darwiniens,* ouvrage collectif sous la direction de T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre et M. Silberstein, éditions Syllepse, pp. 3-10.

Gayon, J., 2014, “Le concept d’individualité dans la philosophie biologique de Georges Canguilhem”, *L’epistémologie française (1830-1970), op. cit.*, pp. 389-419.

Geary D. H., 2008, "The legacy of punctuated equilibrium.", *Stephen Jay Gould:Reflections on his view of life*, ouvrage collectif sous la direction de P. Kelley et R. Ross, Oxford University Press, pp. 127-145.

Gibert, J-M., Mouchel-Vielh E., De Castro S. et Peronnet F., 2016, “Phenotypic Plasticity through Transcriptional Regulation of the Evolutionary Hotspot Gene *tan* in *Drosophila melanogaster”*, *Plos Genetics* 12, e1006218.

Gilbert, S. F. et Epel, D., 2009, *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution,* Sinauer Associates.

Gillham, N. W., 2013, “The Battle Between the Biometricians and the Mendelians: How Sir Francis Galton’s Work Caused his Disciples to Reach Conflicting Conclusions About the Hereditary Mechanism”, *Science and Education* 24: pp. 61-75.

Gohau, G., 2009, “Darwin géologue: entre Lyell et Humboldt”, *Travaux du Comité français d’Histoire de la Géologie* 23, pp.89-98.

Goldschmidt, R., 1940, *The Material Basis of Evolution,* Yale University Press.

Gould, S. J., 1965, “Is Uniformitarism Necessary ?”, *American Journal of Science* 263, pp. 223-228.

Gould, S. J., 1977, *Ever Since Darwin*: *Reflections on Natural History*, Norton & Company.

Gould, S. J., 1980, “Is a New and General Theory of Evolution Emerging ?”, *Paleobiology* 6, pp. 119-130.

Gould, S. J., 1989, “Punctuated equilibrium in fact and theory”, *Journal of Biological and Social Structures* 12, pp. 117-136.

Gould, S. J., 2002, *The Structure of Evolutionary Theory*, The Belknap University Press of Harvard.

Gould, S. J., Eldredge, N., 2000, "Punctuated Equilibrium Come of Age", *Nature* 366, pp. 223-227.

Gould, S. J., Eldredge, N., 1977, "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered", *Paleobiology* 3, pp. 115-151.

Gould, S. J. et Lewontin, R. C.,1979, "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of Adaptationist Programme", *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 205, pp. 581-598.

Hempel, C. G., et Oppenheim, P., 1948, "Studies in the logic of explanation", *Philosophy of Science* 15, pp. 135–175

Hempel, C. G., 1965, *Aspects of scientific explanation and other essays in the philosophy of science,* Free Press.

Herbert, S., 2005, *Charles Darwin, Geologist,* Cornell University Press.

Hoquet, T., 2013, "The Evolution of the *Origin* (1859-1872)", *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought,* ouvrage collectif sous la direction de M. Ruse, Cambridge University Press, pp. 158-164.

Jeong, S., Rebeiz, M., Andolfatto, P. *et al.,* 2008, "The evolution of gene regulation underlies a morphological difference between two Drosophila sister species", *Cell* 132, pp. 783–93.

Keller, E.F., 2002, *Making sense of life: explaining biological development with models, metaphors, and machines*, Harvard University Press.

Kistler, M., 2011, "La causalité", *Precis de Philosophie des Sciences*, *op. cit.,* pp. 100-140.

Laland, K., Uller, T., Feldman, M. *et al.* "Does Evolutionary Theory Need a Rethink ?", *Nature* 514, pp. 161-164.

Lewontin, R. C., 1970, "The Units of Selection", *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, pp. 1-18.

Massey, J. H., et Wittkopp, P. J., 2016, “The Genetic Basis of Pigmentation Differences Within and Between Drosophila Species”, C*urrent Topics in Developmental Biology* 119, pp. 27-61.

Maynard Smith, J., 1995, “Genes, memes, and minds. Review of D. C. Dennett, Darwin’s dangerous idea: evolution and the meanings of life”, *Review of Books* 42, pp. 46– 48.

Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S. *et al.,* 1995, “Developmental Constraints and Evolution: A Perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution”, *The Quarterly Review of Biology* 60, pp. 265-287.

Mayr, E., 1942, *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*, Columbia University Press.

Mayr, E., 1954, “Change of Genetic Environment and Evolution”, *Evolution as a Process,* ouvrage collectif sous la direction de J. Huxley, A. C. Hardy et E. B. Ford, Allen & Unwin, pp. 157-180.

Mayr, E., 1959. "Darwin and the evolutionary theory in biology," *Evolution and anthropology: A centennial appraisal*, ouvrage collectif sous la direction de B. Meggers, The Anthropological Society of Washington, pp. 1-10.

Mayr, E., 1961, “Cause and effect in biology: kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist”, *Science* 134, pp. 1501–1506.

Mayr, E., 1963, *Animal Species and Evolution,* Harvard University Press.

Mayr, E., 1982, “Speciation and Macroevolution”, *Evolution* 36, pp. 1119-1132.

Mayr, E., 1993, “What Was the EvolutionarySynthesis?”, *Trends in Ecology and Evolution* 8, pp. 31-34.

Mayr, E., 2001, *What Evolution Is*, Basic Books.

Mayr, E. et Provine, W. B., 1980, *The Evolutionary Synthesis Perspectives on the Unification of Biology*, ouvrage collectif sous la direction d’E. Mayr et W. B. Provine, Harvard University Press.

McShea, D. W. et Brandon, R. N., 2010, *Biology’s First Law The Tendency for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems*, University of Chicago Press.

Milam, E. L., 2010, “The equally wonderful field: Ernst Mayr and organismic biology”, *Historical Studies in Natural Sciences* 40, pp. 279–317.

Moczek, A., 2008, “On the origins of novelty in development and evolution”, *BioEssays* 30, pp. 432-447

Monod, J., 1970, *Le hasard et la nécessité*, Le Seuil.

Morange, M., 1994, *Histoire de la biologie moléculaire,* Editions La Découverte.

Morange, M., 2016, *Une histoire de la biologie*, Points.

Nadeau, R., 1999, *Vocabulaire technique et analytique de l’espistémologie*, Presses Universitaires de France.

Norman, D., 2013, “Charles Darwin’s Geology: The Root of His Philosophy of the Earth”*, The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought, op. cit*., pp. 46-55.

Nordmann, A., 1992, “Darwinians at War: Bateson’s Place in Histories of Darwinism”, *Synthese* 91, pp. 53-72.

Olby, R., 1979, “Mendel, no Mendelian ?”, *History of Science* 17, pp. 53-72.

Orgogozo, V., Peluffo, A. E, Morizot, B., 2016, “The Mendelian Gene and the Molecular Gene: two Relevant Concepts of Genetic Unit”, *Current Topics in Developmental Biology* 119, pp. 1-26.

Ozgul, A., Tuljapurkar, S., Benton, T. G. *et al.,* 2009, “The Dynamics of Phenotypic Change and the Shrinking Sheep of St. Kilda”, *Science* 325, pp. 464-467.

Peluffo, A. E., 2015, “The Genetic Program: Behind the Genesis of an Influential Metaphor”, *Genetics* 200, pp. 685-696.

Prindle, D. F., 2009, *Stephen Jay Gould and the Politics of Evolution*, Prometheus Books.

Provine, W., 1971, *The Origins of Theoretical Population Genetics*, Chicago University Press.

Piersma, T. et Drent, J., 2003, “Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design”, *Trends in Ecology and Evolution* 18, pp. 228-233.

Piggliucci, M. et Muller, G. B., 2010, *Evolution: The Extended Synthesis*, ouvrage collectif sous la direction de M. Piggliucci et G. B. Muller, MIT Press.

Ragsdale, E. J., Muller, M. R., Rodelsperger, C. *et al.*, 2013, "A Developmental Switch Coupled to the Evolution of Plasticity Acts through a Sulfatase", *Cell* 155, pp. 922-933.

