

JEAN GAYON

DARWIN ET L'APRÈS-DARWIN :

Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle



ÉDITIONS
KIMÉ

Jean Gayon

Darwin et l'après-Darwin

Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle



1992

Présentation

L'hypothèse centrale de la théorie de la sélection naturelle, dans la forme très contraignante que lui avait donnée Darwin, s'est vite trouvée exposée à des difficultés internes redoutables. La sélection darwinienne n'était pas en effet compatible avec toutes les hypothèses concevables sur l'hérédité. Ce livre a pour objet de reconstituer la longue crise principielle de l'hypothèse de sélection naturelle, les étapes de sa résolution, les traits du darwinisme théorique rénové qui a émergé de la rencontre avec la génétique.

L'auteur

Jean Gayon

Jean Gayon est professeur d'histoire et philosophie des sciences à l'université de Bourgogne (Dijon).

Table des matières

Introduction

Première partie. L'hypothèse darwinienne

Présentation

Chapitre I. Wallace et Darwin : enjeux d'un désaccord

I - De la modification des espèces naturelles chez Wallace et chez Darwin : une théorie comparable, deux hypothèses hétérogènes

II - Wallace et le refus du modèle domestique

III - Darwin : pertinence du modèle domestique pour le naturaliste

Chapitre II. Ontologie de la sélection

I - Les deux aspects du problème des entités affectées par la sélection naturelle

II - Nature des entités sélectionnées

III - Pour le bien de qui la sélection naturelle agit-elle ?

Chapitre III. Les objections de Fleeming Jenkin et le dilemme darwinien

I - Les objections de Jenkin

II - Le dilemme darwinien

Deuxième partie. La sélection sous les fourches caudines de l'hérédité : soixante ans de crise principielle

Présentation

Chapitre IV. Galton : “hérédité”

I - Physiologie spéculative de l'hérédité

II - De la théorie statistique de l'hérédité à l'hérédité ancestrale

Chapitre V. Sélection et régression chez les post-darwiniens

I - *Panmixie* : évolution régressive et sélection naturelle chez August Weismann

II - La critique galtonienne de la sélection darwinienne

Chapitre VI. La démonstration de la sélection naturelle (1)

La démonstration de la sélection naturelle : vue d'ensemble

La stratégie de corroboration indirecte : le cas exemplaire du mimétisme

L'hypothèse de sélection et le mimétisme batésien

L'hypothèse de sélection et le mimétisme müllérien

Chapitre VII. La démonstration de la sélection naturelle (2)

I - Les biométriciens et le “fait” de sélection naturelle

II - Aspects théoriques du darwinisme biométricien (Pearson)

Chapitre VIII. La démonstration de la sélection naturelle (3)

I - Les critiques mutationnistes de la sélection

II - Les effets du mendélisme sur la théorie de la sélection

III - La génétique aux prises avec la variation continue : réhabilitation du darwinisme orthodoxe

Troisième partie. La théorie génétique de la sélection

Présentation

Chapitre IX. De la sélection dans la génétique théorique des populations

I - La fondation des modèles : le débat constitutif de la génétique des populations

II - Algorithmes et images : théorème fondamental de la sélection naturelle et topographies adaptatives

Chapitre X. L'empirique et le formel

I - Du formel à l'empirique : la génétique des populations naturelles et expérimentales

II - Le problème des coefficients de sélection : un irréductible résidu spéculatif

III - De l'empirique au formel : le défi de l'évolution moléculaire

Conclusion

Bibliographie

Index des noms de personnes

Introduction

Quelque tortueuse qu'ait été l'histoire des théories darwiniennes de l'évolution, il est possible de désigner l'engagement conceptuel commun qui les rassemble depuis la publication de *l'Origine des espèces*. Est "darwinienne" toute interprétation de l'évolution comme modification graduelle des espèces, orientée de manière prédominante par un processus de sélection naturelle opérant sur un champ de variation intra-populationnelle.

De ce schème gradualiste et pansélectionniste, on entend souvent dire, depuis les années 1980, qu'il est sur le déclin.^[1] L'objet de ce livre n'est cependant pas d'analyser cette crise contemporaine.^[2] Si la crise actuelle retient notre attention au seuil de notre investigation, c'est parce qu'elle fait écho à celle, autrement plus grave, qui a de bonne heure affecté l'évolutionnisme darwinien. Assez curieusement, cette crise précoce a été le plus souvent ignorée des critiques modernes. Comme l'ajustement noté P.J. Bowler dans *L'Éclipse du darwinisme*^[3], trop d'opposants modernes au darwinisme ont tendance à se présenter comme luttant contre un dogme que la communauté scientifique n'aurait jamais sérieusement mis en question, accréditant ainsi l'idée que la théorie de la sélection se serait paisiblement et continûment développée depuis Darwin. De là résulte une image anhistorique et monotone du "darwinisme", qui tourne souvent en procès de "non-scientificité". Cette monotonie supposée de la rationalité

darwinienne est pour beaucoup dans la floraison d'une littérature épistémologique qui, à la suite de Karl Popper, a développé un reproche d'"infalsifiabilité" à l'encontre de la théorie de la sélection naturelle. Bien que l'argument de Popper, et ses nombreuses péripéties, n'aient pas toujours été bien compris, il a beaucoup contribué à renforcer la représentation du darwinisme comme un grand mythe moderne : à l'instar de la psychanalyse ou du marxisme, le darwinisme serait étranger à la sphère de la rationalité scientifique, pour n'avoir trouvé sa vitalité que dans une série indéfinie de confirmations, sans avoir jamais sérieusement affronté l'épreuve de l'infirmité. ^[4]

Or cette image épistémologique ne résiste guère elle-même à une analyse historique. Le darwinisme théorique du vingtième siècle est en réalité né d'une crise dont on imagine mal aujourd'hui la durée et l'intensité. Dans les premières années de ce siècle, il était courant d'évoquer la "mort" du darwinisme en tant que modèle explicatif de l'évolution biologique. ^[5] E. Nordenskiöld, dans sa monumentale *Histoire de la biologie*, n'hésitait pas en 1924 à consacrer un développement entier au *déclin du darwinisme*, ^[6] et à conclure l'ouvrage entier sur ces propos :

"Nous devons clore la discussion du problème de l'évolution par une série de questions sans réponse, pour autant qu'on prenne en considération les temps présents. La première est celle de la sélection : on doit considérer comme prouvé qu'elle n'opère pas dans la forme imaginée par Darwin. Mais existe-t-elle en quelque manière que ce soit ? (...) Cette compétition entre les individus, en quoi

Haeckel reconnaissait la vraie sélection – existe-t-elle seulement, ou bien ne serait-elle pas imaginaire, comme l'a soutenu O. Hertwig ? (...) À cette question et à bien d'autres, l'avenir répondra. Nous avons ainsi suivi l'histoire de la biologie jusqu'à nos jours ; notre tâche est accomplie." [7]

De tels propos n'ont rien d'original. Au contraire, ils reflètent un sentiment largement exprimé dans la littérature évolutionniste, de 1890 à 1930 au moins. Mais il convient de noter le sens précis que revêtait l'idée de "déclin du darwinisme" dans ce contexte. Il ne s'agissait point de mettre en cause le prestige du naturaliste Darwin, ni sa vision évolutionniste de la biologie, ni même l'intérêt de l'hypothèse de sélection naturelle. Le déclin du darwinisme était pratiquement toujours attribué à une infirmation expérimentale de l'hypothèse de "sélection naturelle" au sens très restrictif où l'avait entendue l'auteur de *l'Origine des espèces*, c'est-à-dire un facteur d'évolution progressive, [8] agissant de manière graduelle [9] sur des variations infinitésimales, [10] et constituant la "*puissance dominante*" dans la modification des espèces. [11] Dans *La genèse des espèces animales* (1932), Lucien Cuénot a très clairement résumé ce qui du darwinisme a semblé mort à une majorité de biologistes dans les premières décennies du vingtième siècle :

"Il faut abandonner complètement cette partie de l'hypothèse darwinienne concernant l'effet lent, invisible et sûr de la sélection sur la variabilité flottante, capable de déterminer peu à peu une évolution de l'espèce dans un sens de perfectionnement." [12]

Comme on le verra amplement dans le cours de cette étude, le

constat de désuétude du darwinisme était lié à l'idée qu'une sélection lente et graduelle était devenue incompatible avec la nouvelle approche expérimentale des faits d'hérédité. C'est pour cette raison que, plusieurs décennies durant, le noyau théorique de l'évolutionnisme darwinien a fait l'objet d'une suspicion dominante. Or dans la mesure où c'est précisément ce noyau dur qui s'est trouvé réhabilité d'abord dans la spéculation théorique de la génétique des populations (à partir des années 1920), puis dans ce qu'on a appelé à partir des années 1940 la "synthèse moderne",^[13] l'historien et l'épistémologue sont sérieusement confrontés au problème de l'identité théorique de cette tradition d'explication évolutionniste qu'on appelle "darwinisme". Julian Huxley a très suggestivement parlé d'*"éclipse du darwinisme"* pour exprimer l'effacement temporaire du schéma de sélection graduelle.^[14] Mais, tout entier investi dans l'œuvre de restauration, il estimait que la rumeur de la "mort" du darwinisme tenait plus de la légende que de la réalité.^[15] Mais un tel jugement était trop situé pour être historiquement serein. En réalité, avec le recul du regard historien, la crise du darwinisme autour des années 1900 fut assez profonde pour qu'il soit légitime de se demander s'il y a commensurabilité entre l'univers théorique de la doctrine de la sélection naturelle chez Darwin et celui du "darwinisme" rénové qui s'est construit à partir des années 1920.

L'ambition de ce livre est de montrer que "l'éclipse" qui a affecté le darwinisme aux alentours des années 1900 mérite une reconstruction rationnelle, même si celle-ci n'épuise pas – loin de là – les narrations historiques que l'on peut donner du "darwinisme". Pour donner corps à cette ambition, il convenait

d'examiner avec attention les antécédents et les conséquents de l'“éclipse”. C'est pourquoi notre étude déborde largement en amont et en aval l'épisode de déclin. Nous nous sommes en fait aventuré à dresser un panorama historique général de plus d'un siècle de théorie de la sélection. Considérant les prémices, il nous a semblé qu'il fallait chercher du côté de Darwin lui-même. La longue crise initiale du darwinisme n'a pas –ou pas seulement– résulté de facteurs extrinsèques, tels que des “résistances” ou des paradigmes évolutionnistes concurrents, elle a résulté de certaines difficultés intrinsèques de l'hypothèse darwinienne de sélection naturelle. Ces difficultés, liées pour la plupart au concept d'hérédité, étaient insolubles dans le contexte de la biologie expérimentale de l'époque. Elles ont cependant forcé les biologistes à creuser ce thème inédit, et à en faire une priorité pour la biologie expérimentale ; mais, par un singulier cheminement de l'histoire, la biologie de l'hérédité a semblé d'abord condamner l'hypothèse darwinienne, ouvrant une longue période de doutes sur la possibilité même de l'hypothèse centrale de Darwin. Lorsque, dans les années 1920, les choses apparurent sous un jour différent (celui d'une théorie *génétique* de la sélection), le principe darwinien fut sans doute restauré, mais au prix d'une dialectisation subtile. C'est pourquoi nous avons jugé nécessaire de clore ce livre en mettant à jour la structure et les tensions internes de la théorie moderne - ou génétique - de la sélection, une fois la crise fondatrice surmontée. En bref, en privilégiant le rapport entre hérédité et sélection, il nous a semblé qu'il y avait matière à proposer un scénario cohérent pour l'histoire d'un peu plus d'un siècle de *théorie* darwinienne. Sans doute ce parti pris nous a-t-il conduit à négliger de nombreux aspects conceptuels et historiques

importants du “darwinisme”. En contrepartie, nous pensons avoir clairement identifié le sillon conceptuel et expérimental majeur dans lequel s’est effectivement approfondi le darwinisme théorique. En le suivant, il nous a semblé possible d’embrasser d’un même regard le noyau théorique central de la théorie darwinienne de la modification des espèces, la longue crise qui l’a ébranlée tandis que se précisaient les contours de la science nouvelle de l’hérédité, et le darwinisme rénové qui en a résulté, et a finalement dominé la scène théorique de l’évolution au vingtième siècle.

Avant de préciser le scénario de reconstruction rationnelle qui domine l’ensemble de ce livre, il ne sera pas inutile de répondre à certaines objections de principe que le projet même pourrait légitimement susciter. Certaines de ces objections sont liées à l’état actuel de l’historiographie du darwinisme. D’autres relèvent de débats sur la méthodologie même de l’histoire des sciences : - il n’est aucunement évident que l’histoire des sciences soit, ou doive être, une “reconstruction rationnelle”.

Une première objection possible pourrait porter sur le critère que nous avons proposé pour identifier les théories “darwiniennes” de l’évolution : est “darwinienne” toute interprétation de l’évolution comme modification graduelle des espèces, orientée de manière prédominante par un processus de sélection naturelle opérant sur un champ de variation intra-populationnelle. Outre qu’une telle formule utilise certains mots (“évolution” et “population”) ^[16] peu conformes à la lettre des écrits de Darwin, elle peut sembler

bien restrictive au regard de ce qui s'est effectivement affirmé comme "darwinien" dans la science, et plus généralement dans la culture des dix-neuvième et vingtième siècles. En effet, le "darwinisme" a manifestement été, pour utiliser une expression de Michel Foucault,^[17] une "formation discursive" majeure dans l'histoire contemporaine, avec d'innombrables ramifications dans bien des champs de spéculation et de pratique sociale. Tout historien dont l'intention serait d'embrasser la totalité des manifestations historiques du "darwinisme" devrait d'abord faire face à l'extrême hétérogénéité de celles-ci. Cette remarque, évidente pour les idéologies sociales qui se sont prévaluées du qualificatif de "darwinien",^[18] l'est aussi pour la théorie proprement biologique de l'évolution. Or de ce dernier point de vue, une littérature considérable s'est développée depuis quelques années sur la "réception" du darwinisme dans les diverses communautés scientifiques nationales à la fin du dix-neuvième siècle.^[19] Le bilan de ces enquêtes est aujourd'hui assez clair : bien que la diffusion des écrits de Darwin ait été rapide et précoce dans la plupart des communautés scientifiques nationales, il s'est aussi très rapidement constitué des versions théoriques extrêmement hétérogènes, voire incompatibles, de l'interprétation "darwinienne" de l'évolution. Dans cette perspective, la définition étroite que nous avons donné de l'engagement théorique darwinien est irrecevable. Par exemple, il a très tôt existé des versions saltationnistes du darwinisme, de même que des interprétations de la "lutte pour l'existence" comme opérant de manière prépondérante *entre* les espèces plutôt qu'en leur sein. Bien d'autres distorsions cruciales de la doctrine darwinienne pourraient être relevées. Elles imposent la

conclusion que si l'*Origine des espèces* a très vite été reconnue comme un écrit exemplaire pour la science de l'évolution organique, le "darwinisme" n'en est pas moins demeuré pendant très longtemps une tradition profondément hétérogène. ^[20]

À cette objection, notre réponse est simple. Nous ne nions pas l'intérêt d'une stratégie comparatiste dans l'étude de ce qui s'est effectivement réclamé du "darwinisme". Les études sur la "réception" des idées darwiniennes ont de fait ouvert l'un des chapitres les plus féconds de l'histoire contemporaine de la biologie. Mais nous revendiquons l'égale légitimité historique d'une autre approche, plus sensible au destin expérimental des hypothèses formulées par Darwin. Or de ce point de vue, l'histoire montre que la théorie de la sélection n'a cessé de s'approfondir comme étude de la variation héréditaire intra-populationnelle, et de la modification graduelle des espèces. La biométrie d'abord (à la fin du dix-neuvième siècle), puis la génétique des populations, enfin la "théorie synthétique de l'évolution", ont constitué des phases d'approfondissement de ce sillon théorique, celui-là même qui était crucial, autant qu'expérimentalement problématique, pour Darwin. C'est en fait cette approche-là de l'évolution qui s'est confirmée toujours davantage depuis plus d'un siècle comme science "darwinienne" de l'évolution biologique. S'il n'en était pas ainsi, l'on ne comprendrait pas les attaques que certains biologistes contemporains ont développé à l'encontre du "paradigme darwinien". Lorsque par exemple les avocats de la théorie des "équilibres ponctués", ou ceux d'une théorie "épigénétique" de l'évolution, critiquent l'orthodoxie "darwinienne", ils visent très explicitement une approche de

l'évolution biologique dominée par l'étude génétique de la variation intra-populationnelle, et par la conviction qu'un processus de sélection opérant à ce niveau est le *primum movens* d'une modification graduelle des espèces. Aussi bien la reconstruction que nous proposons de l'histoire de la *théorie* darwinienne de la sélection a-t-elle une authentique épaisseur historique. Attentive à la profondeur conceptuelle propre du temps de l'histoire des sciences, elle n'est pas moins "historienne" que la reconstruction des contextes sociologiques (disciplinaires, institutionnels ou culturels) dans lesquels le darwinisme en général s'est développé.

L'historiographie disponible du darwinisme peut susciter une seconde objection. L'un des arguments fondamentaux de ce livre est que la théorie moderne de la sélection est née d'une longue crise originaire, dont on peut identifier les prémices dans la pensée même de Darwin, et qui n'a guère été surmontée qu'aux alentours de 1920. À une telle présentation des choses, on pourrait objecter que s'il y a eu crise de l'explication évolutionniste, il est artificiel de la concentrer sur l'histoire interne de la théorie darwinienne de la sélection, en négligeant le climat général d'incertitude et de conflit qui a caractérisé la biologie évolutive dans son ensemble du milieu du dix-neuvième siècle aux années 1930. Dans un beau livre déjà mentionné,^[21] P. J. Bowler a interprété cette période d'"éclipse du darwinisme" dans un langage emprunté à l'épistémologie de Thomas Kuhn. Selon celui-ci, les historiens des sciences comme les épistémologues seraient bien inspirés de s'intéresser un peu moins à la *structure logique* des théories scientifiques, et davantage à leur dimension *paradigmatique*, c'est-à-dire à leur valeur de modèles exemplaires pour une

activité scientifique “normale” de résolution d’énigmes.^[22] En outre Kuhn a soutenu que l’établissement d’un nouveau paradigme a toujours pour condition préalable et nécessaire une période de crise. Dans une telle période, la recherche a l’allure d’une suite d’échecs patents de l’activité normale de résolution de problèmes, et l’on assiste à une prolifération de constructions théoriques distinctes échafaudées pour rendre compte des mêmes données.^[23] Autrement dit, dans les temps de crise qui précèdent l’émergence d’un nouveau paradigme, il n’y a pas à proprement parler de paradigme, mais un état d’insécurité théorique, caractérisé par un conflit aigu entre des théories concurrentes, aucune n’étant assez consolidée pour servir de point de départ à une activité ordinaire de recherche. Appliquant ces catégories épistémologiques à l’histoire de l’évolutionnisme post-darwinien, Bowler a interprété l’“éclipse du darwinisme” autour de 1900 comme liée à une période de profonde incertitude théorique chez les évolutionnistes. Pendant quelques décennies, la pensée évolutionniste aurait été caractérisée par de grandes alternatives doctrinales l’orthogénèse, le néo-lamarckisme, le mutationnisme. Dans cette perspective, la crise précoce du darwinisme apparaît comme un effet du partage du champ théorique évolutionniste entre des théories concurrentes dont aucune ne parvenait à s’imposer ; autrement dit, cette crise est attribuée à un climat général d’éclectisme et de scepticisme à l’égard de la théorie de l’évolution.

Nous ne contestons pas la pertinence sociologique de cette analyse. Elle nous semble cependant insuffisante pour comprendre la crise de l’interprétation darwinienne de l’évolution autour de 1900. Sans doute l’émergence de

puissantes écoles anti-darwiniennes permet-elle d'évaluer l'effacement et le déclin temporaires de la théorie de la sélection naturelle dans cette période. ^[24] Mais on ne peut pour autant réduire la crise de la théorie darwinienne à un effet de concurrence avec des théories rivales comme le néo-lamarckisme ou l'orthogénèse. La théorie de l'évolution par sélection naturelle n'a pas été simplement "éclipsée" par des doctrines évolutionnistes qui étaient autant ou davantage dans l'air idéologique du temps, elle a connu une véritable crise théorique interne, sur des objets bien spécifiés, crise qui s'est trouvée ultérieurement surmontée. C'est à ce titre qu'une reconstruction rationnelle de l'histoire de la théorie de la sélection nous semble possible, et souhaitable.

Ceci nous amène à considérer enfin l'objection de principe touchant à la méthodologie même de l'histoire des sciences. Il ne va pas de soi que l'histoire des sciences soit une "reconstruction rationnelle". Aussi convient-il de préciser la portée de notre engagement méthodologique dans le cas particulier de l'objet examiné dans ce livre. Notre entreprise se distingue par une attention toute particulière pour les difficultés conceptuelles et empiriques qu'a rencontrées la théorie darwinienne de la sélection. À ce titre, elle se situe délibérément dans la perspective d'une histoire épistémologique. Le propre d'une telle approche de l'histoire des sciences est d'assumer la question difficile de la validité des théories. Nous admettons comme postulat méthodologique qu'*entre autres*, mais *avant tout*, la science est une activité visant à résoudre des problèmes. ^[25] Ceci signifie que, quelle que soit l'ampleur des déterminations sociologiques et idéologiques d'un certain champ de recherche, il doit être

possible de décrire l'histoire d'une théorie scientifique comme une entreprise dans laquelle *certain*s des problèmes posés le sont d'une manière susceptible de recevoir une solution. Une telle attitude est bien entendu toujours rétrospective, car, comme on l'a souvent dit, l'historien de la science ne peut se passer d'une "norme de référence". ^[26] Mais par là même, elle voit dans l'histoire des sciences une discipline empirique, car rien ne garantit jamais a priori que tel ou tel aspect de l'histoire des sciences puisse faire l'objet d'une reconstruction rationnelle.

Il ne faut point au demeurant exagérer la portée de tels commentaires méthodologiques. Bien que nous empruntions l'expression de "reconstruction rationnelle" au philosophe Imre Lakatos, ^[27] nous n'admettons point avec lui que la reconstruction puisse aller au-delà de l'évidence historique et suggérer que les choses *devaient* se passer ainsi. Aussi bien, s'agissant de l'histoire de la théorie de la sélection, nous accorderons une large place aux hésitations fondamentales rencontrées par ceux qui ont construit la rationalité du principe de sélection naturelle. Mais nous insisterons particulièrement sur celles des difficultés théoriques ou expérimentales qui se sont révélées susceptibles de recevoir une solution rationnelle, c'est-à-dire non spécifiquement liée aux conditions historiques particulières dans laquelle elles ont été rencontrées.