Rheinberger, H.-J., 2005, "Reassessing the historical epistemology of Georges Canguilhem", *Continental Philosophy of Science,* ouvrage collectif sous la direction de C. Gutting, Blackwell, pp. 187–197.

Salmon, W.,1989, *Four Decades of Scientific Explanation*, University of Minnesota Press.

Schaeffer, B., Hecht, M. K. et Eldredge, N., 1972, "Phylogeny and Paleontology", *Evolutionary Biology,* ouvrage collectif sous la direction de T. Dobzhansky, M. K. Hecht et W. C. Steere, Appleton-Century-Crofts, pp. 31-46.

Schopf, T. J. M., 1981, "Punctuated Equilibrium and Evolutionary Stasis", *Paleobiology* 7, pp. 156-166.

Schilthuizen, M., 2014, *Nature's Nether Regions: What the Sex Lives of Bugs, Birds, and Beasts Tell Us About Evolution, Biodivers ity, and Ourselves,* Viking Penguin.

Sepkoski, D., 2009, "The Emergence of Paleobiology", *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology* ouvrage collectif sous la direction de D. Sepkoski et M. Ruse, Chicago University Press, pp. 15-42.

Sepkoski,D., 2012, *Re-reading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline,* Chicago University Press.

Sepkoski, D., 2013, "Evolutionary Paleontology", *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought, op. cit.*, pp. 353-360.

Simpson, G. G., 1944, *Tempo and Mode in Evolution*, Columbia University Press.

Sober, E., 2011, *Did Darwin Write the Origin Backwards?: Philosophical Essays on Darwin's Theory*, Prometheus Books.

Standen, E. M., Du, T. Y, Larsson, H. C. E., 2014, "Developmental plasticity and the origin of tetrapods", *Nature* 513, pp. 54-60.

Sterelny, K., 2007, *Dawkins vs Gould: Survival of the Fittest,* deuxième édition, Icon Books.

Suzuki, Y. et Nijhout, F. H., 2006, “Evolution of a Polyphenism by Genetic Accommodation”, *Science* 311, pp. 650-652.

Théry, F., 2015, “Explaining in Contemporary Molecular Biology: Beyond Mechanisms”, *Explanation in Biology: An Enquiry Into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences, op. cit.*, pp. 113-134.

Tabery, J., Piotrowska, M. et Darden, L., 2016, "Molecular Biology”, *The Stanford Encyclopedia of Philosophy, op. cit.*, http://plato.stanford.edu/archives/spr2016/entries/molecular-biology (article téléchargé en mars 2016).

Venditti, C., Pagel, M., 2014, “Plenty of room for punctuational change”, *Trends in Ecology and Evolution* 29, pp. 71-72.

West-Eberhard, M-J., 2003, *Devlopmental Plasticity and Evolution,* Oxford University Press.

West-Eberhard, M-J., 2005, “Phenotypic Accommodation: Adaptive Innovation Due to Developmental Plasticity”, *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 304B, pp. 610-618.

Whewell, W., 1832, “Lyell’s *Principles of Geology”, Quaterly Review* 2, pp. 103-132.

Wittkopp P. J., Stewart E. E., Arnold L. L. *et al.*, 2009, “Intraspecific poly- morphism to interspecific divergence: genetics of pigmentation in Drosophila”, *Science* 326, pp. 540–544.

Woodward, J., 2010, “Causation in biology: stability, specificity, and the choice of levels of explanation.” *Biology & Philosophy* 25, pp. 287-318.

Woodward, J., 2014, ”Scientific Explanation", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, ouvrage collectif sous la direction de E. N. Zalta, http://plato.stanford.edu/archives/win2014/entries/scientific-explanation/ (article téléchargé en décembre 2015).

Wund, M. A., Baker, J. A., Clancy, B. *et al.*, 2008, “A Test of the “Flexible Stem” Model of Evolution: Ancestral Plasticity, Genetic Accommodation, and Morphological Divergence in the Threespine Stickleback Radiation”, *The American Naturalist* 172, pp. 449-462.

Yassin, A., Bastide, H., Chung, H. *et al.,* 2016, "Ancient balancing selection at tan underlies female colour dimorphism in *Drosophila erecta*", *Nature Communications* 7, 10400.