Ainsi comprise, une reconstruction rationnelle n'exclut aucunement par ailleurs une entreprise de reconstruction sociale de l'histoire des sciences. ^[28] Depuis quelque temps, les historiens des sciences ont trop opposé ces deux manières

d'aborder leur objet. Dans le cas particulier qui nous intéresse, il ne fait aucun doute que des concepts comme ceux d'hérédité, de population, de sélection ont été immergés dans l'histoire la plus "sociale", et souvent la plus "idéologique" qui soit. Aussi bien trouvera-t-on dans notre étude mainte allusion à des éléments de contexte susceptibles d'éclairer et d'encadrer la reconstruction rationnelle. Il eût été inconcevable par exemple d'analyser les contributions de l'école statistique et biométrique anglaise sans prendre en compte l'engagement prioritaire de certains de ses fondateurs dans le mouvement eugéniste. Mais précisément, dans cette littérature parfois si tristement ancrée dans l'idéologie, nous avons cherché les indices d'une rationalité susceptible de dépasser l'idéologie. L'évolutionnisme et la génétique du vingtième siècle ont de fait absorbé l'héritage biométricien.

Notre position méthodologique est donc la suivante. L'histoire des sciences, comme toute histoire, est "sociale" : toute activité scientifique se développe dans des conditions sociales et historiques déterminées ; mais ceci ne signifie point que la validité des connaissances soit rigidement dépendante des conditions dans lesquelles ces connaissances se sont construites. Ce parti pris peut aussi se formuler ainsi : si l'on ne veut point que l'histoire des sciences se perde dans la relativité des coutumes et des croyances, si l'on ne veut point non plus la soustraire à l'histoire ordinaire des hommes, il faut lui reconnaître une certaine profondeur temporelle, et éviter de penser que l'ignorance de l'état présent de la science soit toujours bénéfique à l'historien. ^[29] Seuls certains épisodes de l'histoire de ce que les hommes appellent "science" résistent à l'épreuve de la profondeur temporelle. Ce sont eux qui

méritent une reconstruction rationnelle. La théorie de la sélection, telle qu'elle s'est développée depuis 1859, nous a semblé requérir une telle entreprise. Ni plus, ni moins.

Ces préalables méthodologiques étant faits, il est temps de présenter le scénario qui domine l'ensemble de notre investigation historique. L'hypothèse directrice de notre enquête s'appuie sur un constat : en dépit de l'évidence intuitive du principe de sélection naturelle, il n'a pas fallu moins de sept à huit décennies pour que le principe soit établi dans sa réalité empirique et dans sa possibilité théorique.

Dans une réunion de la section de zoologie de la Société royale de Londres en 1937, D.M.S. Watson ouvrait une session consacrée à "l'état présent de la théorie de la sélection naturelle" par les mots suivants :

"La théorie de la sélection naturelle est la seule explication de la production des adaptations qui soit en accord avec les travaux modernes sur l'hérédité, mais elle souffre de deux défauts majeurs : d'une part l'introduction d'hypothèses auxiliaires la rend capable d'expliquer théoriquement toute adaptation concevable ; d'autre part la portée et à vrai dire la validité de son postulat fondamental -un taux de mortalité sélective déterminé par une variation favorable- n'ont pas encore été établies" ^[30]

Bien que ces assertions aient été quelque peu malheureuses au moment même où elles ont été prononcées, elles résument très bien les trois difficultés qui ont obéré quatre-vingts ans de

théorie sélectionniste : la suspicion d'un principe *ad hoc*, la difficulté de concilier la théorie de la sélection avec celle de l'hérédité, et celle d'établir une preuve expérimentale de la sélection naturelle. Ce sont là, croyons-nous, des axes féconds pour une réévaluation de l'histoire de la théorie de la sélection naturelle.

Entre les trois difficultés qu'on vient de formuler, il existe un lien étroit qui se manifeste dès les débuts de la théorie de la sélection, chez Darwin lui-même.

Il convient de rappeler comment Darwin désignait et concevait la "théorie" dont l'*Origine des espèces* est l'exposé. Darwin voyait dans l'*Origine des espèces* un "long et unique argument" en faveur d'une unique "théorie".^[31] Une considération attentive du nom que Darwin donnait à cette "théorie", et de la méthode qu'il revendiquait explicitement, permet d'apercevoir le champ de problèmes qu'ouvrait cette théorie. Considérons d'abord le nom de la théorie dont l'*Origine des espèces* est l'argumentation. Il y a en premier lieu une thèse sur la signification généalogique de la classification : - la diversité de la vie est le produit d'une évolution graduelle et ramifiante. Cette thèse est formulée par Darwin sous le nom de "descendance avec modification". Rappelons au passage que l'anglais "descent" connote ce qu'en français on appellerait plus volontiers "l'ascendance" ou le "lignage", en tout cas l'idée d'une continuité généalogique. La thèse de la signification généalogique de la taxonomie est très vite devenue un "fait" pour la majorité des naturalistes. L'autre thèse de l'*Origine des espèces*, dit-on classiquement, est une hypothèse explicative sur le mécanisme producteur de la modification des espèces, à

savoir la sélection naturelle. Les deux thèses darwiniennes apparaissent au demeurant clairement dans le titre même de l'ouvrage : *De l'Origine des espèces par le moyen de la sélection naturelle*.

Cependant, cette présentation didactique rend mal compte du rapport étroit entre la théorie de la “descendance”, et celle de la “sélection naturelle”. Dans la conclusion de *L'Origine des espèces*, Darwin a très clairement désigné la théorie exposée dans son livre comme “*théorie de la descendance avec modification par la variation et par la sélection naturelle*”.^[32] De la théorie ainsi désignée, Darwin dit que le livre entier est l’“argument”. Pour apprécier le sens de cette dénomination, il convient de réaliser que l’auteur de *L'Origine des espèces* ne disposait pas d’une théorie claire et empiriquement fondée de l’hérédité. Bien qu’il ait invoqué sans cesse “le puissant principe d’hérédité”, sans lequel le concept de sélection naturelle était impensable,^[33] Darwin a souvent concédé que ce principe était totalement mystérieux,^[34] et qu’il devait se contenter d’une notion de l’hérédité comme ressemblance entre les membres d’une même lignée, autrement dit d’un concept généalogique de l’hérédité. Aussi ne faut-il pas s’étonner qu’apparaisse parfois sous la plume du naturaliste des allusions à sa grande théorie comme une théorie de “l’hérédité avec modification”.^[35] On comprend dans ces conditions que l’expression de “théorie de la descendance avec modification par la variation et par la sélection naturelle” recouvre une configuration théorique plus complexe que ne donnent à le penser les présentations didactiques classiques. Au lieu de dire qu’il y a dans la doctrine darwinienne un fait (la descendance commune) et une hypothèse causale (la

sélection naturelle), il nous semble préférable de dire que la périphrase par laquelle Darwin désigne sa théorie est le point de convergence de deux thèses dont aucune n'était intuitivement évidente pour l'auteur, pas plus que pour ses successeurs. La périphrase exprime en réalité deux idées différentes, quoiqu'inséparables dans le langage darwinien. La première, la plus littérale, est que la sélection naturelle est la cause de la modification des espèces et de leur diversification ; autrement dit la théorie de la sélection naturelle est une métathéorie de la classification,^[36] consistant à interpréter celle-ci par une hypothèse de transformation *et* de fractionnement des espèces. La seconde idée apparaît si l'on remplace "descendance" par "hérédité", en accord avec un usage que Darwin s'est lui-même autorisé. On a alors une théorie de l'*hérédité* modifiée par la *variation* et par la *sélection naturelle*. Envisagée sous cet angle, la théorie darwinienne est une théorie causale de la transformation des caractères.

Or si l'on y regarde attentivement, les trois termes de ladite théorie (variation, hérédité, sélection naturelle) faisaient problème pour une science empirique de la modification des espèces. L'hérédité et la variation faisaient problème car Darwin, ne pouvant avancer à leur égard que des conjectures, se trouvait ainsi en position inconfortable dans son ambition de satisfaire à l'exigence newtonnienne de proscrire la fiction et de n'invoquer pour expliquer que des "*verae causae*".^[37] En outre et surtout, il apparut très vite, en fait quelques années seulement après la publication de la première édition de *l'Origine*, que toutes les hypothèses sur la nature de l'hérédité n'étaient pas également compatibles avec l'idée de modification des espèces par sélection. Ainsi le principe de

sélection naturelle s'est-il trouvé très tôt en bute à une objection fondamentale : si l'hérédité était un prérequis du concept darwinien de sélection, on pouvait en vérité concevoir certaines hypothèses sur l'hérédité qui rendaient l'efficacité du processus de sélection extrêmement douteuse.

Mais dira-t-on, le concept de sélection naturelle lui-même était-il au moins plausible, sous réserve de postuler *quelque* sorte de variation héréditaire. Sans doute ; toutefois, même en faisant abstraction de cette difficulté, la théorie de la sélection naturelle présentait une autre difficulté méthodologique que les historiens ont insuffisamment remarquée, éblouis peut-être par le génie argumentaire de Darwin : - il n'existe aucune preuve empirique *directe* de l'efficacité de la sélection naturelle dans l'œuvre entière de Darwin. Nulle part, ni dans *l'Origine des espèces*, ni ailleurs, Darwin n'a établi un FAIT de sélection naturelle.

Ceci nous conduit naturellement à dire quelques mots de la méthodologie scientifique de Darwin. La méthode darwinienne a souvent été décrite comme un mélange subtil d'induction et de déduction, véritable casse-tête pour les épistémologues, puisqu'elle se situe à la fois en marge d'une pratique purement inductive de la science et en marge de la méthode expérimentale proprement dite. Il n'est pas indifférent que Darwin ait placé en exergue de la première édition de *l'Origine des espèces* un aphorisme de Bacon. Dans son *Autobiographie*, Darwin a rappelé cette allégeance, et précisé sa signification :

"J'ouvris mon premier carnet de notes en juillet 1837. Je travaillais selon les véritables principes baconiens,

recueillant sans théorie préconçue des faits de tous côtés, plus spécialement ceux qui se rapportaient aux espèces domestiques. Tout était bon : questionnaires imprimés, conversations avec des éleveurs ou des jardiniers qualifiés, lectures en tous genres. Quand je vois la quantité des livres que j'ai lus et résumés, sans compter les séries entières de revues et de comptes rendus, je reste surpris de mon labeur." ^[38]

"Comme, dans plusieurs de mes livres, j'ai utilisé à fond des faits observés par d'autres, et que j'ai toujours manipulé en même temps plusieurs sujets très différents, j'ai dû utiliser en permanence trente à quarante grands cartons, rangés dans des tiroirs étiquetés, et où je notais immédiatement toute référence, tout mémorandum. J'ai acheté beaucoup de livres, et j'y plaçais à la fin un index de tous les faits qui touchaient à mes recherches (...) Avant d'attaquer un sujet, je parcourais tous les index, dont je tirais un index général classé, puis grâce aux cartons adéquats, je pouvais disposer de toute l'information accumulée au cours de ma vie (...) Mon esprit ressemble désormais à une sorte de machine à moudre des lois générales à partir de grandes séries de faits." ^[39]

Ces confidences autobiographiques ont de quoi surprendre de la part d'un naturaliste qu'on présente traditionnellement comme un homme de terrain et comme un observateur perspicace. Elles révèlent en réalité une stratégie de recherche. Le grand principe méthodique darwinien (rappelé solennellement au seuil de l'exposé de l'hypothèse de la pangenèse en 1868) a toujours été de "ramener à un point de

vue unique les divers groupes de faits qu'il s'agit de relier entre eux".^[40] En cette formule, on reconnaît un vieux principe buffonien,^[41] qui prenait cependant chez Darwin une signification particulière. La stratégie darwinienne d'établissement des hypothèses a toujours consisté à argumenter selon deux axes complémentaires. Darwin estimait qu'il fallait d'abord montrer que les faits disponibles n'étaient pas compatibles avec les hypothèses alternatives, et rendre ainsi l'hypothèse plausible ; mais il convenait aussi d'examiner systématiquement *tous* les faits semblant faire exception à l'hypothèse, et montrer qu'en réalité l'hypothèse les expliquait. Cette méthode est celle-là même qui produit l'hypothèse de la sélection naturelle dans *l'Origine des espèces*, et l'hypothèse de la pangenèse dans la *Variation des animaux et des plantes*. Que la même démarche suscite l'admiration du lecteur contemporain dans le premier cas, et son étonnement dans le second cas, est une autre histoire. Il s'agit bien dans les deux cas de la même méthode : il n'y a de preuve empirique directe ni de la sélection naturelle ni de la pangenèse.

Ces observations sur le *nom* de la théorie transformiste soutenue par Darwin, et sur la méthode de celui-ci, circonscrivent assez clairement l'héritage de *problèmes* que Darwin laissait à ses successeurs. Il fallait d'abord trouver des preuves empiriques de la sélection naturelle. Très longtemps, la recherche de ces preuves s'est cantonnée dans la méthode même de Darwin : à savoir chercher des faits inexplicables par des hypothèses autres que la sélection naturelle. C'est ainsi que les phénomènes de mimétisme étaient donnés par Bates (1862), puis Wallace (1867),^[42] comme la première "preuve" de la sélection naturelle, car à la différence de tant d'autres

adaptations, il était *a priori* inconcevable de les expliquer par l'effet d'usage et de non-usage. Mais il est clair qu'il ne s'agissait là que d'une "illustration", ou au mieux d'une preuve indirecte du processus de sélection naturelle. ^[43] Or bien que l'immense majorité des biologistes darwiniens depuis 1859 aient adhéré à l'hypothèse de sélection en raison de son pouvoir explicatif, un tel genre de preuve par les conséquences ne pouvait suffire. À la différence de la physique fondamentale, où les "principes" sont d'authentiques axiomes, le "principe de sélection naturelle" est le résultat d'une déduction à partir d'un certain nombre de prémisses empiriques. Certaines de ces prémisses, comme par exemple l'idée d'une dysharmonie entre le taux de reproduction et la disponibilité des subsistances étaient parfaitement plausibles et documentâmes dans la science du dix-neuvième siècle ; mais il n'en allait aucunement de même pour les notions très particulières de l'hérédité et de variation requises par l'hypothèse darwinienne. L'hypothèse construite par Darwin exigeait pour être fondée une science expérimentale de la variation et de l'hérédité qui n'existait pas. On comprend dans ces conditions l'importance que revêtait l'élaboration d'une preuve empirique directe d'un processus de sélection naturelle. L'établissement d'une preuve empirique directe exigeait en réalité une clarification des ingrédients de l'hypothèse, et sa recherche se confondait avec celle d'une preuve de possibilité. Le problème majeur affronté par ceux des post-darwiniens qui ont tenté d'infirmer ou de confirmer le principe de sélection a été d'évaluer dans quelle mesure telle ou telle hypothèse sur la variation héréditaire était compatible ou non avec le principe construit par Darwin. Établir la possibilité de la sélection naturelle exigeait en

premier lieu d'en concevoir une formalisation mathématique. Sans elle, il était chimérique de maîtriser et comprendre les composantes complexes du concept de sélection (par exemple : taux de mortalité et taux de reproduction, distinction des effets de biais sélectifs et des effets de biais stochastiques, rapport entre sélection et système de croisement, etc.). C'est pourquoi les premières tentatives authentiques de preuve n'apparurent guère qu'avec les biométriciens, à la fin du dix-neuvième siècle. Mais il fallait en second lieu que la biologie expérimentale ait suffisamment clarifié les mécanismes de la variation et de la transmission héréditaires. Cette situation ne s'est guère réalisée qu'avec l'émergence du paradigme mendélien dans les deux premières décennies de ce siècle.

Il y a eu en réalité deux moments cruciaux dans la longue quête d'une *démonstration* de l'hypothèse de sélection naturelle. À l'école statistique et biométrique anglaise revient le mérite d'avoir réalisé une première exploration systématique des deux problèmes difficiles de la formulation quantitative de la théorie de la sélection naturelle, et de son articulation avec la théorie de l'hérédité. On ne peut comprendre la genèse du darwinisme du vingtième siècle si l'on contourne cette phase cruciale du post-darwinisme. Pendant trente années à peu près (1870-1900), c'est dans cette tradition de recherche que la théorie de la sélection a cherché son expression opératoire. L'histoire délicate de la statistique et de la biométrie anglaises de la fin du dix-neuvième siècle a toujours confronté les historiens (comme les évolutionnistes) à deux tentations contradictoires : tantôt l'on considère que ce fut une phase désuète du darwinisme, dont l'essentiel est de comprendre qu'elle a été dépassée, l'hermétisme statisticien

n'ayant été au mieux qu'un épisode de science phénoménaliste stérile, et au pire la façade d'une idéologie sociale transparente (l'eugénisme) ; tantôt au contraire on est intrigué par l'extrême exigence méthodologique de chercheurs comme Weldon et Pearson, et par la détermination avec laquelle ils ont entrepris de prouver à la fois la possibilité théorique et la réalité empirique de la sélection naturelle, en un temps où la plupart des évolutionnistes darwiniens, se contentaient de l'évidence "utilitariste" du principe darwinien, et de son universelle plausibilité. L'historien de la biométrie doit en fait comprendre comment la tradition de pensée qui a le plus sérieusement entretenu le modèle darwinien, et à vrai dire élaboré l'outil mathématique classique de théorisation de la sélection naturelle, ^[44] a aussi été celle qu'il a fallu surmonter pour jeter les bases du darwinisme du vingtième siècle.

Le second moment crucial dans la recherche d'une démonstration de l'hypothèse de sélection naturelle a consisté dans la synthèse du darwinisme et de la science expérimentale de l'hérédité dans les premières décennies de ce siècle. Cette synthèse n'allait pas de soi, et de fait ne s'est pas accomplie sans peine. La génétique mendélienne est d'abord apparue à beaucoup comme incompatible avec la théorie de l'évolution par sélection naturelle. Plus ou moins absorbé la mouvance de ce qu'on appelait alors la théorie "mutationniste" de l'évolution, le mendélisme apparut initialement comme un déni expérimental de l'hypothèse darwinienne, car en contraste avec la conception continuiste de la variation qui était celle de Darwin, il révélait la nature discontinue du matériel héréditaire, et semblait par là accréditer l'idée que la sélection ne pouvait guère que trier *a posteriori* des formes à la

construction desquelles elle ne contribuait en rien. Cependant c'est bien la génétique mendélienne qui a en définitive permis à l'hypothèse de sélection naturelle de sortir de sa longue crise originaire, en en lui conférant un statut expérimental et un pouvoir prédictif. Toutefois le darwinisme ainsi réhabilité, le darwinisme mendélisé, s'est aussi révélé être un darwinisme profondément remanié dans sa structure théorique.

Cet aperçu schématique suffit à définir le dessein général de ce livre. Il y est moins question de la *théorie* que de l'*hypothèse* de sélection naturelle. La *théorie* de la sélection naturelle a sans aucun doute dû son succès à sa remarquable capacité explicative, et à son pouvoir d'unification de l'histoire naturelle. C'est bien pourquoi Darwin a parlé d'un *principe* de sélection naturelle. L'*hypothèse* de sélection naturelle appelait en revanche une investigation difficile sur sa possibilité et sur sa réalité. La haute vulnérabilité de cette hypothèse, en particulier son extrême dépendance à l'égard de notions comme celles de variation et d'hérédité -qui n'ont pas de statut expérimental clair dans le naturalisme darwinien-, permet de comprendre la crise profonde dans laquelle s'est enfoncé très tôt le darwinisme théorique, alors même qu'il était adopté par tant de naturalistes en tant que méta-théorie de l'histoire naturelle. Dans ce livre, nous reconstruisons l'histoire spécifique de l'hypothèse de sélection naturelle ; autrement dit nous concentrons l'analyse historique sur le contenu de l'hypothèse centrale de Darwin, plutôt que sur la vaste reconstruction de l'histoire naturelle qui en constitue la *théorie*. C'est pourquoi l'hérédité occupe une place de premier plan dans notre enquête, car elle est incontestablement du côté des prérequis de l'hypothèse, non du côté de ses

conséquences.

Dans les deux premières parties, nous reconstituons la configuration conceptuelle dans laquelle s'est construite la réflexion sur le rapport entre sélection et hérédité, d'abord chez Darwin, puis dans la longue période de crise qui va de 1865 (année du premier texte de Galton sur l'hérédité) à la fin des années 1910 (qui marquent les commencements de la génétique des populations). Cette configuration conceptuelle ne peut manquer d'être étrange à un esprit contemporain. Les biologistes de la fin du dix-neuvième siècle et du début du vingtième siècle ont tous été plus ou moins explicitement hantés par l'idée que "le principe d'hérédité" pourrait éventuellement travailler comme une "force" contraire au grand principe d'évolution darwinien, soit que l'hérédité annule les effets de la sélection, soit qu'elle travaille comme une force de retour aux caractères ancestraux de l'espèce.

Nous montrerons d'abord que cette inquiétude est déjà perceptible dans les écrits même de Darwin. Dans la mesure où celui-ci a très étroitement lié le sort du principe de sélection naturelle à celui du "grand principe d'hérédité", sans disposer d'une représentation opératoire de celui-ci, il exposait sa théorie de la modification à être menacée par les concepts disponibles de l'hérédité, tous plus ou moins empreints d'une thématique du "retour". Cet aspect de la pensée darwinienne est d'une grande importance pour une histoire épistémologique. Loin d'être une vérité certaine *a priori* (comme l'était la réinterprétation spencérienne de la sélection naturelle comme "principe de la survie des plus aptes"), l'hypothèse précise construite par Darwin était assujettie à des

conditions qui l'exposaient à réfutation.

Dans notre seconde partie, nous examinerons comment, sous des noms et sous des formes théoriques variées, tantôt statistiques, tantôt anatomiques, tantôt expérimentales, la thématique du “retour” et de la “régression” fut la grande matrice conceptuelle de la crise post-darwinienne du principe de sélection. Sur ce concept archaïque, polymorphe et confus, les post-darwiniens ont concentré les difficultés de tous ordres qu'ils ont éprouvées dans leurs tentatives pour comprendre le rapport entre le “principe d'hérédité” et le “principe de sélection”. L'idée que ces deux principes pourraient être en concurrence a sans doute été l'obstacle conceptuel le plus redoutable que le concept de sélection ait dû surmonter pour trouver les voies de son intelligibilité. Toutefois c'est bien dans cette ambiance conceptuelle que s'est d'abord élaborée la théorie formelle (en l'occurrence statistique) de la sélection naturelle. Nous insisterons beaucoup à cet égard sur la critique galtonienne du concept darwinien de sélection, et sur l'épisode biométricien, qui nous ont semblé mériter une réévaluation. C'est cependant dans les premiers moments de la génétique mendélienne, au seuil des années 1900, que l'obstacle de la réversion devait se présenter une dernière fois. Avant de devenir la citadelle d'un darwinisme reconstruit, le mendélisme apparut d'abord à la majorité de ses promoteurs comme le coup de grâce porté au principe darwinien. C'est pourquoi nous porterons une attention particulière à la subtile réélaboration théorique réciproque à laquelle le darwinisme et le mendélisme furent en définitive contraints.

Une fois élucidées les modalités et les raisons de la confusion

post-darwinienne, nous aborderons dans notre troisième partie l'univers théorique du darwinisme nouveau qui s'est mis en place à partir des années 1920, celui de la théorie génétique de la sélection naturelle. Dans cette dernière phase de notre enquête, nous nous attacherons à définir les contours d'un champ théorique enfin constitué, celui de la théorie spécifique de l'hypothèse de sélection. En dépit de son ancrage dans la biologie expérimentale de l'hérédité, en dépit aussi de son association étroite avec le néo-darwinisme du vingtième siècle, ce nouveau champ théorique, classiquement désigné comme "génétique des populations", a fondamentalement l'allure d'une science des conditions de possibilité de l'évolution organique.

Un mot, enfin, sur l'ambition limitée de l'enquête ici présentée. Nous ne prétendons pas avoir écrit l'histoire, mais *une* histoire du concept de sélection dans la théorie évolutionniste. D'une part, comme nous l'avons assez indiqué, cette histoire est fondamentalement celle de l'hypothèse de sélection naturelle, plutôt que celle de la *théorie* de la sélection naturelle en général. Par ailleurs, en privilégiant le sillon conceptuel de l'hérédité, plutôt par exemple que l'intelligibilité écologique ou biogéographique du principe darwinien, nous avons privilégié celui des aspects de la sélection naturelle qui, originellement le plus obscur, s'est révélé bien plus tard être le plus clair. Eussions-nous choisi la filière écologique, c'eût été sans doute le contraire.

Notes de l'introduction

[1] ↑ Voir par exemple S.J. GOULD, “Is a New and General Theory of Evolution Emerging ?” [1980].

[2] ↑ Nous avons analysé ailleurs cette crise contemporaine. Elle tient davantage — croyons-nous — à l’image rhétorique et philosophique que le darwinisme contemporain entretient de lui-même qu’à d’authentiques difficultés théoriques internes. (Voir J. GAYON, “Critics and Criticisms of the Modern Synthesis : the Viewpoint of a Philosopher” [1990]).

[3] ↑ P.J. BOWLER, *The Eclipse of Darwinism* [1983] p. 5.

[4] ↑ K. POPPER [1935, 1972, 1976, 1978, 1984, 1985, 1988].

[5] ↑ En témoigne par exemple un livre d’Eberhart Dennert, intitulé *Au chevet mortuaire du darwinisme*, publié en allemand paru en 1903, et traduit en anglais un an plus tard.

[6] ↑ E. NORDENSKIÖLD, *The History of Biology : A Survey*, 3ème partie, Chapitre 16, pp. 562-564, “Decline of Darwinism”.

[7] ↑ E. NORDENSKIÖLD, *ibid.*, pp. 562-564.

[8] ↑ “Ce principe de préservation, ou de survie des plus aptes, je l’ai appelé, par souci de brièveté, sélection naturelle ; il conduit au perfectionnement [improvement] de chaque créature, en relation avec ses conditions de vie organiques et inorganiques, et par conséquent, dans la plupart des cas, à ce qui doit être regardé comme un progrès [advance] dans l’organisation”. (C. DARWIN, *On The Origin of Species*, 5è éd., 1869, chap. IV, éd. M. Peckham, 1959, p. 145.)

[9] ↑ “La sélection naturelle ne peut agir qu’en prenant avantage de variations successives légères ; elle ne peut jamais effectuer un saut, mais doit progresser par les étapes les plus courtes et les plus lentes.” (C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859, p. 194)

[10] ↑ “La sélection naturelle ne peut agir que par la préservation et l’accumulation de modifications héritées petites et infinitésimales (infinitesimally small inherited modifications), chacune profitable à l’être préservé.” (C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859, p. 95).

[11] ↑ Cette thèse est posée dès l’introduction de la première édition de *l’Origine des espèces* (1859, p. 6) : “je suis convaincu que la sélection naturelle a été le moyen principal quoique non exclusif de modification”. Toutes les éditions ultérieures la reprennent, Dans la *Variation des animaux et des plantes* sous l’action de la domestication (1868), Darwin parle de la sélection (tout court) comme “puissance dominante” dans la modification des races domestiques comme dans celle des espèces à l’état de nature (chapitres 21 et 28). Enfin, dans la dernière édition de *l’Origine des espèces* (1872), il rappelle solennellement dans la chapitre conclusif qu’il n’a pas changé d’avis quant aux rôles respectifs de la sélection naturelle et des autres facteurs de modification des espèces, répétant la formule utilisée dans

l'introduction de la première édition (C. DARWIN, *On The Origin of Species*, 6^e éd., 1868, éd. M. Peckham, 1959, p. 747.)

[12] ↑ L. CUÉNOT, *La Genèse des espèces animales*, 3^eme édition (1932), p. 300.

[13] ↑ Les expressions de “Synthèse moderne”, et de “théorie synthétique de l'évolution” ont leur origine dans l'ouvrage de Julian HUXLEY intitulé *Evolution : the Modern Synthesis* (1942).

[14] ↑ J. HUXLEY, *Evolution : the Modern Synthesis* (1942), chapitre 1, §§ 22-28.

[15] ↑ Avec quelque ironie, J. Huxley commence ainsi son développement sur l'éclipse du darwinisme : “la mort du darwinisme a été proclamée non seulement du haut de la chaire, mais aussi au laboratoire biologique ; toutefois, comme dans le cas de Mark Twain, la rumeur semble avoir été grandement exagérée, car le darwinisme est aujourd'hui très bien portant” (*Evolution the Modern Synthesis*, 3^eme édition, 1974, p. 22).

[16] ↑ Le terme d’“évolution” n'apparaît que dans la conclusion de la sixième et dernière édition de l'Origine des espèces (1872). Darwin a en effet longtemps répugné à ce que sa théorie de la “descendance des espèces avec modification” soit désignée d'un nom associé au système philosophique de Spencer (sur ce point, voir les analyses exemplairement claires d'E. Gilson, *D'Aristote à Darwin et retour* (1971). Pour ce qui est de “population”, voir infra, Chap. I.

[17] ↑ M. FOUCAULT, *L'Archéologie du savoir* (1969), pp. 44-54.

[18] ↑ Sur cet aspect du “darwinisme”, on consultera avec fruit les actes du colloque *Darwinisme et société* organisé par P. Tort (1992).

[19] ↑ Il existe actuellement deux volumes collectifs de référence sur la question de la réception du darwinisme : Th.F. GLICK, *The Comparative Reception of Darwinism* (1974), et D. KOHN, *The Darwinian Heritage* (1985). Parmi les travaux approfondis sur telle ou telle tradition nationale, on relève tout particulièrement : Y. CONRY, *L'Introduction du darwinisme en France au XIX^eme siècle* (1974) ; W.M. MONTGOMERY, *Evolution and Darwinism in German Biology* (1975) ; J.R. MOORE, *The Post-Darwinian Controversies : A Study of the Protestant struggle to come to terms with Darwin and America, 1870-1900* ; R. MORENO, *La Polemica del darwinismo en México, Siglo XIX* (1984) ; E.J. PFEIFER, *The Reception of Darwinism in the United States, 1959-1880* (1957) ; D. P. TODES, *Darwin without Malthus : The Struggle for existence in Russian Evolutionary Thought* (1989) ; A. VUCINICH, *Science in Russian Culture, 1861-1917*, chapitre 14 (1970).

[20] ↑ R. M. Burian a suggestivement exprimé cet épisode de l'histoire de l'évolutionnisme en disant que le “darwinisme” de la fin du dix-neuvième siècle a bien été un “paradigme” au premier sens que Th. Kuhn a donné à ce mot (un modèle exemplaire de recherche scientifique), mais certainement pas au sens de “matrice disciplinaire”, avec tout ce que cela implique d'unification méthodique

d'un domaine de recherche (R. M. BURIAN, "The Influence of the Evolutionary Paradigm" (1988). Pour une discussion plus sceptique de l'intérêt de la catégorie épistémologique de "paradigme" pour l'histoire du darwinisme, voir J.C. GREENE, "The Kuhnian Paradigm and the Darwinian Revolution in natural history" (1971), et E. MAYR, "The Nature of the Darwinian Revolution" (1971). Sur les deux sens fondamentaux du mot "paradigme", voir la postface de la seconde édition anglaise de *La structure des révolutions scientifiques* (1970, trad. fr. 1972), "Reflections on my Critics" (1970), et "Second Thoughts on Paradigms" (1974).

[21] ↑ Cf supra, n. 3.

[22] ↑ Th. KUHN, *La structure des révolutions scientifiques* [1^{ère} éd. 1962], Chap. 1 & 2.

[23] ↑ *Ibid.*, Chap. 6.

[24] ↑ Les travaux les plus nombreux sur l'histoire des théories anti-darwiniennes ont porté sur le néo-lamarckisme. Sur les origines américaines de cette école, voir : R.W. DEXTER, "The Development of A.S. PACKARD, Jr, as a Naturalist and Entomologist" (1957) ; E.J. PFEIFER, "The Genesis of American Neo-Lamarckism" (1965) ; P.J. BOWLER, "Edward Drinker Cope and the Changing Structure of Evolution Theory" (1977) ; S.J. GOULD, "The Rise of Neo-Lamarckism in America" (1980). Le néo-lamarckisme français a fait l'objet d'un numéro spécial de la Revue de synthèse publié sous la direction de J. ROGER, sous le titre : *Les néo-lamarckiens français* (1979). Sur le psycho-lamarckisme, voir B. WILLEY : *Darwin and Butler : Two Versions of Evolution* (1949). Il convient enfin de rappeler la très belle étude de C. ZIRKLE sur les origines lointaines de la notion d'hérédité des caractères acquis et son histoire de l'antiquité à Darwin ("The Early history of the Ideas of the Inheritance of Acquired Characters and Pangenesis", 1946), ainsi que celle de L.I. BLACHER sur les développements modernes de la notion (*The Problem of the Inheritance of Acquired Characters*, 1982). Les études non-apologétiques ou non-polémiques sur les origines et les développements des théories orthogénétiques sont rares. Voir : D. OSPOVAT, "Perfect Adaptation and Teleological Explanation : Approaches to the Problem of the History of Life in the Nineteenth Century" (1978) ; P.J. BOWLER, "Theodor Eimer and Orthogenesis : Evolution by Definitely Directed Variations" (1979). On ne doit pas négliger par ailleurs les indices d'un évolutionnisme théiste. Bien qu'à la fin du dix-neuvième siècle, cette tradition se réduise souvent à une entreprise systématique de critique des thèses darwiniennes, on peut repérer les contours d'une doctrine. La difficulté de l'entreprise tient à ce que les historiens ont trop souvent exagéré la séparation institutionnelle de la religion et de la science, tout particulièrement dans l'Angleterre du dix-neuvième siècle, et dans le domaine des sciences naturelles. Le travail de référence sur ce genre de question est celui de J.R. MOORE, *The Post-Darwinian Controversies* (1979). L'œuvre et l'école de Louis AGASSIZ donnent par ailleurs une bonne idée de ce qu'a pu être, dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle, un évolutionnisme théiste. Voir : E. LURIE, *A Life in Science* (1960) ; R.W. DEXTER, "The Impact of Evolutionary Theories on the Salem Group of Agassiz Zoologists" (1979). Nous laissons de côté les

innombrables travaux sur la théologie naturelle avant Darwin (Pour une récapitulation de ces travaux, voir Ch. GILLISPIE, 1951 et G. LAURENT, 1988). Enfin bien entendu, l'ouvrage déjà cité de P.J. BOWLER, *The Eclipse of darwinism* (1983), demeure la meilleure synthèse disponible sur l'évolutionnisme anti-darwinien au tournant du vingtième siècle.

[25] ↑ Pour une analyse des implications de cette représentation de la science, voir : L. LAUDAN, *La Dynamique de la science* (1987).

[26] ↑ Voir par exemple : S. BACHELARD, "Épistémologie et histoire des sciences" (1968).

[27] ↑ I. LAKATOS, "Falsification and the Methodology of Scientific Research Programmes" (1970), "History of Science and its Rational Reconstructions" (1971).

[28] ↑ L'expression est de S. SHAPIN (1982).

[29] ↑ Voir sur ce point les remarques intéressantes d'E. HARRISON, dans "Whigs, prigs and historians of science" (1987).

[30] ↑ D.M.S. WATSON, "A Discussion on the Present State of the Theory of Natural Selection : Opening Address" (1937), p. 45.

[31] ↑ "As this volume is one long argument, it may be convenient to the reader to have the leading facts and inferences briefly recapitulated" (C. Darwin, *On the Origin of Species*, 1859, p. 459). L'affirmation que "l'Origine des espèces n'est qu'un long argument du début à la fin" est réitérée dans l'*Autobiographie* (Cf Trad. fr., p. 123).

[32] ↑ Cette formule est celle des deux dernières éditions de l'Origine des espèces. Dans la première édition, Darwin disait seulement : "théorie de la descendance avec modification par la sélection naturelle" (*The Origin of Species. A Variorum Text*, M. PECKHAM ed., 1959, p. 719). La formule se trouve au début du chapitre conclusif.

[33] ↑ Ceci apparaît bien dans la conclusion du chapitre de l'Origine des espèces consacré à la "sélection naturelle" (chapitre 4). Darwin y énumère les conditions de possibilité de la sélection naturelle. Outre l'existence de différences individuelles et d'une lutte pour l'existence, Darwin insiste sur "le puissant principe d'hérédité" (C. Darwin, *On the Origin of Species*, 1859, p. 127 ; trad. fr., p. 140).

[34] ↑ Voir par exemple *On the Origin of Species*, 1859, chapitre 1, p. 13 ; tr. fr. p. 14 : "les lois gouvernant l'hérédité sont quasiment inconnues".

[35] ↑ "Ce principe de l'hérédité avec modification [this principle of inheritance with modifications] nous permet de comprendre pourquoi des sections de genres, des genres entiers, et même des familles entières, se trouvent confinés dans les mêmes régions" (C. Darwin, *On the Origin of Species*, 1859, Chapitre 11, pp. 350-351 ; tr. fr. p. 428).

[36] ↑ Nous empruntons cette expression à Cz. NOWINSKI, “Biologie, théories du développement et dialectique” (1967).

[37] ↑ L’expression de “vera causa” est employée par Darwin aux chapitres 5 & 14 de *l’Origine des espèces* (1859). La notion est invoquée dans le contexte d’une critique de la théorie de la création indépendante des espèces. Communauté de descendance et sélection naturelle sont des verae causae en ce qu’elles ne sont pas seulement des suppositions, mais des causes dont l’existence est inférée à partir d’arguments empiriques indépendants. Sur l’idéal de la vera causa dans la genèse de l’argumentation darwinienne, et sur la tradition qui l’a transmise à Darwin (Newton, Reid, Lyell), voir M.J.S. HOOGE, “Natural Selection as a Causal, Empirical, and Probabilistic Theory” (1987).

[38] ↑ C. Darwin, *Autobiographie*, tr. fr., p. 99.

[39] ↑ *Ibid.*, pp. 121-122.

[40] ↑ C. DARWIN, *De la Variation des animaux et des plantes sous l’action de la domestication* (1868), tr. fr., chapitre 27, p. 381.

[41] ↑ Dans l’Histoire générale des animaux [1749], Buffon, s’interrogeant sur “le moyen caché que la Nature peut employer pour la reproduction des êtres” (BUFFON, *Œuvres philosophiques*, 1954, p. 243 A), indique qu’à une question de ce genre, on ne peut répondre que par des “hypothèses” (*ibid.*, p. 243 A-B). C’est dans ce contexte qu’intervient la célèbre formule : “Rassemblons des faits pour nous donner des idées” (*ibid.*, p. 238 B).

[42] ↑ H. BATES, “Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley” (1862) ; A.R. WALLACE, “Mimicry, and Other Protective Resemblances among Animals” (1867).

[43] ↑ “Nous avons là une excellente illustration du principe de sélection naturelle” (C. Darwin, *On the Origin of Species*, 4^e éd., 1866, Chap. 13 ; PECKHAM, 1959, p. 668).

[44] ↑ Les trois fondateurs de la génétique des populations ont chacun rendu un hommage appuyé à Galton et surtout à Pearson, quelles que soient les dissensions théoriques ou idéologiques qui ont pu les en éloigner. Ainsi, S. WRIGHT, dans la somme récapitulative qu’il a consacrée à *L’Evolution et la génétique des populations* (1968-1978) écrit-il : “Les méthodes développées par l’école biométrique sous la conduite de Pearson constituent l’un des piliers porteurs de la génétique des populations moderne” (Vol. I, 1968, p. 373). Il n’est pas inintéressant de noter que le premier des quatre volumes du magnum opus de Wright s’intitule précisément : “Genetics and Biometric Foundations”. De même HALDANE, dans l’appendice mathématique des *Causes de l’évolution* (1932) rappelle-t-il, le rôle pionnier et fondamental de Pearson dans la “théorie mathématique de la sélection naturelle” (pp. 171-172). Curieusement, FISHER, infiniment plus lié à Pearson par ses convictions eugénistes et par le rôle qu’il a assumé dans la statistique mathématique, est beaucoup plus discret. Cependant, dans le texte de 1918 où l’on

voit classiquement l'écrit fondateur de la génétique des populations, l'auteur commence aussi sur une référence à Pearson (Fisher, 1918, pp. 400-401).

Première partie.
L'hypothèse darwinienne

Présentation

Dans ce premier volet de notre enquête, nous commençons par caractériser la théorie darwinienne de la *sélection naturelle* en la comparant à la théorie analogue de la modification des espèces d'Alfred Russel Wallace. Nous verrons que si les deux auteurs ont soutenu une *théorie* comparable, leur *hypothèse* centrale n'était pas la même. Les historiens ont à cet égard sous-estimé certaines différences importantes qui séparaient les deux naturalistes. Entre les deux auteurs, il y a en effet deux différences explicites, revendiquées, et traditionnellement remarquées : 1°) l'un emploie le mot "sélection", l'autre ne le fait pas ; 2°) l'argumentaire darwinien s'appuie massivement sur une comparaison entre espèces domestiquées et espèces à l'état de nature. Or ces deux différences, bien connues, ont un rapport très étroit avec le parti-pris darwinien de mettre au premier plan l'hérédité des différences individuelles dans son concept de sélection. Corrélativement, la dissension entre Wallace et Darwin s'exprime dans une réflexion complexe sur la "réversion" : Wallace l'invoque contre une méthodologie fondée sur l'analogie domestique ; Darwin de son côté invoque l'analogie domestique pour répondre à l'objection de réversion, et faire valoir un concept de l'hérédité individuelle, qu'il juge plus pertinent que celui d'hérédité raciale, ou spécifique. (Chap. I).

L'importance de l'hérédité dans la pensée de Darwin l'a par

ailleurs conduit à une réflexion très rigoureuse sur la nature et le statut causal des entités impliquées dans le processus sélectif. La sélection darwinienne est une sélection opérant sur des *variations héréditaires individuelles*, à raison des chances de survie et de reproduction que celles-ci confèrent aux *organismes individuels*, et modifiant les *raças* ou *variétés*. C'est en vertu de ce schème ontologique exigeant que le principe darwinien est une conjecture exposée à la sanction de l'expérience, en contraste avec les conceptions plus aprioriques de la sélection que l'on peut reconnaître chez la plupart des lecteurs contemporains de Darwin, en particulier chez Spencer. C'est pourquoi nous consacrons un développement spécial à l'ontologie du concept darwinien de sélection naturelle (Chap. II).

Cependant, en liant le sort de l'hypothèse de sélection à l'hérédité individuelle, Darwin l'exposait à des difficultés insurmontables dans l'appareil théorique qui était le sien. Ces difficultés se révèlent tout particulièrement dans les remarquables objections adressées par l'ingénieur F. Jenkin en 1867 : dans un texte célèbre, mais rarement analysé avec le soin qu'il mérite, Jenkin a montré que, pensé en termes quantitatifs et en référence à une population, le concept darwinien d'hérédité revenait à postuler des forces de réversion qui rendent inefficace la sélection naturelle. Nous analyserons en détail l'argument de Jenkin, où Darwin a immédiatement reconnu la plus remarquable objection qu'on lui ait adressée. Dans cette objection, et dans les réponses que Darwin a tenté d'y apporter, nous identifierons les premiers signes clairs de la crise de l'hypothèse de modification des espèces par sélection (Chap. III).

Chapitre I. Wallace et Darwin : enjeux d'un désaccord

I - De la modification des espèces naturelles chez Wallace et chez Darwin : une théorie comparable, deux hypothèses hétérogènes

On sait que la théorie de la sélection naturelle fut, au nom près, conçue de manière indépendante par Charles Darwin (1809-1882) et Alfred Russel Wallace (1823-1913). L'épisode a été abondamment commenté.^[1] Nous nous contenterons d'en faire ressortir quelques aspects conceptuels et méthodologiques cruciaux pour la théorie de la sélection.

Il ne sera cependant pas inutile de débiter par une mise au point sur les faits. Bien que les querelles de priorité n'aient pas en elles-mêmes, en général, une importance théorique fondamentale en histoire des sciences, il arrive que la chronique soit un élément non-négligeable pour apprécier l'histoire épistémologique des concepts. Rappelons donc l'essentiel des faits. En 1858, Darwin reçut de Wallace, alors en expédition dans l'archipel Malais, un court essai intitulé : "Sur la tendance des variétés à s'écarter indéfiniment du type originel". Wallace demandait expressément à Darwin de

présenter l'essai à Charles Lyell, s'il estimait que le texte en valait la peine. L'essai de Wallace exposait une conception de la formation des espèces qui présentait des convergences étonnantes avec une théorie que Darwin appelait depuis longtemps théorie de la "sélection naturelle", mais dont il n'avait jamais publié la moindre esquisse. Dès réception du texte de Wallace (18 Juin 1858), Darwin écrivait à Lyell, puis à Hooker, tous deux informés au demeurant depuis longtemps de la réflexion propre de Darwin sur la modification des espèces. Dans ces correspondances, Darwin exprimait son étonnement devant la coïncidence entre les idées exposées par Wallace et les siennes propres, ainsi que sa déception d'être devancé. Il manifestait aussi le souhait de justifier sa priorité, attestée par deux manuscrits, une *Esquisse de 1842* et un *Essai de 1844*, où l'on trouvait déjà le terme de "sélection naturelle" (non utilisé par Wallace), et l'essentiel de la théorie. Darwin avait en fait communiqué très tôt à Hooker, puis à Lyell, une copie de l'*Essai de 1844*, et laissé des instructions précises sur sa publication en cas de décès. En quelques jours, Hooker et Lyell arrangèrent un stratagème susceptible de satisfaire à la fois la revendication de priorité de Darwin, et son scrupule moral à l'égard de Wallace, dont il avait immédiatement demandé à Lyell qu'on publiât l'essai. Le 1er Juillet 1858, soit treize jours après réception du courrier de Wallace, Lyell et Hooker présentaient oralement devant la Société Linnéenne de Londres, un assemblage de trois textes sous la signature de : *Charles Darwin, Esq., F.R.S., F.L.S., & F.G.S., and Alfred Wallace, Esq.* Ce montage contenait : un extrait d'un chapitre de l'*Essai de 1844*, désigné comme "un travail non publié de C. Darwin sur les espèces" ; un résumé d'une lettre de Darwin au naturaliste américain Asa Gray, écrite en 1857, et présentant

schématiquement six points de la théorie darwinienne de la transmutation des espèces ; l'essai de Wallace. L'ensemble était intitulé : *Sur la tendance des espèces à former des variétés*. ^[2]

On a souvent dit que l'histoire aurait été injuste avec Wallace : en toute rigueur, dit-on, il ne faudrait pas parler de "darwinisme" pour une théorie à laquelle Wallace aurait également et simultanément contribué. Certains vont même jusqu'à soutenir que Darwin, non content d'usurper à Wallace la priorité de la publication, en aurait plagié le principe de divergence, dont on sait l'immense importance dans *L'origine des espèces*, en particulier dans le chapitre sur la "sélection naturelle". ^[3] De telles assertions sont tout à fait exagérées. En ce qui concerne la question de priorité, l'*Esquisse de 1842* et l'*Essai de 1844*, bien que non publiés, tranchent clairement la question. Comme ces textes exposent des conceptions déjà largement en place dans le dernier cahier de 1838-1839, c'est bien à Darwin qu'il faut concéder une antériorité de vingt ans environ, puisqu'il n'y a par ailleurs dans les écrits de Wallace aucun indice d'un quelconque principe malthusien avant l'essai de 1858. ^[4] Quant au principe de divergence, s'il est vrai que Wallace précède Darwin dans l'ordre des publications, puisque l'image d'une généalogie arborescente apparaît dans un article de 1855, ^[5] l'antériorité de Darwin dans l'ordre de la découverte est aussi attestée par les *Cahiers*, comme le rappelle opportunément Camille Limoges. ^[6]

Outre l'*Esquisse de 1842* et l'*Essai de 1844*, les historiens peuvent aujourd'hui s'appuyer sur un autre document important pour évaluer la question de priorité. Il existe désormais une édition critique d'un manuscrit qui permet de

comprendre pourquoi Darwin a différé si longtemps la publication de ses idées sur la modification des espèces, et comment il fut pris de court en 1858. Au moment où Darwin recevait l'essai de Wallace (en Juin 1858), il avait déjà écrit onze chapitres d'un "grand livre" commencé en 1856, et destiné à démontrer exhaustivement une "théorie de la descendance avec modification par la sélection naturelle". En 1858, le manuscrit comportait 225 000 mots, et l'on peut évaluer à 375 000 mots ce qu'aurait été le texte définitif si les quatorze chapitres projetés avaient été achevés. Comme l'a montré R.C. Stauffer dans son édition patiente et minutieuse d'une fraction du manuscrit (celle correspondant à *L'origine des espèces*), ceci représenterait deux fois et demi plus que la première édition de *L'origine des espèces* (150 000 mots), dont la moitié (80 000 mots) est précisément un condensé du manuscrit de 1856-58. En outre, les deux premiers chapitres de ce manuscrit correspondent à une large ébauche (environ 140 000 mots) du livre de 1868 sur la *Variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication* (315 000 mots), qui lui-même développe le chapitre 1 de l'*Origine*, sur "la variation dans l'état domestique" (11 000 mots).^[7] Par comparaison, l'essai de Wallace fait huit pages, et l'on ne trouve pas trace d'une hypothèse équivalente au principe darwinien de sélection naturelle dans ses écrits antérieurs. Ces données quantitatives ramènent à leur juste proportion les considérations de priorité.

L'irruption du texte de Wallace a bien sûr modifié les projets de publication de Darwin. Mais elle a aussi et surtout modifié sa stratégie argumentaire. L'ouvrage monumental que Darwin appelait "mon grand livre sur les espèces"^[8] n'a jamais été

publié. Ce grand livre, auquel Darwin n'avait toujours pas renoncé en 1868,^[9] eût inclus, entre autres, tous les éléments de *L'origine des espèces* (1859), de la *Variation des animaux, des plantes sous l'action de la domestication* (1868), et d'une partie de la *Descendance de l'homme et la sélection sexuelle* (1871). En d'autres termes, il eût pleinement articulé les problèmes de l'évolution des espèces domestiquées, de l'évolution des animaux et des végétaux à l'état naturel, et de l'évolution humaine. Le tout avec un considérable appareil bibliographique, et les listes récapitulatives d'observations recueillies sur le terrain et dans les collections, comme Darwin l'a fait dans tous ses livres, excepté *L'origine des espèces*. Au lieu de cela, l'*Origine* est un livre qui ne contient pas d'appareil bibliographique, ni de figures (excepté le fameux diagramme arborescent illustrant le principe de divergence), et qui se dispense de ces listes de cas qui occupent tant de pages dans les autres œuvres du naturaliste. L'*Origine des espèces* est un livre que l'auteur présente expressément dans l'Introduction de la première édition comme l'"Abstract" (de 490 pages !) d'un livre dont il a dû se résoudre à différer la publication :

"Ce résumé, que je publie maintenant, est de toute nécessité, imparfait (...) Nul ne peut être plus sensible que je ne le suis à la nécessité de publier ultérieurement en détail tous les faits, avec références, sur lesquels mes conclusions ont été fondées ; j'espère dans un ouvrage ultérieur le faire."^[10]

Darwin fut en réalité reconnaissant à Wallace de l'avoir forcé à organiser *L'origine des espèces* d'une manière telle que le souci de l'argumentation l'emporte sur celui de l'honorabilité

académique. “Ce livre est un long et unique argument“ - déclare-t-il dans la conclusion. ^[11] - La rédaction précipitée de *l'Origine* a en fait donné occasion à Darwin de dissocier dans la sélection naturelle l'aspect de l'*hypothèse* et celui de *théorie*. Sans doute l'*hypothèse* n'était-elle pas aussi fermement établie dans sa réalité empirique que Darwin l'eût souhaité. On ne le répétera point assez : il n'y a pas de *fait* de sélection naturelle dans *L'origine des espèces*, et la conjecture s'appuie sur des faits de *variation* et d'*hérédité* physiologiquement très mystérieux pour la biologie de l'époque. En revanche la *théorie* dont la sélection naturelle est l'hypothèse organisatrice était prête. *L'Origine des espèces* est avant tout une vaste reconstruction de l'histoire naturelle, fondée sur la capacité unificatrice et explicative de l'hypothèse de sélection naturelle. L'argumentaire de cette reconstruction, capable d'englober des catégories de faits aussi divers que la distribution géographique des espèces, leurs “affinités” anatomiques, leur embryologie, leur histoire paléontologique, leur adaptation au milieu, etc., était prêt depuis bien longtemps lorsque Darwin s'est décidé à le “résumer”.

Wallace savait parfaitement tout cela, ou plus exactement l'a vite compris en prenant connaissance du livre de Darwin. Il s'est très vite dit lui-même “darwinien”, et adopta finalement l'expression de “sélection naturelle” en dépit des réserves qu'il avait à son encontre. ^[12]

Si en définitive il y a un point trouble dans toute cette affaire de priorité, il est de l'ordre du concept. Darwin n'a cessé de dire, dès réception de l'essai de Wallace, que ce texte contenait “exactement la même théorie [que la sienne propre]” ^[13]. Or

ceci est fondamentalement vrai en un sens, et fondamentalement faux en un autre sens. Darwin et Wallace étaient en accord sur les implications générales du principe de sélection, autrement dit sur la *théorie* de la sélection naturelle, ils ne l'étaient point sur le sens de l'hypothèse centrale. Ils s'accordaient sur la refonte générale de l'histoire naturelle qu'impliquait l'hypothèse de sélection naturelle, mais ils n'interprétaient pas de la même manière le processus même de sélection, ou plus exactement ce que Darwin appelait ainsi.

Il convient donc d'apprécier s'il y a une différence sérieuse entre la théorie de la modification des espèces exposée par Wallace en 1858 et celle que Darwin exprimait depuis 1842 par le terme de "sélection". Quoiqu'en toute rigueur chronologique, la comparaison puisse s'appuyer sur une littérature considérable du côté de Darwin (*Esquisse de 1842*, *Essai de 1844*, *manuscrit de 1856-58*), nous verrons que les deux extraits publiés conjointement avec l'*Essai* de Wallace en 1858 contiennent des éléments suffisants pour répondre à cette question.

Tous les historiens ont repris deux constats que Wallace et Darwin avaient eux-mêmes immédiatement faits, à savoir d'une part qu'il y a des convergences terminologiques et conceptuelles tout à fait remarquables entre les pensées des deux naturalistes, d'autre part que Wallace n'emploie pas le mot "sélection" - ni "sélection artificielle", ni a fortiori l'expression spécifiquement darwinienne de "sélection naturelle" (ou "moyen naturel de sélection"). Le second de ces constats est lui-même lié à ce que Darwin estimait que les faits de sélection artificielle étaient cruciaux pour établir son

hypothèse causale sur la modification des espèces naturelles, tandis que Wallace récusait formellement dans son essai de 1858 tout parallélisme entre les espèces domestiquées et les espèces à l'état de nature.

Ces deux constats suscitent deux questions. La première est de savoir jusqu'où Darwin et Wallace ont bien formulé des théories analogues de la modification des espèces naturelles ; cette question peut être examinée en faisant abstraction de la question de la pertinence du détour méthodique par les espèces domestiques. Il convient en second lieu de comprendre pourquoi l'analogie domestique était proscrite par Wallace, tandis qu'elle était essentielle à Darwin. Nous verrons que ces deux questions sont en fait étroitement liées. Nous commencerons cependant par caractériser les deux théories formulées en 1858 en laissant de côté la question du détour domestique.

Soit donc à caractériser les deux théories indépendamment formulées par Darwin et Wallace sur l'origine des espèces *naturelles*. Les convergences sont tout à fait remarquables. Les deux auteurs présentent en 1858 leur hypothèse comme un "principe". ^[14] Chez l'un et l'autre, ce principe a deux versants épistémologiques. L'un de ces versants consiste en une série de prémisses empiriques qui rendent probable l'hypothèse de "sélection naturelle" (ou son équivalent chez Wallace). L'autre versant du principe est constitué par divers groupes de phénomènes qui sont expliqués par lui, et qui en fournissent ainsi des confirmations indépendantes, à la manière dont les principes de la mécanique newtonnienne sont validés a posteriori par la multiplicité des lois empiriques qu'ils

permettent de déduire.^[15] Ainsi, chez Wallace comme chez Darwin, la théorie se partage-t-elle en arguments de plausibilité, et en arguments de responsabilité explicative.^[16]

Parmi les arguments de plausibilité, il en est plusieurs, tout à fait essentiels, que Darwin et Wallace développent en des termes quasi-identiques. Tous deux reprennent l'aphorisme célèbre de De Candolle selon lequel la nature entière est en guerre, et donnent à cette métaphore le sens précis d'un concept qu'ils désignent du nom de "lutte pour la vie" (Darwin),^[17] ou "lutte pour l'existence" (Wallace).^[18] Dans les deux cas, ce concept signifie que la quantité de nourriture disponible pour une espèce est toujours limitée,^[19] tandis que les populations d'organismes tendent à croître de manière géométrique.^[20] Mais les populations observées étant en moyenne de taille constante,^[21] un nombre considérable d'individus doit périr.^[22] Par ailleurs, Wallace et Darwin conçoivent les adaptations comme étant toujours relatives à un environnement lui-même changeant.^[23] Enfin tous deux admettent que les organes et les instincts présentent dans la plupart des cas des variations infinitésimales qui influent sur la vigueur des organismes, et sur leur "chance de survie".^[24] De l'ensemble de ces prémisses, les deux auteurs déduisent qu'il existe une tendance des espèces à former indéfiniment de nouvelles variétés, et à les perpétuer. Cette hypothèse commune apparaît d'ailleurs dans le titre même de l'ensemble présenté conjointement par Darwin et Wallace dans leur communication de 1858 devant la société Linnéenne de Londres. Ce titre mentionnait aussi la "sélection" comme moyen de la perpétuation des nouvelles variétés, mais cet aspect-là renvoie à un aspect proprement darwinien.

Si nous nous tournons maintenant vers *l'explicandum* de l'hypothèse, les convergences ne sont pas moins frappantes. Darwin et Wallace formulent deux conséquences majeures de leur principe. La première consiste dans le nécessaire “progrès” adaptatif des races et des espèces qui survivent. Les deux auteurs s'expriment à cet égard exactement dans les mêmes termes : “progress”, “progression”, “improvement”, tous termes appliqués spécifiquement à “l'adaptation”.^[25] La seconde conséquence est la “divergence” : les deux auteurs, affirment que les espèces tendent à se ramifier indéfiniment en nouvelles espèces dont les caractères se différencient toujours davantage. Dans *L'origine des espèces*, le principe de divergence donne lieu à de vastes développements, où Darwin s'efforce d'expliquer l'allure dissymétrique de la classification par une analyse des conséquences biogéographiques de la sélection naturelle : toute espèce prospère tend à occuper un maximum de places libres dans la nature, et par-là même à se diversifier. De la sorte, la sélection naturelle explique non seulement la “modification” des espèces, mais aussi leur diversification.^[26] Or cette idée était déjà présente dans le résumé de la lettre de 1857 à Asa Gray, lettre “résumée” dans la communication de 1858 :

“De chaque être organisé qui se propage rapidement, on peut dire qu'il fait de son mieux pour s'accroître en nombre. De même en va-t-il avec la descendance de toute espèce après qu'elle se soit diversifiée en variétés, ou sous-espèces, ou vraies espèces. Il suit des faits précédents, je crois, que les rejetons variés de chaque espèce s'efforceront (mais seuls quelques-uns réussiront) à se saisir d'autant de places qu'il sera possible dans l'économie

de la nature. Chaque variété nouvelle ou chaque nouvelle espèce, une fois formée, prendra en général la place de l'espèce-parente moins bien adaptée, et ainsi l'exterminera. Telle est je crois l'origine de la classification et des affinités des êtres organisés dans tous les temps." [27]

On a soutenu [28] que Darwin aurait emprunté à Wallace l'idée du principe de divergence, en s'appuyant en particulier sur un texte de celui-ci en 1855. [29] Ceci n'a rien d'invraisemblable. Nous ne nous engagerons pas ici dans ce débat. Il nous suffit ici de remarquer que l'essai de Wallace de 1858 fait clairement intervenir un principe de "divergence" :

"[une] race nouvelle, améliorée, et nombreuse peut, dans le cours du temps, donner naissance à de nouvelles variétés présentant diverses modifications divergentes dans leur forme, modifications dont l'une quelconque doit par la même loi générale devenir à son tour dominante si elle tend à accroître leur aptitude à survivre. Ici donc, nous avons à la fois une progression et une divergence continue, déduites des lois générales qui règlent l'existence des animaux à l'état de nature, et du fait indiscuté que des variétés apparaissent souvent." [30]

On voit ainsi que Wallace et Darwin avaient en tête une hypothèse dont l'ambition explicative était double : d'une part rendre compte de la genèse des adaptations ; d'autre part fonder une représentation temporelle de la vie comme ramification erratique. Nous pouvons enfin conclure cette analyse des convergences entre Wallace et Darwin en observant que les deux naturalistes développent une hypothèse qui aboutit à dénier toute réalité à la distinction

taxonomique classique des “variétés” (ou races) et des “espèces”. Chez l’un comme chez l’autre il s’agit de penser un processus susceptible de “convertir les variétés en espèces”, ^[31] en ne reconnaissant aux unes et aux autres qu’une réalité généalogique.

Les convergences entre les “théories” exposées par Darwin et Wallace en 1858 étaient donc loin d’être mineures. Ni les deux auteurs, ni leurs lecteurs, ni les historiens n’ont été dans l’illusion quant à l’impression laissée par les textes d’avoir affaire à la même *théorie*. Les conceptions développées par Darwin et Wallace étaient équivalentes en ce qu’elles enveloppaient dans les deux cas une théorie dont la *structure* était la même : autour de deux hypothèses centrales comparables (en première analyse), les deux naturalistes présentaient deux ensembles d’arguments, visant à établir d’une part la plausibilité de l’hypothèse centrale, d’autre part la responsabilité explicative de celle-ci. Dans les deux cas, les conceptions développées concouraient à une vision unifiée de la vie, où s’articulaient de la même manière les notions de descendance, de modification et de divergence.

On peut dans ces conditions se demander s’il est raisonnable de vouloir identifier quelque dissension significative entre les pensées des deux fondateurs du “darwinisme”. Il y a en fait deux différences conceptuelles cruciales entre les deux auteurs. Elles peuvent dans un premier temps être caractérisées sans avoir égard à leur opposition sur question de la pertinence du modèle domestique pour la théorie de la modification des espèces dans la nature. Ces deux différences ont trait d’une part au rôle joué par la pression malthusienne

de population, d'autre part au concept d'hérédité, d'emblée fondamental chez Darwin, mais absent chez Wallace.

Bien que Wallace ne cite pas Malthus (qu'il a cependant lu), il n'y a pas de doute que la notion d'un déséquilibre entre démographie et moyens de subsistance joue chez lui un rôle aussi important que chez Darwin. L'un et l'autre auteur voient dans la pression de population la force qui produit une modification des caractères dans les espèces à raison de leur valeur utilitaire différentielle. Mais l'effet de cette pression de population n'est pas le même chez Wallace et chez Darwin. On doit à P.J. Bowler d'avoir attiré l'attention sur ce point. ^[32] Darwin, citant Malthus, pose que "la quantité de nourriture doit être, en moyenne, constante". Ceci le conduit à penser la compétition en référence aux périodes dans lesquelles les effectifs des races ou variétés sont stationnaires. Non qu'il n'y ait pas de compétition (ou "lutte pour la vie") dans les périodes où l'abondance des subsistances permet l'accroissement des groupes, mais parce que c'est dans la situation ordinaire de limitation des ressources que la compétition est la plus âpre. Wallace aborde la question de la limitation de la quantité de nourriture dans une autre perspective. Il s'intéresse à la dynamique de croissance (positive ou négative) de l'effectif d'une population, à raison de la quantité de nourriture disponible, et des capacités de l'espèce à l'exploiter. Darwin et Wallace convoquent ainsi deux phénomènes différents pour définir la lutte pour l'existence : en raisonnant sur des groupes d'organismes dont l'effectif est approximativement stationnaire, Darwin s'intéresse à une compétition *entre individus*. Au contraire, Wallace voit la "lutte pour l'existence" comme une compétition *entre populations*. Corrélativement,

dans le schème darwinien, la compétition a pour effet de modifier la race même ; dans celui de Wallace, elle modifie les effectifs relatifs de plusieurs races. Cette opposition importante mérite d'être explicitée.

Dans l'hypothèse darwinienne, la lutte pour la vie a principalement et fondamentalement lieu entre individus : Dès 1844, ce point capital est parfaitement clair :

"À considérer la lutte de chaque individu pour trouver sa subsistance, peut-on douter que toute variation infime dans la structure, les habitudes, ou les instincts, et adaptant mieux cet individu aux conditions nouvelles, aura un effet sur sa vigueur et sa santé ? Dans la lutte, il aura une meilleure chance de survivre ; et ceux de ses enfants qui hériteront de la variation, si légère soit-elle, auront aussi une meilleure chance." ^[33]

Ce n'est pas que Darwin n'admette pas une "compétition" entre variétés, ou même entre espèces. Au contraire, il le fait très explicitement. ^[34] Mais la compétition (ou "lutte pour l'existence") n'a jamais lieu entre des groupes taxonomiques comme tels, elle n'a de sens qu'entre les *individus* appartenant à un même groupe, ou à des groupes différents. C'est pourquoi Darwin déclare dans *L'Origine* que l'aspect "le plus important" de la lutte pour l'existence, c'est "la survie [life] de l'individu, et son succès reproductif [success in leaving progeny]". ^[35] De là découle le schéma "malthusien" très contraignant que Darwin met en place. L'intensité de la compétition y dépend de deux facteurs. Le premier facteur consiste dans la nature des entités en compétition : la compétition est d'autant plus intense que les formes se ressemblent davantage sous tous les

rapports et luttent pour des places plus strictement confondues dans la nature. ^[36] C'est pourquoi la lutte pour l'existence est la plus forte entre les individus d'une même espèce, et secondairement, entre les variétés d'une même espèce. ^[37] De même est-elle plus sévère entre les espèces d'un même genre qu'entre les espèces de genres différents. ^[38] Mais Darwin est sceptique sur la signification empirique d'une compétition entre des "formes" telle que l'on ne puisse pas en concevoir une mesure démographique. En sorte qu'en définitive le concept n'a de sens que pour des populations d'individus que l'on puisse compter. ^[39] Le second facteur décisif pour l'intensité de la compétition est dans la disponibilité des subsistances, ou plus généralement dans l'ensemble des conditions qui déterminent la taille effective d'un groupe. La compétition est plus sévère lorsque ce groupe est contraint par les circonstances à un effectif stationnaire que lorsqu'il est en expansion. ^[40] Cette manière de penser la compétition aboutit aussi à dire que c'est entre les individus de la même espèce que la compétition est la plus intense.

C'est cependant dans le concept proprement dit de sélection naturelle que le parti-pris "individualiste" de Darwin se révèle pleinement. La définition darwinienne de la sélection naturelle requiert trois types d'entités, et seulement trois : des "variations", des "individus", et des "variétés" (ou "races"). Dans ce schéma hiérarchique à trois niveaux, seules les "variations" sont à proprement parler sélectionnées. Par "variations", Darwin entend les "différences individuelles", ^[41] c'est-à-dire des particularités de structure ou de comportement héréditairement transmissibles ("toute variation qui n'est pas héréditaire est sans intérêt pour nous"). ^[42] Ces variations, plus

ou moins indépendantes les unes des autres, constituent le “matériau” de la sélection naturelle, qui les “accumule” graduellement au sein d’une lignée d’individus apparentés lorsqu’elles sont avantageuses. ^[43] L’hypothèse darwinienne de sélection naturelle va ainsi de pair avec une représentation atomisée des caractères transmissibles. De là résulte que la sélection naturelle ne porte pas en toute rigueur sur les individus ou sur les variétés (ou races) : la sélection darwinienne est une sélection *de variations, dans la race, et à raison de* l’avantage que ces variations confèrent aux individus. Ou, ce qui revient au même, elle exige de distinguer : *ce qui* est sélectionné (des variations individuelles héréditaires), *ce sur quoi* porte l’action causale de la compétition (des organismes individuels), et *ce qui est modifié* (la race).

L’hypothèse darwinienne de sélection naturelle repose donc de manière cruciale sur le concept d’hérédité, compris comme pouvoir de transmission de caractères individualisés et individuels. Cet ingrédient du concept de sélection était parfaitement explicite dès *l’Essai de 1844* :

“À considérer la lutte de chaque individu [individual] pour trouver sa subsistance, peut-on douter que toute variation infime dans la structure, les habitudes, ou les instincts, et adaptant mieux cet individu [individual] aux conditions nouvelles, aura un effet sur sa vigueur et sa santé ? Dans la lutte, il aura une meilleure chance [chance] de survivre ; et ceux de ses enfants qui auront hérité de la variation, si légère soit-elle, auront aussi une meilleure chance. Chaque année il en naît plus qu’il n’en peut survivre ; le plus petit

poids dans la balance, doit, sur le long terme, déterminer sur lequel la mort devra s'abattre, et lequel devra survivre. Que cette œuvre de sélection d'une part, et de mort d'autre part, se poursuive sur un millier de générations, qui prétendra affirmer qu'elle ne produirait aucun effet, quand nous nous rappelons ce qu'en peu d'années Bakewell accompli pour le bétail, et Western pour les moutons, par ce principe identique de sélection." [\[44\]](#)

Notons enfin que la conception individualiste de la sélection naturelle chez Darwin s'accorde avec une autre particularité souvent mentionnée dans les textes publiés en 1858. On a fait remarquer à juste titre que l'une des différences entre Darwin et Wallace est dans le concept spécifiquement darwinien de "sélection sexuelle". Or précisément, la sélection "sexuelle" ne se conçoit qu'entre individus appartenant à la même communauté reproductive. Il n'y aurait par exemple aucun sens à parler d'une sélection sexuelle entre espèces. Il y a de la sorte une cohérence profonde dans l'hypothèse générale de "sélection" comme pouvoir de transformation des espèces : la sélection "sexuelle", tout comme la sélection "naturelle", et aussi comme la sélection "artificielle", s'interprète en référence à des variations héréditaires parmi les individus.

C'est un schéma très sensiblement différent qu'on trouve dans l'*Essai* de Wallace. Il nous sera aisé de le qualifier par comparaison avec les conceptions darwiniennes. Il pourrait sembler à première vue que Wallace développe un strict équivalent du principe darwinien de "sélection naturelle". Certains passages de son essai de 1858 vont incontestablement dans le sens d'une théorie de la modification des espèces

fondée sur la notion de variation individuelle, tout particulièrement les passages où Wallace définit la “lutte pour l’existence” :

“La vie des animaux sauvages est une lutte pour l’existence. Le plein exercice de toutes leurs facultés est requis pour préserver *leur propre existence* et veiller à *celle de leur jeune progéniture*. (...) Le nombre de ceux qui meurent chaque année doit être immense ; et comme *l’existence individuelle* de chaque animal ne dépend que de lui-même, ceux qui meurent doivent être les plus faibles -les plus jeunes, les vieux, et les malades- tandis que ceux qui prolongent leur existence ne peuvent être que les plus parfaits en santé et en vigueur -à savoir ceux qui sont les plus capables de trouver régulièrement de la nourriture, et d’éviter leurs nombreux ennemis. C’est là, comme nous l’avons remarqué au commencement, ‘une lutte pour l’existence’, dans laquelle les plus faibles et les moins parfaitement organisés doivent toujours succomber.”

(Nous soulignons) ^[45]

Toutefois cette définition individualiste de la lutte pour l’existence n’est pas clairement articulée avec le “principe” qui fait d’un bout à l’autre l’objet de l’article. Ceci apparaît en vérité dès la désignation du “principe” :

“Il y a un principe général dans la nature qui fait que beaucoup de [variétés] survivent à l’espèce-mère, et donnent naissance à des variations successives qui écartent [éloignent] toujours davantage du type originel”, (italiques dans le texte) ^[46]

Dans cette formule en deux volets, le premier est un principe de survivance des “variétés”, ou, pour appliquer à Wallace la terminologie darwinienne, un principe de sélection inter-raciale, plutôt qu’inter-individuelle. La seconde moitié de la formule est plus ambiguë. Pour en comprendre le sens, il convient de se tourner vers l’aspect quantitatif du processus dont la description occupe la plus grande partie de l’article. Wallace s’intéresse exclusivement à la dynamique de croissance (positive ou négative) des populations des espèces. D’un bout à l’autre de son argumentation, c’est “l’abondance” ou “rareté” relatives des groupes d’organismes qui l’intéresse. C’est bien pourquoi il utilise beaucoup le terme de “population”, terme que Darwin n’emploie pas dans les textes de 1858, et par ailleurs extrêmement rare dans le reste de son œuvre, en particulier dans *L’origine des espèces*.

Cette nuance terminologique est plus importante qu’il n’y paraît au premier abord. On sait que dans l’usage courant du mot au dix-neuvième siècle, tout particulièrement en anglais, “population” a deux sens : un sens descriptif (le nombre d’individus composant un groupe), et un sens dynamique (l’action de peupler, le fait de croître en nombre). Ce second sens du mot correspond assez bien à ce qu’on exprime en français par “peuplement”. Malthus, dont *l’Essai sur le principe de population* (1798), utilise le mot dans les deux sens, jouant d’ailleurs subtilement sur l’équivoque. Des notions telles que celle de “puissance de population” (The power of population), ou encore celle de la limitation des subsistances envisagée comme “un frein puissant agissant constamment sur la population” ne se comprennent qu’en référence à un concept de “population” comme tendance intrinsèque des “peuples” à

l'accroissement numérique.^[47] Or précisément, Darwin et Wallace, bien qu'ils s'appuient tous deux sur "le principe de population" de Malthus, autrement dit sur cette loi de nature qui maintient en équilibre les "pouvoirs inégaux" de la "population" (pouvoir "multiplicateur") et de la production des subsistances (pouvoir additif), utilisent le principe malthusien dans deux perspectives différentes. Darwin considère des races ou des espèces dont l'effectif est en moyenne constant, dans des conditions de milieu approximativement stationnaires. C'est sans doute pourquoi il n'utilise pas le terme malthusien de "population". Dans cette conception, les changements dans la taille des groupes apparaissent comme une conséquence du processus de sélection naturelle : des races ou espèces "améliorées" par la sélection naturelle auront une plus grande chance de proliférer et de se répandre. Mais "l'amélioration" (la modification adaptative) précède logiquement l'expansion démographique.

Wallace prend en quelque sorte le problème par l'autre bout : il s'intéresse à la compétition démographique entre les variétés et entre les races en tant que telles. C'est "un fait incontesté - dit-il- que des variétés apparaissent fréquemment."^[48] Toute "variété" nouvelle dont les "individus" présentent quelque avantage en organisation aura tendance à accroître son effectif au détriment des autres. Le schème explicatif de Wallace, indéfiniment répété dans tout l'article, est bien résumé dans des déclarations comme celles-ci, qui confèrent manifestement la supériorité compétitive aux "variétés en tant que telles :

"Si une espèce quelconque produit une variété ayant des pouvoirs légèrement accrus de préserver l'existence [des

individus], cette variété doit inévitablement avec le temps acquérir une supériorité en nombre. (...) [Une telle] race nouvelle, améliorée et populeuse, peut, au cours du temps, donner elle-même naissance à de nouvelles variétés présentant diverses modifications de forme dont chacune, tendant à accroître les dispositifs de préservation de l'existence, doit, par la même loi générale, devenir à son tour dominante." ^[49]

De telles formules montrent que Wallace identifie le processus fondamental générateur de la modification des espèces dans ce qu'il désigne explicitement lui-même comme le *pouvoir d'accroissement des populations*, ^[50] pouvoir proportionné à l'aptitude propre de celles-ci à l'emporter numériquement dans une lutte universelle pour occuper l'espace écologique. Dans ce schème explicatif, on ne voit pas clairement apparaître la notion darwinienne d'un pouvoir modificateur de la compétition entre individus. Bien qu'il évoque çà et là une lutte individuelle pour l'existence, Wallace n'en fait pas une composante opératoire de son principe de modification. Il ne fait place qu'à ce qu'on appellerait dans l'écologie quantitative moderne des lois d'équilibre synécologiques. C'est pourquoi lorsqu'il fait allusion à "la doctrine des probabilités et des moyennes", ^[51] ce n'est aucunement comme chez Darwin pour théoriser la diffusion des variations individuelles dans une race naturelle (une "population" au sens moderne), mais pour accréditer l'idée qu'en moyenne, les variétés modifiées qui survivent tendent à remplacer l'espèce-mère dont elles proviennent. ^[52] Autrement dit, pour utiliser un langage contemporain, Wallace construit un modèle de transformation des espèces par sélection inter-groupes. Le

succès évolutif est ainsi fondamentalement déterminé par “l’abondance et la rareté comparées des individus des diverses espèces”, ^[53] et non par la lente modification interne des variétés ou races. Wallace fait ainsi jouer l’idée malthusienne de limitation de la démographie par les subsistances au niveau de la communauté vivante totale occupant un certain espace écologique : “la population animale d’un pays est généralement stationnaire, du fait d’une pénurie périodique de nourriture, et aussi d’autres contrôles”. ^[54] Et c’est dans ce contexte démographique général que l’abondance relative des espèces et des variétés, autrement dit leur “pouvoir de population”, se modifie.

En un sens, cette approche de la “sélection naturelle”, si l’on peut s’exprimer ainsi, est suggestive pour un évolutionniste moderne : par l’accent qu’elle met sur la dynamique des équilibres écologiques, plutôt que sur la compétition intra-populationnelle, elle fait penser aux discussions contemporaines sur les limites des modèles auto-écologiques de la sélection, et aux controverses passionnées sur les “unités de sélection”. En d’autres termes, elle n’est pas sans saveur pour une biologie évolutive qui s’interroge aujourd’hui sur les limites du concept strictement darwinien de “sélection naturelle” (comme sélection de variations individuelles), après en avoir longtemps éprouvé la validité empirique et la fécondité opératoire. Cependant l’historien doit se défier de reconnaître intempestivement une anticipation dans ce qui pourrait être un archaïsme.

Or c’est bien, nous semble-t-il, le cas de la spéculation de Wallace en 1858, et sur un point fondamental. Wallace échoue

en effet en 1858 à distinguer fermement les “variétés” et les “variations”. On chercherait en vain dans son explication de la modification des espèces quelque chose comme une transformation graduelle des “variétés” ou “races” par accumulation sélective de ce que Darwin appelait les “variations individuelles”. Les “*variétés s'écartent indéfiniment du type originel* [de l'espèce]” comme dit le titre de l'article, mais cela signifie simplement que l'espèce donne naissance à des variétés qui elles-mêmes donnent naissance à de nouvelles variétés, et ainsi de suite. C'est ainsi qu'il faut comprendre la définition que donne Wallace de son principe, déjà cité : “il y a un principe général dans la nature qui fait que beaucoup de [variétés] survivent à l'espèce-mère, et donnent naissance à des variations successives qui écartent toujours davantage du type originel”. ^[55] Il est tout à fait frappant que la thématique même de la variation infinitésimale, exprimée pourtant dans des termes exactement identiques à ceux de Darwin (“variations... however slight...”), ^[56] ne vise pas les mêmes entités. Chez Wallace, ce n'est pas l'individu, mais la “variété” (comprise au sens de “race”), qui présente “des pouvoirs légèrement accrus de préserver son existence”. ^[57] Ce n'est pas cependant qu'il n'y ait aucune nuance entre “variété” et “variation” : Wallace identifie “variété” et “race”, insistant sur la signification démographique et généalogique de ces notions, tandis qu'une “variation” est plutôt un concept anatomique de systématicien (les variations sont définies pour des “parties” de l'organisation). Mais précisément Wallace raisonne comme si ce n'étaient là que deux points de vue méthodologiques sur un même objet : les variétés produisent des variations, ^[58] les variations définissent les variétés.

Si notre analyse a un sens, elle signifie que Wallace n'accomplit qu'à moitié la rupture avec ce qu'Ernst Mayr a appelé la conception "typologique" de l'espèce. En un sens, il est vrai, l'essai de Wallace est un réquisitoire contre la thèse de "la distinction [distinctness] originelle et permanente des espèces" et de leur "permanente invariabilité".^[59] Toute espèce donne naissance à des variétés qui s'écartent de son type et tôt ou tard la remplacent. En sorte qu'il n'y a pas de distinction réelle de l'espèce et de la variété. Sur ce point, il y a totale identité de vues entre Darwin et Wallace : il n'y a aucun sens à chercher un critère de démarcation réel entre variétés et espèces. Les espèces ne sont pas plus stables que les variétés, et ne sont donc pas des "types". Toutefois l'on peut estimer que Wallace retrouve le mouvement propre de la pensée typologique dans la manière dont il parle de la variation : la variation n'étant pensée qu'en référence aux "variétés", et non aux individus, le pas décisif vers une représentation authentiquement "populationnelle" de la biologie n'est pas franchi. De la "population", dont il emploie cependant le mot, Wallace en 1858 ne voit que le nombre, pas la variabilité.

Concluons notre analyse comparative des théories de la modification des espèces naturelles chez Wallace et Darwin, dans les textes séminaux de 1858. Il nous semble raisonnable de dire qu'il n'y a pas dans l'essai de Wallace un équivalent rigoureux de l'hypothèse darwinienne de sélection naturelle : on n'y trouve pas la notion d'une pression de population agissant sur la distribution de variations individuelles. Cela étant, l'écart entre les deux naturalistes peut être envisagé selon deux perspectives par l'historien des sciences. Dans une perspective nourrie des controverses contemporaines sur les

“unités” et les “niveaux” de sélection, les conceptions respectives de Darwin et de Wallace font penser aux discussions modernes sur la possibilité d’une “sélection de groupe” comme distincte de la “sélection individuelle”, dont Darwin s’était fait l’avocat inconditionnel. Il ne s’agit pas en l’occurrence d’une projection rétrospective : Darwin et Wallace se sont de fait opposés à plusieurs reprises sur la question de la possibilité d’une sélection opérant sur les groupes en tant que tels, tout particulièrement dans le cas de l’évolution des comportements altruistes.^[60] S’il en est ainsi, il convient d’admettre qu’il y a eu dès l’origine deux interprétations concurrentes de l’hypothèse de sélection naturelle. On comprend mieux alors l’ampleur des convergences entre les deux auteurs. S’appuyant sur les mêmes prémisses empiriques, Darwin et Wallace ont construit deux versions d’une hypothèse dont la capacité explicative justifiait une réorganisation conceptuelle de l’ensemble de l’histoire naturelle. Si l’on convient d’appeler “théorie de la sélection naturelle” cette vision d’ensemble, Darwin et Wallace étaient bien parvenus en 1858 et de manière indépendante à une même “théorie de la sélection naturelle”, dont Darwin a bien résumé la structure épistémologique dix années plus tard, dans l’introduction à *La variation des animaux et des plantes sous l’action de la domestication* (1868) :

“L’hypothèse est permise dans les recherches scientifiques, et si elle explique des ensembles de faits considérables et indépendants, elle peut être élevée au rang d’une théorie bien fondée. L’existence de l’éther et ses ondulations est hypothétique, et cependant qui n’admet actuellement la théorie ondulatoire de la lumière ? Le principe de la

sélection naturelle peut être regardé comme une simple hypothèse, mais qui est rendue probable par ce que nous savons de positif sur la variabilité des êtres organisés dans la nature, - par ce que nous connaissons de la lutte pour l'existence, et de la conservation presque inévitable des variations favorables qui en est le résultat, -enfin par la formation analogue des races domestiques. Or cette hypothèse peut être testée,- et ceci me paraît la seule manière équitable et légitime de considérer la question, - en cherchant si elle explique certains ensembles de faits, indépendants les uns des autres ; tels que la succession géologique des êtres organisés ; -leur distribution dans les temps passés et actuels ; -leurs affinités mutuelles et leurs homologues. Si le principe de sélection naturelle explique ces groupes de faits importants et d'autres encore, il doit être pris en considération." ^[61]

Si l'on met de côté l'allusion aux races domestiques, ce texte exprime très exactement ce qui a rassemblé Darwin et Wallace dès la première heure, et ce dans quoi se sont reconnus tous les biologistes qui se sont par la suite réclamés d'une vision darwinienne de l'évolution.

Toutefois l'on ne saurait s'en tenir là. À la différence de celle de Wallace, l'*hypothèse* construite par Darwin reposait de manière cruciale sur un principe obscur, mais clairement affirmé, d'hérédité, très exactement un principe d'hérédité des différences individuelles. C'est en s'appuyant sur ce principe que Darwin a pu construire le concept très restrictif d'une sélection opérant causalement par et pour les individus. C'est aussi parce que Darwin a lié le sort du principe de sélection au

concept d'hérédité que ce principe s'est trouvé bien vite exposé à des difficultés théoriques et expérimentales qu'il n'aurait point connues s'il n'avait été que le nom d'une vaste métathéorie de l'histoire naturelle. Mais dans le même temps c'est bien à Darwin qu'il revient d'avoir fait de l'hérédité un problème central pour la théorie biologique. Or la seule voie méthodique sérieuse dont il disposait pour s'orienter dans la thématique de l'hérédité était celle de la variation des espèces domestiques. De même aussi les faits de sélection humaine (ou "artificielle") constituaient-ils pour lui l'argument expérimental le plus direct susceptible d'étayer l'hypothèse de sélection naturelle, pour laquelle il ne disposait d'aucune évidence empirique directe.

Ces considérations nous conduisent à examiner maintenant sous un autre jour les conceptions concurrentes de Darwin et de Wallace. Dans son essai de 1858, Wallace accordait en effet aussi une importance cruciale au problème de la variation domestique. Mais c'était précisément pour récuser toute analogie entre l'état naturel et l'état domestique. En analysant ce désaccord parfaitement explicite entre les co-découvreurs du principe de sélection, peut-être trouverons-nous occasion de comprendre pourquoi le terme même de "sélection" était si crucial pour Darwin.

II - Wallace et le refus du modèle domestique

En toute rigueur, on ne peut dire que l'essai de Wallace soit une critique directe de la voie méthodique empruntée par Darwin pour établir son hypothèse de sélection naturelle. D'une part en effet Wallace semble bien ne pas avoir été au courant des spéculations propres de Darwin sur la modification des espèces. D'autre part, s'il critique en 1858 l'analogie domestique, c'est pour la signification ordinaire qu'elle avait chez la majorité des naturalistes de l'époque, à savoir un argument expérimental direct en faveur de la stabilité des espèces. Cependant la critique de Wallace était d'une généralité suffisante pour entrer en conflit avec le parti pris méthodologique opposé de Darwin. Réciproquement, Darwin a jugé bon de répondre à cette critique à plusieurs reprises. Il est donc légitime de reconstituer ce débat méthodique originaire.

Examinons d'abord l'argument développé par Wallace contre l'analogie domestique. L'Essai de 1858 s'ouvre sur les déclarations suivantes :

“L'un des arguments les plus forts que l'on a avancé pour prouver la distinction originelle et permanente des espèces, est que les variétés produites à l'état de domesticité sont plus ou moins instables, et ont souvent une tendance à revenir à la forme normale de l'espèce-mère, si elles sont laissées à elles-mêmes. On considère alors cette instabilité comme une particularité distinctive de toutes les variétés, y compris de celles qui surviennent parmi les animaux sauvages à l'état de nature, et comme constituant une disposition qui préserve du changement les espèces distinctes originellement créées.

En l'absence de faits et d'observations sur les *variétés* qui reviennent parmi les animaux sauvages, cet argument a eu un grand poids chez les naturalistes, et a conduit à une croyance fort générale, et quelque peu prévenue, dans la stabilité des espèces. Egalemeⁿt générale, est toutefois, la croyance dans ce qu'on appelle les "variétés permanentes ou vraies", -autrement dit des races d'animaux qui se reproduisent continuellement à l'identique, mais qui diffèrent si légèrement (quoique constamment) de quelque autre race, que l'une est considérée comme une [variété] de l'autre. Quelle est la [variété] et quelle est [l'espèce] originelle, il n'y a généralement pas de moyen de le déterminer, sauf dans de rares cas où l'une des races donne une progéniture qui diffère d'elle-même mais ressemble à l'autre. Ceci paraissant absolument incompatible avec "l'invariabilité permanente de l'espèce", on surmonte la difficulté en postulant que de telles variétés ont des limites strictes, et qu'elles ne peuvent jamais varier de nouveau et s'éloigner davantage du type originel, bien qu'elles puissent y retourner ; en raison d'une analogie avec les animaux domestiqués, ceci est considéré comme hautement probable, bien que non prouvé avec certitude.

On observera que cet argument repose entièrement sur le postulat que les variétés survenant à l'état de nature sont à tous les égards analogues ou mêmes identiques à celles des animaux domestiques, et qu'elles sont régies par les mêmes lois en ce qui concerne leur permanence ou leur variation. Or l'objet du présent article est de montrer que ce postulat est totalement faux, et qu'il y a un principe général dans la nature qui fait que beaucoup de variétés survivent à

l'espèce-mère et donnent naissance à des variations qui éloignent de plus en plus du type originel, mais qui fait aussi que les variétés des animaux domestiqués tendent à retourner à leur forme mère.” (italiques dans le texte) ^[62]

Comme on le voit, ce texte formule sans détour la question de la pertinence des données de l'élevage pour le naturaliste. D'entrée de jeu, l'auteur formule clairement l'objectif de son article : il s'agit d'attaquer à la racine le préjugé de la “stabilité des espèces”. Or le naturaliste fixiste auquel s'adresse Wallace est imprégné d'une tradition séculaire de réflexion sur le statut des “variétés”, tradition modelée par la pensée de Linné et par les expériences des hybrideurs. Dans cette tradition, l'espèce n'est pas conçue dans les termes d'une absolue rigidité des caractères, mais comme une sphère de variation dont les limites sont infranchissables. Lyell avait dans les *Principes de Géologie* parfaitement résumé la doctrine : “Il y a des limites fixées au-delà desquelles les descendants de parents communs ne peuvent jamais s'écarter davantage d'un certain type” ^[63] Wallace fait une allusion très claire à cette doctrine dans l'extrait que nous avons cité (voir fin de l'alinéa 2).

Or au cours du dix-neuvième siècle, c'est principalement dans l'expérience des éleveurs et des horticulteurs que cette notion de l'espèce trouve ses arguments empiriques les plus forts. Très subtilement, Wallace relève les deux arguments en apparence contradictoires que les naturalistes fixistes tirent de l'observation des variétés domestiques. Le premier est que ces variétés sont instables, et tendent à “faire retour à la forme normale de l'espèce-mère”. L'implication manifeste d'une telle assertion est qu'il n'y a pas à proprement des *variétés*

domestiques, mais seulement une variation superficielle et artificielle de ce qui seul existe distinctement dans la nature : le “type sauvage” de l’espèce. Wallace, biogéographe familier des expéditions lointaines, ne pouvait ignorer les témoignages de marins et de voyageurs sur le sort des animaux abandonnés dans telle ou telle contrée lointaine. Livingstone, Blyth, Darwin lui-même, avaient par exemple décrit dans leurs carnets de voyage le cas des porcs et des lapins : où qu’ils soient abandonnés, ces animaux développent des caractères analogues, et semblent ainsi revenir à l’état sauvage. L’exemple des porcs était le plus souvent cité. Les porcs “sauvages” sont petits et pourvus d’une abondante fourrure : autrement dit les porcs sauvages “font retour” au sanglier.

Le second argument classique relevé par Wallace est de nature différente, et à première vue antithétique avec le précédent. “Egalement générale, toutefois, est la croyance dans ce qu’on appelle “les variétés permanentes ou vraies” -autrement dit des races d’animaux qui se reproduisent continuellement à l’identique, mais qui diffèrent si légèrement (quoique constamment) de quelque autre race que l’une est considérée comme une [variété] de l’autre.” Dans de tels cas, explique Wallace, on sauve le concept classique de l’espèce en disant que la variation, bien que spontanée, se fait toujours de la même manière (par exemple des agneaux noirs dans des troupeaux de moutons blancs).

En bref, la fonction du modèle domestique chez les naturalistes fixistes est de montrer que les “variétés”, stables ou non, tendent à faire retour au type originel ou “forme normale” de l’espèce. Face à ce genre d’argumentation, la

stratégie de Wallace est très simple. Il admet la validité de la doctrine du retour pour les variétés domestiques : “les variétés domestiques, lorsqu’elles passent à l’état sauvage, doivent faire retour à quelque chose proche du type de la souche sauvage originelle, ou s’éteindre totalement”.^[64] Mais il récuse l’application de ce principe aux espèces à l’état de nature : les variétés naturelles tendent à s’écarter indéfiniment du type originel, et ne peuvent pas y retourner. Autrement dit Wallace refuse sans concession l’idée que la variation domestique pourrait servir de modèle pour la compréhension de la variation naturelle

“Aucune inférence ne peut être faite sur les variétés à l’état de nature à partir de l’observation des variétés survenant parmi les animaux domestiques. Les deux sont si opposées les unes aux autres dans toutes les circonstances de leur existence, que ce qui s’applique aux unes ne peut presque sûrement pas s’appliquer aux autres.”^[65]

Cela étant, l’objet de l’article de Wallace était précisément de fonder ce refus du modèle domestique en exposant un principe unique capable de rendre compte du comportement strictement opposé des variétés domestiques et des variétés à l’état de nature. Autrement dit, le “principe” de Wallace, traditionnellement identifié à la “sélection naturelle” de Darwin, avait pour ambition d’expliquer pourquoi le “retour” est *impossible* chez les variétés naturelles, et pourquoi il est *nécessaire* chez les variétés domestiques.

Comment Wallace justifie-t-il le principe en vertu duquel le “retour” guette à tout moment les espèces à l’état domestique ? Le raisonnement est d’une évidence désarmante, et a été

souvent (quoique trompeusement) pris pour exemple de ce en quoi Wallace et Darwin sont indiscernables. Les animaux domestiques, explique Wallace, sont nourris, et protégés contre leurs prédateurs et les vicissitudes de l'environnement physique. Ils sont par conséquent soustraits aux rigueurs de la lutte pour l'existence. Nulle pression de population ne contrôle la modification de leurs capacités de telle sorte qu'elle leur soit profitable : d'un côté l'homme développe à son avantage des caractères qui n'ont aucune signification dans l'économie naturelle de l'espèce ; mais en même temps toutes sortes de variations surgissent dans toutes les directions, qui rendraient un animal sauvage incapable de soutenir la compétition avec ses semblables. Bref, répète l'auteur, la domesticité développe des attributs mutiles à l'état de nature. Privés du contrôle régulateur du milieu, ^[66] les animaux domestiques s'engagent dans des voies aberrantes qui n'ont aucune stabilité intrinsèque :

“les variétés domestiques, si elles reviennent à l'état sauvage, doivent faire retour à quelque chose proche du type de la souche sauvage originelle, ou s'éteindre totalement.” ^[67]

Envisagée dans son rapport à la pensée darwinienne, l'argumentation de Wallace est troublante. Wallace discrédite le modèle domestique au nom de ce qu'il a appelé plus tard “le principe d'utilité”, ^[68] principe en vertu duquel aucun organe ou attribut ne peut exister dans les espèces dans la nature organique sans être ou avoir été utile aux organismes qui les possèdent. Or cette notion était sans doute l'un des points de convergence les plus évidents entre Darwin et Wallace, au

point que dans des écrits ultérieurs, Wallace a présenté le principe d'utilité comme une implication immédiate du principe darwinien de sélection naturelle :

“Peut-être n’a-t-on jamais proposé de principe si fécond en effets que celui que M. Darwin a si fermement imprimé en nous, et qui est en vérité une déduction de la théorie de la sélection naturelle, ce principe selon lequel aucun fait défini de la nature organique, aucun organe spécial, aucune caractéristique de forme ou d’ornementation, aucune particularité de l’instinct ou de l’habitude, aucune relation entre les espèces ou entre les groupes, ne peut exister qui ne doive être maintenant ou avoir été jadis *utile* aux individus ou aux races qui les possèdent.” (italiques dans le texte) ^[69]

Déclaration qui fait allusion à un passage de *L’origine des espèces* :

“Tout détail de structure en toute créature vivante (...) peut-être considéré, soit comme ayant été de quelque utilité spéciale à quelque forme ancestrale, ou comme étant maintenant de quelque utilité spéciale aux descendants de cette forme -soit directement, soit indirectement par l’intermédiaire des lois de croissance.” ^[70]

Dans ces conditions, il faut comprendre pourquoi ce même principe est associé à des conceptions radicalement opposées chez les deux naturalistes lorsqu’ils se penchent sur les espèces domestiquées. Chez Wallace en effet, l’une des conséquences majeures du principe utilitariste est que les espèces n’évoluent pas lorsqu’elles sont dans l’état domestique : dès que les

artifices de l'élevage humain sont levés, elles retournent au "type originel" ou bien s'éteignent. On ne trouve aucune assertion comparable chez Darwin. Au contraire, l'hypothèse darwinienne de sélection naturelle est intimement associée à l'idée que les races domestiques se modifient de manière tout aussi irréversible que les races naturelles. Il convient donc maintenant de mettre au clair cet aspect crucial de l'hypothèse proprement darwinienne.

III - Darwin : pertinence du modèle domestique pour le naturaliste

Dans une remarquable étude sur la genèse du concept de sélection naturelle, Camille Limoges a vivement critiqué "une trop longue tradition d'histoire du darwinisme prenant pour acquis le passage heuristique de l'artifice à la nature".^[71] L'auteur développe trois arguments visant à persuader de l'inessentialité du détour domestique dans la constitution de la théorie de la sélection naturelle. Limoges note en premier lieu que dans les *Cahiers sur la Transmutation des espèces* (1838-1839), Darwin n'emploie nulle part le terme de "sélection naturelle". Il en construit cependant le concept, dans le contexte d'une réflexion sur les données de la biogéographie et sur la relativité du concept d'adaptation. L'analogie avec la sélection artificielle n'intervient qu'après coup, (en 1842),^[72] dans ce que Limoges considère comme une rhétorique d'exposition de la théorie.^[73] Le second argument de Limoges est de nature psychologique. Il faut comprendre, dit-il,

pourquoi Darwin a conservé l'expression de "sélection naturelle", en dépit des observations qu'on lui a fait sur son anthropomorphisme naïf. Limoges estime que des considérations de stratégie académique ont joué un rôle important. En maintenant le mot, Darwin rappelait sa priorité, et faisait valoir l'originalité de sa doctrine.^[74] Enfin Limoges estime que Darwin s'est conduit comme "un pédagogue vaincu par sa pédagogie, (...) incapable de saisir que (...) le procédé de sa présentation [retentissait] sur ses explications de la sélection naturelle".^[75] Oublieux des véritables origines de la théorie, il en est venu à reconstruire sur le mode métaphorique du "sélectionneur naturel".^[76] De là cette manière caractéristique qu'a l'auteur de *L'origine des espèces* de parler de la sélection naturelle comme d'un "agent" ou d'un "pouvoir" efficace, que le naturaliste n'hésite pas parfois à personnifier.^[77]

Ces arguments de Limoges ont une certaine plausibilité, surtout le premier. Il est en effet très significatif que Darwin comme Wallace aient découvert le concept de sélection dans le cadre d'une réflexion de nature écologique. Toutefois, cette observation doit être tempérée par une autre, qui nous semble au moins aussi importante : s'il est vrai que Darwin n'a pas utilisé le terme de "sélection" avant 1843, les *Cahiers* de 1838-39 montrent un intérêt omniprésent pour le thème de l'"hérédité", et pour la littérature zootechnique, horticole et médicale qui seule s'y rapportait à l'époque. Le concept darwinien de sélection ne s'est donc pas seulement construit dans le cadre d'une réflexion écologique. Il s'est *aussi* élaboré, et en l'occurrence dans ce qu'il a de plus spécifique, en rapport avec une réflexion très fine sur l'hérédité dans les races

domestiques.^[78] Quant aux deux autres arguments de Limoges, nous doutons que des considérations “stratégiques” et “didactiques” apportent une réponse épistémologique suffisante à la question de la valeur du détour domestique dans la théorie de la sélection. À la différence de Limoges, nous pensons que les espèces domestiquées étaient *méthodologiquement* essentielles à la théorie darwinienne. C’est pourquoi nous tenterons ici de reconstituer les dimensions du détour domestique dans la pensée darwinienne en ayant égard à la méthode darwinienne constituée, davantage qu’à la genèse des doctrines.

L’objection de Wallace à l’encontre du modèle domestique était fondamentale pour Darwin. Ceci est assez difficile à apercevoir, dans la mesure où les deux auteurs ont tout fait pour dissimuler leur différend initial, et ne pas le porter sur la place publique. On peut reconnaître cependant dans l’œuvre de Darwin trois ensembles de réponses à Wallace, et plus généralement à tous ceux qui ont pu mettre en cause la pertinence du modèle domestique pour le naturaliste. Darwin a d’abord cherché à répondre à Wallace sur la question du fait : - qu’en est-il en pratique de la “tendance au retour” des variétés domestiques ? Plus profondément, il a explicité les deux raisons essentielles pour lesquelles il a privilégié l’analogie entre la modification naturelle et celle des races domestiques. La première est que les espèces domestiques montrent directement qu’une “modification héréditaire” et non réversible est possible. La seconde est que la sélection artificielle montre aussi de manière directe comment des petites variations peuvent s’accumuler dans les espèces et changer leur “type”. L’examen des races domestiques a donc

valeur de preuve empirique sur les deux questions fondamentales de l'hérédité des variations et de l'efficacité de la sélection. Dans les pages qui suivent, nous examinons ces arguments, et plus largement, les facettes diverses de la réflexion de Darwin sur la domesticité.

1 - La question de fait : qu'en est-il de la *tendance au retour* dans les variétés domestiques ?

Darwin a-t-il répondu de manière directe à l'argument de l'inévitable "tendance au retour" des variétés domestiques ? Il l'a fait, en des termes qui trahissent un certain embarras à l'endroit de la personne de Wallace, et aussi de la question factuelle que soulevait celui-ci.

Dès l'introduction de *L'origine des espèces*, le naturaliste exprime solennellement sa conviction que "l'étude attentive des animaux domestiques et des plantes cultivées offre la meilleure chance de résoudre l'obscur problème" des "moyens de la modification et de la coadaptation". "J'ose exprimer ma conviction de la haute valeur de telles études, bien qu'elles aient été très communément négligées par les naturalistes". ^[79]

Quelques pages plus loin, dans le chapitre sur *la variation à l'état domestique*, Darwin fait une allusion anonyme, mais transparente au début de l'article de Wallace. Les termes utilisés sont tellement proches de ceux de Wallace qu'on ne peut avoir de doute sur la destination de la remarque :

“Ayant fait allusion au problème de la réversion, je peux faire mention ici d’une assertion souvent faite par les naturalistes -à savoir que nos variétés domestiques, quand elles passent à l’état sauvage [when run wild] font graduellement mais sûrement réversion dans leur caractère à leurs souches [aboriginal stocks].” ^[80]

L’“assertion” visée est en fait une citation quasi littérale de Wallace, qui écrivait en 1858 :

“Les variétés domestiques, quand elles passent à l’état sauvage [when turned wild] doivent retourner à quelque chose proche du type de la souche originelle [original stock] ou s’éteindre complètement.” ^[81]

Dans l’*Origine*, la réponse de Darwin à cette assertion témoigne d’un certain embarras. D’abord il met en doute la pertinence empirique de “l’assertion” : “J’ai en vain tenté de découvrir sur quels faits décisifs l’assertion ci-dessus a été si souvent et si hardiment faite”. ^[82] Mais il n’en dit pas davantage sur la question de fait. En revanche, Darwin construit un argument curieux, où il soutient que, même s’il était empiriquement vrai que les variétés domestiques ensauvagées fassent retour à la souche sauvage originelle ^[83] ou ne survivent pas ^[84] (l’alternative est une fois de plus une allusion directe à Wallace), cela n’affecterait pas la validité de l’inférence des variétés domestiques aux espèces en général :

“Si l’on pouvait montrer que nos variétés domestiques manifestent une forte tendance à la réversion, -c’est-à-dire, à perdre leurs caractères acquis, alors même qu’on les conserverait dans des conditions inchangées et en nombre

considérable, en sorte que le libre croisement puisse faire échec, par le mélange, à toutes les déviations légères de structure,- j'accorde dans un tel cas que nous ne pourrions rien inférer des variétés domestiques aux espèces. Or il n'y a pas l'ombre d'une preuve en faveur de cette conception : affirmer que nous ne pourrions pas perpétuer [breed] nos chevaux de trait et nos chevaux de course, notre bétail à longues et à courtes cornes, nos volailles de races [breeds] diverses, et nos plantes comestibles, pendant un nombre quasi-infini de générations, serait contraire à toute expérience." ^[85]

La leçon de ce texte est claire. En pratique, admet Darwin, on sait peu de choses des variétés domestiques "retournées à l'état de nature". En revanche, l'expérience banale de l'humanité montre que les races domestiques conservent les caractéristiques qui intéressent l'éleveur et le cultivateur. Les races domestiques sont donc le meilleur exemple d'un double principe de modifiabilité et d'inertie des "variétés". Les variétés se modifient, et la modification tend à se conserver, quelle que soit la force qui l'ait produite. C'est cela au demeurant que Darwin exprime sans relâche par le terme d'"hérédité", ce terme dont les éleveurs connaissent si bien le sens, et que les naturalistes comprennent si mal. ^[86]

On voit ainsi dans quel contexte théorique Darwin répond à Wallace et aux naturalistes qui récusent le modèle domestique. L'étude des races domestiques est cruciale, car elle permet une réfutation expérimentale directe de la notion de "type", et conduit à remplacer celle-ci par les notions jumelées de variation et d'hérédité, qui permettent de penser la

modifiabilité des espèces comme un phénomène ordinaire. Dans les races domestiques, Darwin voit une preuve directe de la modifiabilité des espèces. C'est là en fait la première thèse établie dans *L'origine des espèces* : “Je consacrerai le premier chapitre (...) à la variation dans l'état domestique. Nous verrons ainsi qu'une grande quantité de modification héréditaire est au moins possible.” ^[87]

Dans la *Variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication* (1868), Darwin a jugé bon de répondre directement à l'argument du “retour au type” des espèces domestiquées, en se situant sur le terrain empirique. Le premier volume, tout entier consacré à un bilan espèce par espèce des connaissances sur la modification des races domestiques, fournit un assez grand nombre d'observations sur le destin de races domestiques revenues à l'état sauvage. Darwin admet un certain nombre de cas de retour, en particulier chez le porc, qui lui semble le seul cas bien documenté. Mais il fournit aussi de nombreux exemples d'animaux et de plantes qui tantôt ne changent pas, tantôt se transforment dans des directions diverses, en fonction des conditions sauvages différentes dans lesquelles ils sont placés. Il s'étend en particulier sur le cas du lapin, pour lequel il existe des données nombreuses et anciennes. On sait en effet que la colonisation européenne s'est accompagnée d'une prolifération de lapins ensauvagés dans de nombreuses régions du monde où l'animal était inconnu. Lors de l'expédition du Beagle, le jeune Darwin s'était déjà intéressé au sort de certaines espèces de lapin revenues à l'état de nature. Dans le récit consacré aux îles Falkland, il avait noté avec ironie que les “naturalistes français”, dont l'illustre Cuvier,

avaient jadis identifié comme une “nouvelle espèce”, l’une des variétés (noire) qui, dans les îles Falkland, coexiste avec une autre variété (grise), et se croise avec elle. ^[88] Autrement dit, dans la même île, les produits domestiques lâchés dans la nature ont donné une variété qui “fait retour”, et une autre suffisamment insolite aux naturalistes pour être interprétée comme une “nouvelle espèce”. Trente ans plus tard, dans la *Variation*, les cas de ce genre sont nombreux, et Darwin se sent assez sûr pour récuser sur une base empirique l’argument de la nécessaire réversion des variétés domestiques au type originel. Revenir à “l’état de nature” ne signifie pas revenir à un “type”. Il n’y a pas de tendance intrinsèque à la réversion.

Dans ce débat souterrain avec Wallace, l’élément le plus intrigant est en définitive que Darwin, non seulement n’a jamais publiquement critiqué Wallace, mais lui a au contraire attribué le mérite d’avoir réfuté le dogme de la réversion nécessaire des races domestiques :

“On a souvent objecté que les changements reconnus comme étant éprouvés par les races domestiques, n’élucident aucunement ceux qu’on suppose avoir eu lieu dans les espèces naturelles, puisqu’on prétend que les premiers ne sont que des formes temporaires, tendant toujours à revenir à leur forme primitive dès qu’elles redeviennent sauvages. Cet argument a été bien combattu par M. Wallace (*Journ. Proc. Linn. Soc.*, vol iii, p. 60), et nous avons donné, dans le treizième chapitre, des faits détaillés montrant qu’on a beaucoup exagéré chez les animaux et végétaux revenus à l’état sauvage, cette tendance à la réversion, qui existe cependant jusqu’à un certain point. Il

serait contraire à tous les principes au développement desquels cet ouvrage est consacré, que les animaux domestiques, placés dans de nouvelles conditions, et contraints à lutter pour leurs besoins contre une foule d'autres concurrents, ne fussent pas à la longue modifiés." ^[89]

Cet extrait, et un autre comparable, ^[90] sont les seuls où Darwin fasse une allusion explicite dans la *Variation* à l'article que lui avait adressé Wallace. On remarque qu'une page précise est citée. Or cette page est justement celle où Wallace avait solennellement déclaré que "les variétés domestiques, lorsqu'elles passent à l'état sauvage, *doivent* retourner à quelque chose proche du type de la souche originelle, ou *s'éteindre totalement*" (souligné par Wallace). Darwin fait donc dire à Wallace exactement le contraire de ce qu'il avait dit ! Les motifs d'un tel comportement ne sont pas clairs. Il est probable que Darwin ait voulu brouiller les pistes, et marquer la cohésion du clan.

2 - Bénéfices théoriques du modèle domestique

Laissant les controverses plus ou moins explicites entre Wallace et Darwin, il nous faut maintenant comprendre en quoi le modèle domestique était fondamental pour le naturalisme darwinien. De l'aveu même de l'auteur de *L'origine des espèces*, ces bénéfices sont au nombre de deux :

d'une part la démonstration qu'une "modification héréditaire" de grande ampleur est "au moins possible" ; d'autre part la démonstration qu'un processus de sélection (tout court) comme "accumulation de légères variations" est aussi possible. ^[91] Les historiens se sont surtout intéressés au second aspect, sans doute parce qu'il correspond à la partie de la réflexion darwinienne qui a le mieux résisté au temps. En revanche, les spéculations de Darwin sur l'hérédité sont en général plus ou moins discrètement passées sous silence ; car, outre qu'elles ont mené le grand homme à une hypothèse totalement incompatible avec les dogmes modernes de la science de l'hérédité, elles sont souvent passablement obscures, archaïsantes, et sans unité apparente. C'est en elles cependant qu'il faut chercher la justification principale du modèle domestique dans la pensée naturaliste de Darwin.

Il faut prendre au sérieux l'affirmation, réitérée par d'innombrables biologistes de la fin du dix-neuvième siècle, que Darwin est celui qui a fait de "l'hérédité" un objet prioritaire pour la théorie biologique. Reprenant et réinterprétant une notion traditionnellement confinée dans les arts de la domesticité (élevage, horticulture, médecine humaine et vétérinaire), Darwin a bouleversé de fond en comble la représentation naturaliste de la diversité. Aussi bien ses efforts pour donner un statut au concept d'hérédité dans la théorie naturaliste doivent-ils être d'abord compris comme une entreprise de réinterprétation des catégories traditionnellement utilisées pour théoriser la diversité biologique : "Type", "espèce", "variété", "race". Bien que constituée pour l'essentiel bien avant 1859, la doctrine n'apparaît dans *L'origine des espèces* que sous forme

d'allusions brèves, quoique très précises. Aussi faut-il souvent se reporter à la *Variation* (1868) pour en avoir une idée raisonnable. Dans les pages qui suivent, nous n'avons pas l'ambition de restituer la genèse des conceptions darwiniennes sur l'hérédité. Nous ne voulons que présenter une hypothèse sur la cohérence de la doctrine constituée, et sur son lien essentiel avec le concept de sélection. Cette doctrine peut se résumer schématiquement en deux formules : complicité entre hérédité et variation individuelle ; complicité entre hérédité et modification.

Hérédité et variation individuelle

La réflexion darwinienne sur l'hérédité ne peut manquer d'apparaître archaïsante à un lecteur moderne, en raison des données sur lesquelles elle s'appuie, et aussi de la thèse finale sur laquelle elle débouche (la pan-genèse). Mais elle nous semble remarquable par la manière dont elle isole "l'hérédité" comme problème biologique irréductible à tout autre. Plus que cela : la réflexion darwinienne fait surgir l'hérédité comme problème, à partir d'un catalogue de curiosités et de caprices de la nature légué par les éleveurs, les vétérinaires, les horticulteurs, les médecins aussi, bref par tous les arts de la domesticité.

Des observations et généralisations empiriques effectuées par les éleveurs, Darwin retient d'abord l'idée de la "force" de l'hérédité" :

“Il est à peine possible, dans le cadre d’un exposé de taille modeste, de pleinement convaincre ceux qui n’ont pas étudié le sujet, de la force de l’hérédité [the force of inheritance] que les animaux élevés acquièrent lentement, comme le montrent les nombreux traités qui ont été publiés sur les divers animaux domestiques, et la conversation avec les éleveurs”. ^[92]

Cette présentation de l’hérédité comme une “force” ou encore comme une “puissante tendance” revient constamment sous la plume de Darwin. Mais en quoi cette force consiste-t-elle ? - Simplement en ce que “le semblable engendre le semblable”. ^[93] La formule peut sembler triviale. Ce n’est pas au dix-neuvième siècle que l’on découvre que la “génération” produit des êtres semblables à leurs parents. Pourtant Darwin souligne que ce n’est pas un aphorisme de naturaliste, mais d’éleveur :

“Si l’on n’eût jamais domestiqué les animaux sauvages, et qu’on n’eût jamais observé que des animaux sauvages, nous n’aurions probablement jamais entendu dire que “le semblable engendre le semblable”. La proposition eût été d’elle-même aussi évidente que celle que tous les bourgeons du même arbre sont semblables, bien qu’aucune de ces propositions ne soit strictement vraie. Car, comme on l’a souvent remarqué, il n’y a probablement pas deux individus qui soient identiquement les mêmes. Tous les animaux sauvages se reconnaissent les uns les autres, ce qui montre qu’il y a quelque différence entre eux ; lorsque l’œil est bien exercé, le berger reconnaît chaque mouton, tandis que l’homme peut distinguer l’un

de ses compagnons parmi des millions d'autres hommes". ^[94]

Il convient ici d'identifier avec précision ce que le naturaliste apprend des éleveurs. La référence à l'adage "le semblable engendre le semblable" a en effet quelque allure de provocation. Darwin pouvait difficilement ignorer que c'était un aphorisme favori des naturalistes fixistes : Linné l'utilisait au tout début du *Système de la nature* (1735), dans la proposition même où il affirmait qu'"il n'y a pas d'espèces nouvelles" et qu'en toute espèce une unité rigoureuse préside à l'ordre. ^[95] Aussi Darwin explique-t-il quelques lignes plus loin ce qu'implique chez les éleveurs le dicton "le semblable engendre le semblable". Une lecture attentive du texte anglais montre que les éleveurs y sont crédités de subvertir le sens traditionnel de l'aphorisme, en détournant l'attention de la notion traditionnelle de "type" vers celle d'hérédité, qui fait l'objet du chapitre :

"Le dicton 'le semblable engendre le semblable' a en fait son origine dans la confiance totale, acquise par les éleveurs, dans l'idée qu'un animal supérieur ou inférieur reproduira généralement son propre genre [kind] ; mais cette supériorité ou cette infériorité mêmes montrent que l'individu [individual] en question s'est légèrement écarté de son type [type]." ^[96]

La traduction française de Moulinié (1868) a gommé les nuances de ce texte, en rendant "kind" et "type" par le seul terme français de "type", et en faisant disparaître la mention de "l'individu". Or si l'on veut comprendre le propos de Darwin, il importe de se souvenir que celui-ci n'emploie jamais

le terme “type” qu’avec une extrême circonspection, sauf dans quelques développements de *L’origine des espèces* explicitement consacrés à une réinterprétation de la notion. Dans ces passages célèbres, Darwin explique que l’on peut employer le mot à condition de voir que la communauté des attributs entre organismes ou groupes d’organismes doit toujours être comprise comme l’effet d’une descendance commune. Autrement dit, toute classification n’a de signification objective qu’en référence à une reconstruction de la généalogie des êtres vivants. Aucune typologie anhistorique, aucune logique des “formes” ne domine la classification naturelle. ^[97] Bref, rien n’est si opposé à Darwin que l’esprit de cette “morphologie transcendantale” dont Goethe, E. Geoffroy Saint-Hilaire, ou Serres, étaient au début du dix-neuvième siècle les plus illustres représentants.

Or considérons attentivement le vocabulaire dont use Darwin dans le passage que nous venons de citer. À la manière dont les éleveurs le comprennent, l’aphorisme “le semblable engendre le semblable” est un aphorisme héréditariste. Il repose sur la conviction qu’un animal supérieur ou inférieur reproduira “son propre genre [kind]”, ou encore, pourrait-on dire, sa propre “sorte”. Darwin ne dit pas “son propre type”, bien que les éleveurs utilisent spontanément ce vocabulaire, comme les naturalistes. Il utilise délibérément, comme souvent, le mot “kind”, mot qui correspondrait assez bien à l’usage populaire en français de mots comme “sorte”, ou “genre” (“une sorte de...”, “un genre de...”). “Kind” est en réalité un terme qui exprime purement et simplement l’idée d’une collection d’objets présentant quelque caractère distinctif, quelque *différence*. Or précisément, c’est de la transmission de la

différence, de l'écart qu'il s'agit ici : les éleveurs nous apprennent qu'à proprement parler un animal ne transmet pas fondamentalement sa "race", son "espèce", son "type", mais ce en quoi il est "supérieur" ou "inférieur", autrement dit ce en quoi il s'écarte du "type commun" de la race ou de l'espèce. On remarque l'ironie discrète de Darwin : il débusque dans le langage des éleveurs l'indice de quelque chose qui déborde leur tendance spontanée à utiliser le vocabulaire du type. Ne parle-t-on pas couramment en anglais d'animaux qui "se reproduisent conformément au type" ["to breed true to type" ; ou tout simplement : "to breed true"]. Mais note Darwin, ce qui intéresse depuis toujours les éleveurs, c'est d'obtenir que le plus grand nombre d'animaux se rapproche de ceux des individus qu'ils jugent "supérieurs". Or quelque idéale que soit la représentation de la "supériorité", quel que soit le "modèle" qu'il a en tête, l'éleveur bute sur cette loi de la nature qui fait que la transmission des qualités est individuelle ; et c'est cela que l'éleveur appelle communément "hérédité".

Voilà donc la grande leçon des éleveurs, et plus généralement de la domesticité -animale, végétale, et aussi humaine : sous le nom d'"hérédité", on rassemble tous les faits de "ressemblance" que l'on ne sait pas comprendre dans le langage du type.^[98] L'hérédité, comme la variation, est individuelle : on hérite d'une particularité, pas d'un type.

Toutefois l'hérédité n'est pas simplement la ressemblance entre parents et enfants. Car comme le note avec insistance Darwin, la "force" de l'hérédité, bien qu'immensément puissante, est "capricieuse" : "À l'apparition d'une nouvelle

particularité, nous ne pouvons jamais prédire si elle sera héréditaire.”^[99] Par ailleurs, deux parents identiques ne donnent pas nécessairement un enfant qui leur soit comparable sous tel ou tel rapport : “Si les deux parents présentent à leur naissance la même particularité, la probabilité est forte qu’elle sera transmise à au moins une partie de leur progéniture”.^[100] De tels faits montrent que les phénomènes d’hérédité ne sont pas suffisamment cernés par l’idée de similitude entre individus. Les faits d’hérédité sont en réalité très étroitement liés à ceux de la variation individuelle. C’est pourquoi dans *La variation* Darwin insiste beaucoup sur deux grandes catégories de faits susceptibles d’éclairer ce lien : la transmission des monstruosité (ou “particularités extraordinaires”), et les faits de réversion. Aucune de ces catégories de faits ne fournit directement la nature de l’hérédité ; mais chacune contribue à faire surgir un élément crucial du problème de l’hérédité.

Dans tous ses exposés sur l’hérédité, Darwin commence toujours par attirer l’attention sur les anomalies exceptionnelles, les altérations structurales telles que la polydactylie ou l’albinisme. Ce n’est pas qu’il leur confère une importance primordiale dans la modification des espèces. Au contraire : c’est aux petites variations, non aux “sports” (les variations de grande ampleur),^[101] que revient le privilège de l’innovation évolutive. Mais Darwin voit dans les particularités extraordinaires une donnée cruciale qui révèle l’originalité du phénomène d’hérédité. C’était un fait bien connu depuis le dix-huitième siècle que certains caractères rares (comme la polydactylie) se manifestent de manière répétée, quoique non systématique, dans certaines familles, alors qu’ils sont

inexistants dans pratiquement toutes les autres. Reprenant ce vieux problème, Darwin développe dans *La variation* un raisonnement quantitatif et explicitement populationnel, ce qui est assez rare. Le passage mérite d'être relevé :

“Supposons que dans une grande population, une affection particulière survienne en moyenne une fois sur un million, en sorte que la chance *a priori* qu'un individu pris au hasard soit affecté soit de un millionième. Supposons que la population s'élève à soixante millions, et qu'elle soit composée, disons, de dix millions de familles, chacune contenant six membres. À partir de ces données, le professeur Stokes a calculé pour moi qu'il y aura 8 333 millions de chances contre 1 pour que, sur les dix millions de familles, il n'y en ait pas même une seule dans laquelle un parent et deux enfants seront affectés par la particularité en question. Mais on pourrait citer de nombreux cas dans lesquels plusieurs enfants ont été affectés par la même affection rare que l'un de leurs parents : et dans ce cas, surtout si l'on inclut les petits-enfants dans le calcul, les chances contre une simple coïncidence deviennent prodigieuses, et quasiment au-delà de toute appréciation numérique énonçable.” ^[102]

Ce raisonnement était déjà donné, sous forme abrégée, dans *L'origine des espèces*, ^[103] ainsi que dans le manuscrit de 1856-58, où figurait déjà aussi la référence à Stokes. ^[104] La conséquence qu'en tire Darwin est que la distribution des grandes anomalies bien connues des médecins et des vétérinaires n'est due ni à l'action directe des conditions extérieures (car la même anomalie se manifeste dans des

conditions différentes), ni à une conjonction aléatoire de causes hétérogènes. Ces anomalies sont dues “à des lois inconnues agissant sur l’organisation ou la constitution de l’individu”, et elles dépendent “de ce que les membres d’une même famille héritent de quelque point commun dans leur constitution.” ^[105] Mais simultanément, le fait que le caractère ne soit pas systématiquement transmis à tous les enfants d’une même famille empêche de penser le phénomène comme pure et simple reproduction d’un type. Une fois le phénomène établi à partir d’un catalogue de cas classiques empruntés aux annales vétérinaires, horticoles et médicales, il ne reste plus à Darwin qu’à généraliser : si les grandes déviations de structure sont “héréditaires”, a fortiori les infimes variations “en plus et en moins” le sont-elles aussi. ^[106] L’inférence ne va pas de soi, mais Darwin dispose d’une autre collection de faits pour l’étayer : les succès de la sélection artificielle montrent que les animaux et les plantes individuelles “tendent” à transmettre leur “supériorité” ou leur “infériorité”, donc leur différence “en plus ou en moins”.

La seconde catégorie remarquable de faits d’hérédité sur lesquels Darwin s’attarde longuement est constituée par la réversion. ^[107] Nous avons déjà mentionné l’importance critique du concept de retour dans la pensée darwinienne, et il nous y faudra revenir encore. Non seulement la réversion est pour Darwin un “grand fait d’hérédité”, mais elle est aussi peut-être celui qui en révèle le mieux la nature. La réversion, ou “atavisme”, c’est le fait qu’un enfant ressemble, pour un certain caractère, non à ses parents, mais à l’un de ses ancêtres. La réversion désigne donc le fait qu’un caractère saute une ou plusieurs générations. À la limite, le caractère qui

réapparaît n'est connu chez aucun aïeul individuel connu, et évoque quelque état antérieur de la race ou de l'espèce.

Des faits de réversion, Darwin tire une série d'observations remarquables pour l'hérédité. En premier lieu, l'hérédité n'est pas adéquatement définie par la ressemblance entre les parents et les enfants, puisque certains faits d'hérédité parmi les plus remarquables se manifestent par une ressemblance avec des ancêtres éloignés, ou dans des collatéraux. Toutefois, Darwin se garde bien d'interpréter la réversion comme une force qui ramènerait épisodiquement les individus au type de la race ou de l'espèce. Bien loin d'y voir la manifestation d'une hérédité raciale qui transcenderait les individus, il y trouve argument pour soutenir que l'hérédité individuelle est une mosaïque de caractères dont certains sont visibles, et d'autres, en grand nombre, invisibles.^[108] Ces caractères invisibles, Darwin les appelle "latents" ou encore "dormants".^[109] Ainsi chaque sexe possède de manière "latente" les caractères de l'autre sexe ; bien que ces caractères ne se développent pas dans le cas ordinaire, ils ne se transmettent pas moins à la génération suivante. De la même manière, tout caractère peut ainsi se "transmettre" sans se "développer", et ne se révéler qu'à une génération ultérieure. Par conséquent, la réversion est par excellence le fait qui "prouve que le développement d'un caractère et sa transmission sont deux pouvoirs distincts qui peuvent même, dans quelque cas être antagonistes l'un de l'autre, car chacun peut agir alternativement dans des générations successives".^[110] C'est pourquoi "*le principe de réversion (...) est l'un des plus remarquables attributs de l'hérédité*",^[111] car il révèle précisément que celle-ci ne doit pas être confondue avec la génération.

Nous commençons ainsi à comprendre le tissu conceptuel que Darwin tresse en s'appuyant sur l'expérience des éleveurs, des jardiniers, des des médecins et des vétérinaires : - dans le catalogue des curiosités et caprices de la nature que lui fournissent les arts de la domesticité, Darwin trouve argument en faveur d'un lien intrinsèque entre hérédité et variation individuelle. Ainsi le regard du naturaliste se trouve-t-il détourné de la *diversité typologique* vers la *variabilité individuelle*, et disposé à voir que la seconde est source de la première. Quant au lien précis entre variation et hérédité, Darwin n'en a pas une représentation opératoire ; mais son travail conceptuel dessine assurément les contours d'une heuristique qui a une immense influence sur la biologie expérimentale de la fin du dix-neuvième siècle. Cette heuristique consiste en deux propositions. En premier lieu l'hérédité, en tant que ressemblance, n'est jamais qu'une *probabilité* de ressemblance entre parents et enfants, en sorte que toute science expérimentale de l'hérédité devra commencer par s'accommoder de la différence *avec* les parents, et *entre* les enfants. En second lieu, en insistant sur les faits de réversion, qu'il interprète comme des caractères latents, plus ou moins indépendants, et capables de sauter des générations, Darwin se fait l'avocat d'une conception particulière de l'hérédité. Ces deux propositions heuristiques tempèrent l'impression d'archaïsme que laisse la représentation de l'hérédité comme une "force". Elles résument en fait les deux directions conceptuelles majeures dans lesquelles la biologie expérimentale de la fin du dix-neuvième siècle s'est engagée pour débrouiller l'énigme de l'hérédité. Sans doute ces orientations conceptuelles étaient-elles dans l'air de la science empirique de l'époque : la

première survient trente ans après les premiers balbutiements de la statistique biologique (Quételet), tandis que la seconde est contemporaine du mémoire de Mendel sur l'hybridation(1865) et des débuts de la théorie cellulaire. Ce qui revient à Darwin, c'est d'avoir désigné l'*hérédité* - notion et terme d'éleveurs, d'horticulteurs et de médecins - comme un nœud conceptuel et un problème désormais incontournables pour la biologie expérimentale comme pour l'histoire naturelle.

Quant au rapport entre cette méditation sur les faits d'hérédité et la théorie darwinienne de la sélection, il est évident. Si Darwin a développé, aussi tôt que 1844 une hypothèse de modification graduelle et cumulative des races et espèces par sélection de variations individuelles, c'est parce qu'il avait déjà rompu avec une thématique de l'identité biologique définie par le *type* de la variété ou de l'espèce. Cette orientation conceptuelle n'a cessé de se confirmer par la suite. Nous verrons bientôt par ailleurs qu'elle permet de comprendre aussi en quoi sélection naturelle et sélection artificielle ne sont pas seulement liés par une métaphore, mais aussi par une unique théorie.

Hérédité et modification

N'allons-nous pas trop loin toutefois dans la systématisation de thèses qui ne sont peut-être pas si claires dans le cheminement propre de la pensée darwinienne ? Car la thèse de l'hérédité comme pouvoir de transmission strictement individuel n'est

pas si exclusive chez Darwin. Celui-ci s'exprime en réalité fort souvent comme si "le grand principe d'hérédité" s'appliquait autant aux races, espèces, et aux groupes taxonomiques supérieurs qu'aux individus. Après tout, l'hypothèse même de la sélection (naturelle ou artificielle) ne consiste en rien d'autre que ceci : des caractères apparus comme des écarts individuels sont graduellement "fixés" dans une communauté reproductrice (une lignée) sous l'effet de forces (techniques humaines d'amélioration, ou lutte pour l'existence) qui affectent les chances de survie et de reproduction. Or les caractères ainsi fixés ne sont pas moins "héréditaires" que les caractères variables. En sorte qu'on peut tout autant parler de "différences héréditaires" entre les races, les espèces, les genres, etc., qu'entre les individus. Darwin est parfaitement explicite là-dessus, ^[112] et ceci s'accorde bien avec la tendance qu'il a parfois à identifier "hérédité" et "descendance" (cf. supra, Introduction, p. 9). Bref, il est peut-être tout simplement faux que Darwin ait argumenté en faveur d'un concept strictement "individualiste" de l'hérédité, comme opposé à "l'hérédité raciale" ou encore "spécifique".

C'est une nouvelle fois dans la réflexion de Darwin sur l'élevage que nous trouvons réponse à cette difficulté. Cette réflexion, on ne doit pas l'oublier, n'est pas simplement d'emprunt, elle est une analyse critique du discours des éleveurs. Or il est deux doctrines des éleveurs qui ont eu au dix-neuvième siècle une considérable influence. L'une est connue sous le nom de "doctrine de constance de la race". Celle-ci consistait à dire que la "certitude" ou "l'incertitude" de l'hérédité des caractères des animaux dépend du degré de pureté de leur ascendance, en sorte que l'hérédité est une

“force” ou un “pouvoir” d’intensité variable. L’hérédité -disait-on- est d’autant plus “forte” que la lignée d’élevage est plus pure. ^[113] L’apogée de cette théorie se situe dans les années où Darwin s’est mis à lire les traités d’élevage, c’est-à-dire vers 1840-1850. Une autre doctrine, courante dans les traités d’élevage du dix-neuvième siècle, était que la “force de l’hérédité” est proportionnelle à l’ancienneté d’un caractère. Autrement dit, plus un caractère a été longtemps transmis, plus il tendra à se perpétuer. Dans cette perspective, l’hérédité s’interprète à la manière de la “force vive” des physiciens : plus la force agit longtemps, plus elle a d’effet, de la même manière que l’énergie cinétique d’un corps en chute libre s’accroît avec le temps. Ces deux doctrines, en fait très proches l’une de l’autre, revenaient à tirer l’hérédité vers l’idée d’une inertie propre des types raciaux ou spécifiques. Or dans les deux cas, Darwin a critiqué ces doctrines dominantes chez les éleveurs de manière extrêmement claire, en rejetant l’idée d’une hérédité proprement raciale qui transcenderait l’hérédité individuelle.

Considérons d’abord l’attitude de Darwin à l’égard de la doctrine de la constance des races pures. Au premier chapitre de *L’origine des espèces*, l’auteur déclare qu’il a été très frappé par une croyance commune chez la plupart des éleveurs et des horticulteurs, selon laquelle “les races diverses dont ils s’occupent, descendent d’autant d’espèces primitivement distinctes.” ^[114] Cette croyance, précise-t-il, tourne parfois en doctrine :

“Certains auteurs ont développé jusqu’à l’absurde la doctrine selon laquelle les races domestiques diverses ont

leur origine dans diverses souches primitives. Ils croient que chaque race qui se reproduit pure, si légers soient ses caractères distinctifs, a eu son prototype [prototype] sauvage.” ^[115]

La croyance est “absurde”, mais elle est du plus haut intérêt pour le naturaliste. Les éleveurs et les cultivateurs sont en effet convaincus de la stabilité des races que leur industrie a pourtant puissamment contribué à façonner. Or, pour peu que l’on ait égard à l’histoire passée des races domestiques et à leur géographie, la “constance” des races domestiques apparaît pour ce qu’elle est : non un effet de la “pureté” du type, mais une illustration exemplaire de la “force” intrinsèque de l’“hérédité”. La “force” de l’hérédité n’est pas fonction de quelque pureté du type racial ; au contraire elle se manifeste en dépit de, ou conjointement avec, la modifiabilité des races. La croyance spontanée des éleveurs et des cultivateurs dans la constance des races domestiques est donc un beau démenti opposé à ces naturalistes qui croient que les variétés domestiques tendent à “faire retour” au type de l’espèce.

Cette remarque éclaire à notre sens l’ambition de la première moitié de la *Variation des animaux et des plantes sous l’action de la domestication* (Chap. I à XII). On sait que l’auteur y passe en revue une multitude de données d’observation sur la totalité des espèces domestiquées, considérées les unes après les autres : chiens, chats, chevaux, ânes,..., blé, maïs, chou, pomme de terre... Ces données sont pour une bonne part destinées à étayer les spéculations théoriques de la seconde moitié du livre sur les causes de la variation, la nature de l’hérédité, l’hybridation, la sélection. Mais elles sont disposées

d'une manière remarquable. Darwin dresse un tableau typiquement naturaliste de l'histoire de chaque espèce ou groupe d'espèces domestiquées. Dans chaque cas il s'attarde longuement sur la généalogie ramifiée des races, sur leur centre de création et sur leur dispersion géographique. Le premier volume de la *Variation* a ainsi les allures d'un traité de biogéographie des animaux et des plantes domestiquées. Or l'objectif est souvent rappelé : - il s'agit de démontrer que les formes considérées par les éleveurs ou les cultivateurs comme des "espèces distinctes" doivent être regardées comme des races géographiques modifiées.

On a ainsi dans la *Variation* une démarche rigoureusement complémentaire de celle de l'*Origine*. Dans *L'origine des espèces*, l'hypothèse que les "variétés" sont des "espèces commençantes" s'appuie sur une panoplie d'arguments indirects, qui visent à pallier l'impossibilité où se trouve en général le naturaliste d'accéder directement aux généalogies. Dans la *Variation*, l'approche généalogique est au contraire très souvent possible : aussi Darwin s'applique-t-il à montrer que les "espèces distinctes" des éleveurs sont le plus souvent interprétables comme des "races géographiques". Or si l'on peut, *au moins dans le cas des espèces domestiquées*, parvenir à une représentation généalogique des formes où la "généalogie" dénote d'authentiques lignées de "parents" et d'"enfants" individuels (et pas seulement des successions hypothétiques de "formes"), on dispose d'un argument empirique capital pour avancer que la théorie générale de la modification des espèces n'est pas seulement une théorie de la "descendance avec modification", mais aussi, comme il arrive à Darwin de le dire, une théorie de "l'hérédité avec modification" [\[116\]](#)

On voit donc l'usage tactique que fait Darwin de la croyance de tant d'éleveurs dans la "constance" et la naturalité des races domestiques. Cette croyance est fondamentalement fausse, mais elle témoigne à sa manière en faveur d'une complicité entre hérédité et modification.

Cette complicité conceptuelle de l'hérédité et de la modification se confirme dans la critique sans complaisance que Darwin dirige contre une autre doctrine commune chez les éleveurs : celle selon laquelle la "force" de l'hérédité serait proportionnelle à l'ancienneté du caractère. Cette critique est exposée dans un paragraphe de *La variation* très suggestivement intitulé "la fixité des caractères", et où Darwin examine "[la] croyance générale des éleveurs selon laquelle plus un caractère a été longtemps transmis dans un élevage, plus il continuera à se transmettre avec fermeté". ^[117]

Cette croyance n'était en fait qu'un élément de la "doctrine de la constance", consistant en effet à attribuer l'efficacité de l'hérédité à la pureté de la descendance ou à l'ancienneté du lignage. Quoi qu'il en soit, Darwin conteste cette croyance en s'appuyant sur les données mêmes des éleveurs. Les pratiques banales de l'élevage et de la culture ne confirment aucunement l'idée que "l'hérédité gagne de la force simplement par une continuité prolongée". ^[118] Assurément, concède-t-il, si l'on s'efforce d'améliorer une race domestique en éliminant les individus qui s'écartent du modèle désiré, il arrivera sans doute que peu à peu la race tende à se fixer. Mais cette opération de sélection artificielle, si elle présuppose une hérédité des caractères que l'on veut fixer, ne signifie aucunement que l'hérédité se renforce avec le temps. Pour

apprécier la “force” héréditaire d’un caractère, il ne faut pas considérer son ancienneté, mais ce qui se produit lorsqu’un nouveau caractère surgit, soit spontanément, soit comme conséquence d’un croisement. Or sur ce point précis, l’expérience commune des éleveurs et des horticulteurs montre qu’un nouveau caractère peut se fixer d’emblée avec la plus grande vigueur, ou présenter des fluctuations, ou encore ne pas se transmettre du tout. Par conséquent “il ne paraît pas y avoir de relation entre la force avec laquelle un caractère est transmis et la durée pendant laquelle il a été transmis”. ^[119] C’est en fait l’expérience entière de la domestication humaine qui témoigne contre une conception de l’hérédité comme un pouvoir que renforcerait le temps. La domestication montre “qu’aucun degré d’ancienneté ne peut assurer la transmission parfaite d’un caractère”. ^[120] On voit donc la remarquable leçon que Darwin tire de l’élevage : l’hérédité n’est pas une force de fixité, mais une force de fixation. Pour employer une métaphore physicienne, qu’on ne trouve cependant pas chez Darwin, nous dirions volontiers : l’hérédité doit être pensée par analogie avec le principe d’inertie, mais aucunement à la manière du théorème des forces vives. Bien qu’il l’exprime dans une terminologie archaïque de la “force”, Darwin ne conçoit pas fondamentalement l’hérédité de manière énergétique, mais, comme le montre bien l’hypothèse ultime de la pangenèse, de manière “matérielle” et, sous réserve de prendre le mot en un sens assez large, “particulaire”. ^[121]

Les bénéfices du détour domestique ne sont donc pas seulement métaphoriques. Les animaux et les plantes domestiques sont pour l’auteur de *L’origine des espèces* la preuve la plus directe de la modifiabilité des espèces. À ceux

qui, comme Wallace, considèrent les variétés domestiques comme instables, et objectent qu'elles devraient nécessairement faire retour au type sauvage primitif en cas de relâchement des contraintes d'élevage, Darwin répond fondamentalement ceci : la domestication est au contraire une immense expérience qui prouve la possibilité d'une modification non-réversible des espèces. Peut-être la plupart des variétés domestiques s'éteindraient-elles si on les naturalisait. ^[122] Mais si c'était le cas, ce serait là une preuve supplémentaire de la capacité qu'ont les races des animaux et des végétaux de *fixer* des caractères.

Cette capacité permanente de fixation, Darwin l'analyse avec insistance dans le vocabulaire de "l'hérédité", qu'il impose dans l'approche naturaliste de la modification des espèces. En faisant de l'hérédité un objet d'interrogation prioritaire pour le naturaliste, Darwin entend saper à la racine les représentations typologiques du devenir des espèces. Il ne suffit pas pour cela de brouiller la frontière entre "variété" et "espèce", ce qu'au demeurant bien des naturalistes avaient admis depuis Lamarck au moins. Il faut aussi identifier à quel niveau d'organisation les caractères sont transmis. Or ce que les arts de la domestication apprennent au naturaliste, c'est que le vieil adage "le semblable engendre le semblable" n'a de sens empirique que dans la transmission individuelle et différentielle des caractères. Ni les espèces ni les races n'héritent de quoique ce soit. C'est donc à ce niveau que la modification doit être pensée. Mais c'est précisément par ailleurs en référence à "l'hérédité" que Darwin conçoit le processus de sélection, qu'elle soit "artificielle", "naturelle", ou "sexuelle". Dans son concept strictement darwinien, la

sélection en général n'est rien que l'accumulation graduelle de variations "individuelles". Darwin le répète dans *L'origine des espèces* : le "principe d'hérédité" est un prérequisit de celui de sélection. Car la sélection naturelle n'est pas un tri de variétés (Wallace) ; elle n'est pas non plus à proprement parler un tri d'individus (Spencer) ; la sélection naturelle est un biais en faveur de (petites) variations individuelles héréditaires.

La grande originalité de Darwin, parmi d'autres qui ont pensé quelque principe analogue de "survivance du plus apte", est qu'il lie son hypothèse à une conjecture sur la nature des entités naturelles qui survivent. Et c'est assurément dans les traités des éleveurs, jardiniers, vétérinaires, médecins qu'il trouve de quoi désigner ces entités : différentielles, individuellement transmises, toujours "latentes" à quelque degré, inertielles, mais non à proprement parler "fixes". Assurément, le concept darwinien de l'hérédité regorge d'obscurités, d'équivoques, de désuétudes. Mais c'est précisément en référence à ces opacités que la théorie de la sélection naturelle a cherché les voies de sa validité pendant les six à sept décennies postérieures à *L'origine des espèces*.

On voit ainsi la profonde complicité des concepts de variation, d'hérédité et de modification que présuppose l'hypothèse darwinienne de sélection. Pour parechever ce tableau préliminaire, il nous faut maintenant comprendre en quoi le détour par la sélection artificielle, et donc le terme même de "sélection", était aussi crucial pour le transformisme darwinien.

3 - Sélection naturelle et sélection artificielle

Il n'est pas possible de quitter la question du statut de la domesticité dans la pensée naturaliste de Darwin sans mettre au clair le rapport entre sélection "artificielle" et sélection "naturelle". Dès la parution de *L'origine des espèces*, l'usage darwinien du terme même de "sélection" a été critiqué pour son "anthropomorphisme" naïf. C'est un argument qu'emploie par exemple Wallace pour convaincre Darwin en 1866 d'abandonner l'expression. ^[123] Le terme de "sélection" -dit-il- enveloppe un élément irréductible de choix, donc de pensée et de direction. La comparaison constante entre sélection naturelle et sélection effectuée par l'homme - ajoute Wallace - conduit insensiblement mais sûrement à parler du processus naturel comme d'un agent personnifié qui "préfère", "cherche le bien de l'espèce" etc. Aussi l'expression de "sélection naturelle" est elle une formule "métaphorique", "indirecte et "incorrecte", à laquelle il serait plus prudent de renoncer, au profit d'une autre plus neutre, comme celle, spencérienne, de "survivance des plus aptes".

Darwin avait en fait répondu d'avance à cette objection dès la troisième édition de *L'origine des espèces* (1861) :

"Dans le sens littéral du mot, il n'est pas douteux que la sélection naturelle est un terme erroné [a misnomer] ; mais qui donc a jamais reproché aux chimistes de parler des affinités électives des divers éléments ? -Or on ne peut pas dire, à strictement parler, que l'acide choisisse la base avec

laquelle il se combine de préférence. On a dit que je parle de la sélection naturelle comme d'un pouvoir actif ou comme d'une Divinité ; mais qui reproche à un auteur de parler de l'attraction ou de la gravitation comme gouvernant les mouvements des planètes ? Chacun sait ce que signifient et ce qu'impliquent ces expressions métaphoriques ; elles sont quasiment nécessaires à la concision de l'expression." ^[124]

Cette réponse de Darwin n'appelle guère de commentaires. Tous les termes du langage scientifique ont leur origine dans quelque métaphore, et en conservent quelque souvenir. L'on peut être sûr qu'à ce compte-là, on trouvera toujours dans toute théorie scientifique un élément d'anthropomorphisme. Aussi le vrai problème n'est-il pas qu'il y ait de la métaphore, mais de savoir si la métaphore est justifiée, autrement dit si l'analogie a quelque fondement réel. Une comparaison est épistémologiquement légitime si l'on peut désigner une véritable identité ou communauté de nature entre deux choses. Si ce n'est pas le cas, son intérêt se limite à la rhétorique d'invention ou d'exposition.

Cela étant, il existe une réflexion très explicite de Darwin sur le rapport entre les sélections artificielle et naturelle. Cette réflexion ne doit pas être cherchée dans les divers textes de circonstance où le naturaliste a répondu de manière plus ou moins polémique à l'objection d'"anthropomorphisme". Elle se trouve en fait dans les textes fondamentaux, et a deux aspects très différents. Darwin a d'une part développé l'idée d'une théorie générale de la sélection. Il a d'autre part, dans *La Variation*, envisagé le problème sous l'angle du rapport

objectif entre les deux sélections, lorsqu'elles viennent à se côtoyer et, éventuellement à interagir, dans les espèces domestiquées. Or cette interprétation ne rend pas justice de l'argumentation darwinienne. Outre que l'usage commun du terme de "sélection" dans "sélection artificielle" et "sélection naturelle" est pour Darwin *conceptuellement* justifié, autrement dit fonde une métaphore légitime, il y a dans la réflexion darwinienne sur le rapport entre les deux sélections des éléments qui ne se laissent pas analyser en termes de métaphore. Etablissons ces deux points.

Du fondement de la métaphore : théorie générale de la sélection

Il y a une raison, parfaitement explicite, pour laquelle Darwin n'a jamais renoncé au terme de sélection. C'est la conviction, ancrée dans une double pratique de naturaliste et de théoricien des organismes domestiqués, qu'une théorie générale de la sélection est possible. Ceci signifie qu'en *un certain sens*, "sélection artificielle" et "sélection naturelle", de même d'ailleurs que "sélection sexuelle", désignent un processus identique. Les pages consacrées à la sélection, dans la *Variation*, s'ouvrent sur ces mots :

"Le pouvoir de sélection, qu'il soit exercé par l'homme, ou qu'il vienne à opérer naturellement dans la lutte pour l'existence et dans la survivance du plus apte qui en résulte, dépend entièrement de la variabilité des êtres organisés.

Sans la variabilité, rien ne peut-être accompli ; mais il suffit pour qu'il y ait sélection qu'il y ait de légères différences individuelles, et ces différences individuelles sont probablement le principal ou l'unique moyen de produire des espèces nouvelles." ^[125]

Dans ces lignes, Darwin définit une condition nécessaire de la sélection : il faut qu'il y ait de la variabilité, en l'occurrence une variabilité individuelle et héréditaire ("toute variation non héréditaire est sans intérêt pour nous"). ^[126] La sélection, humaine ou naturelle, ne crée jamais la variation, mais toujours la requiert.

Cela étant, le processus général de sélection consiste dans "l'accumulation" de certaines variations fournies par la nature, par conservation et reproduction préférentielle (voire exclusive) des individus qui présentent ces variations. Cette caractérisation de la sélection s'applique évidemment autant à la sélection humaine qu'à la sélection naturelle. Elle est directement liée à la manière dont Darwin conçoit son hypothèse centrale sur la modification des espèces, par contraste avec Wallace : dans la nature comme dans l'élevage domestique, la sélection ne consiste pas à trier des variétés ou races, mais à les modifier par accumulation de différences infinitésimales. :

"Si la sélection consistait simplement à isoler quelque variété bien distincte, et à la reproduire, ce principe serait si évident qu'à peine vaudrait-il la peine de le noter ; mais son importance consiste dans le grand effet produit par l'accumulation dans une direction, pendant des générations successives, de différences absolument

inappréciables pour un œil inexpérimenté -des différences que quant à moi j'ai vainement essayé d'apprécier ;" ^[127]

L'unité du concept de sélection tient donc en ceci ; la sélection (tout court) est une puissance susceptible de modifier (ou de conserver) les espèces par diffusion graduelle (ou élimination) de variations héréditaires qu'elle ne produit pas. Cette unité apparaît mieux encore dans certains passages, plus radicaux, où Darwin présente la sélection (tout court) comme la puissance majeure contrôlant la modification des espèces. Dans *La Variation*, il y a deux chapitres consacrés à la sélection. Le premier s'intitule *Sélection par l'homme* ; le second, *Sélection tout court*. Ce chapitre se conclut ainsi :

"J'ai, dans ce chapitre et ailleurs, parlé de la sélection comme de la puissance qui l'emporte [the paramount power], bien que son action dépende, d'une manière absolue, de ce que nous appelons variabilité spontanée ou accidentelle. Supposons un architecte contraint de bâtir un édifice avec des pierres non taillées, tombées dans un précipice. La forme de chaque fragment peut être qualifiée d'accidentelle ; cependant, elle a été déterminée par la force de la gravitation, par la nature de la roche, et par la pente du précipice, -toutes circonstances qui dépendent de lois naturelles ; mais il n'y a entre ces lois et l'emploi que le constructeur fait de chaque fragment, aucune relation. De même manière, les variations de chaque créature sont déterminées par des lois fixes et immuables, mais qui n'ont aucune relation avec la structure vivante, qui est lentement construite par le pouvoir de la sélection, que celle-ci soit naturelle ou artificielle. Si notre architecte réussit à élever

un bel édifice utilisant pour les voûtes les fragments bruts en forme de coin, les pierres allongées pour les linteaux, et ainsi de suite, nous devrions bien plus admirer son travail que s'il l'eût exécuté au moyen de pierres taillées exprès. Il en est de même de la sélection, qu'elle soit appliquée par l'homme ou par la nature ; car bien que la variabilité soit indispensable, lorsque nous considérons un organisme très complexe et excellemment adapté, la variabilité est dans une position très subordonnée par rapport à la sélection, de même que la forme de chaque fragment utilisé par notre architecte supposé est sans importance en comparaison de son habileté." ^[128]

Ces lignes sont instructives à plusieurs égards. On note évidemment l'utilisation la plus explicite d'une métaphore, et qui plus est, d'une métaphore techniciste. La métaphore au demeurant confirme tout ce que l'on pouvait pressentir dans le vocabulaire utilisé dans *L'origine des espèces* pour qualifier la sélection naturelle, en particulier sa présentation comme un "agent" ou un "pouvoir". Darwin persiste et signe. Ceci ne manque pas de surprendre dans un livre publié après que Darwin ait subi l'assaut des critiques d'anthropomorphisme, et se soit décidé à les intégrer et à les minimiser dans *L'origine des espèces* (3ème édition, début du chapitre 4, cf *supra* n. 124) et dans l'Introduction même de la *Variation*. Or si l'on y regarde attentivement, la métaphore ici développée a deux caractères remarquables. D'une part, la sélection est comparée à une "construction" : c'est d'elle qu'émerge la "structure". C'est là une manière appuyée de se démarquer de la métaphore spencérienne du "tri", avec les images associées du tamis ou du crible (Cf *infra* Chap. 2). S'il faut donc une

métaphore de la sélection, c'est l'art de l'architecte bricoleur, non l'élection ou le tri. D'autre part, cette métaphore est une métaphore des *deux* sélections, la naturelle *et* l'artificielle. Il s'agit de faire apparaître un caractère appartenant à l'une et à l'autre, et par là même de discréditer l'idée que dans "sélection naturelle", "sélection" n'est rien qu'une image. Autrement dit, s'il faut une métaphore, autant en choisir une qui rende plus clair le concept même de sélection dans ce qu'il a de général. Ce qu'illustre fondamentalement la métaphore de la construction, c'est la différence entre "variation" et "modification" des espèces. La modification présuppose une variation de nature individuelle et héréditaire qu'elle ne crée pas. En ce sens précis, la sélection n'est pas créatrice. Mais la sélection (humaine ou naturelle) désigne le complexe de forces qui détermine le sort de la variation, autrement dit son élimination, ou sa diffusion dans une population (une "race", dans le vocabulaire darwinien). En ce second sens, la sélection est créatrice, au sens où l'artisan crée une forme bien qu'il ne crée pas le matériau. C'est pourquoi Darwin n'hésite pas à dire que la variabilité, bien qu'elle soit la condition nécessaire de la sélection, n'a qu'un rôle "subordonné" dans la modification des espèces. Ce schème conceptuel est indépendant du fait que la sélection artificielle est intentionnelle, tandis que la naturelle ne l'est pas. Il est aussi indépendant de la question de l'utilité des variations retenues par la sélection. Les produits organiques construits par la sélection artificielle ne le sont pas fondamentalement par égard pour l'utilité de l'animal. Notons aussi au passage que cette observation s'applique aussi à la sélection sexuelle : bien que "naturelle", celle-ci entre bien souvent en conflit avec l'adaptation de l'espèce que contrôle en dernier recours la "sélection naturelle" *stricto sensu*.

Une fois ce schème posé, c'est bien sûr une question ouverte que de savoir si, effectivement, le pouvoir de sélection est à même de l'emporter sur celui de la variation. À supposer par exemple, que la variation soit elle-même orientée et abondante, on conçoit que la sélection ne l'emporte pas nécessairement. C'était une question grave pour Darwin, et qui n'a cessé par la suite (aujourd'hui encore) de hanter la théorie évolutionniste depuis plus d'un siècle, sous des formes diverses (par exemple dans les théories de l'"orthogénèse" à la fin du dix-neuvième siècle, puis dans la notion de "pression de mutation" chez les mendéliens, et plus récemment dans la "théorie de la mutation neutre" de M. Kimura).

Il nous semble en tout cas assez clair que si Darwin a maintenu contre vents et marées le terme de "sélection", c'est d'abord et avant tout parce qu'il avait en tête une théorie générale de la sélection. Autrement dit, s'il y avait métaphore, elle était conceptuellement fondée.

Du rapport objectif entre sélection naturelle et sélection artificielle

Il y a dans la réflexion darwinienne sur le rapport entre sélection artificielle et sélection naturelle des aspects qui ne relèvent pas d'une problématique de la comparaison ou de la métaphore. Ces aspects concernent le rapport entre les deux *phénomènes* désignés ainsi. Darwin, avons-nous déjà suggéré, pense moins la domesticité comme une métaphore possible de

la nature, que comme un objet absorbable dans la théorie naturaliste. Cette thèse a des implications philosophiques manifestes. Il convient cependant d'en apprécier la signification dans le cadre de la théorie transformiste. Nous pensons que cette signification est double : il y a d'une part chez Darwin une thèse de l'*indistinction* ultime de la sélection artificielle et de la sélection naturelle. Il y a d'autre part une thèse de l'*interaction* de l'une et de l'autre. Ces deux thèses soulèvent des problèmes très sensiblement différents.

La thèse de l'indistinction des deux sélections est de loin la plus claire, mais ce n'est sans doute point la plus profonde. Elle relève en fait d'une stratégie rhétorique destinée à rendre plausible la sélection naturelle. L'argument est bien connu. Darwin distingue deux modalités de la sélection par l'homme : la sélection "méthodique", et la sélection "inconsciente". La première correspond à ce que l'on appelle couramment "sélection" en élevage et en horticulture : elle consiste à "chercher systématiquement à modifier une race d'après un standard préconçu". ^[129] C'est elle qui règne par exemple dans l'élevage des animaux de fantaisie, et dans ce qu'on a appelé à partir du milieu du dix-huitième siècle l'art de "l'amélioration" [improvement] des animaux et des plantes. Le terme est aujourd'hui encore d'usage banal dans les instituts agronomiques. Quant à "sélection inconsciente", c'est celle qui consiste à "conserver des individus qui ont le plus de valeur, sans aucune intention d'altérer la race". ^[130] La sélection inconsciente est celle que pratique spontanément l'éleveur qui se préoccupe simplement d'entretenir la qualité de son élevage, en écartant les individus mal conformés, sujets à maladie, ou simplement non conformes à l'idée qu'il se fait

d'un animal vigoureux et rémunérateur.

Comme on peut s'en douter, Darwin, en accord avec les schèmes gradualistes qu'il utilise en toute circonstance, montre sans peine que tous les intermédiaires sont possibles entre les deux sélections artificielles. Toute activité de domestication s'accompagne inévitablement de sélection. Or la sélection "inconsciente" aboutit avec le temps à de grandes modifications des races domestiques, à l'insu des éleveurs et des cultivateurs. Les descriptions passées des animaux et des plantes domestiques en témoignent abondamment : les organismes domestiqués ont immensément changé en l'espace de quelques millénaires. De cette sélection artificielle inconsciente, lente, graduelle, Darwin tire un argument suggestif en faveur du concept de sélection naturelle : - l'homme a, en pratique, modifié un grand nombre d'espèces sans intention délibérée de le faire.

Dans la *Variation*, Darwin est allé jusqu'au bout de l'argument : non seulement la sélection inconsciente imite la sélection naturelle, mais la limite entre l'une et l'autre est souvent obscure. C'est par exemple le cas lorsque les paysans favorisent des races étroitement appropriées aux conditions locales.

"Autrefois, en Angleterre, presque chaque district avait sa race propre de gros bétail et de moutons ; "elles étaient indigènes par rapport au sol, au climat et aux pâturages de la localité où elles vivaient, et semblaient avoir été formées pour elle et par elle." (Youatt on Sheep, p. 312). Or dans un tel cas, il nous est tout à fait impossible de démêler les effets de l'action directe des conditions de vie, - de l'usage

ou de l'habitude, -de la sélection naturelle, -et de cette sorte de sélection que nous avons vue occasionnellement et inconsciemment exercée par l'homme, même dans les périodes les plus rudes de son histoire." ^[131]

À la limite, par conséquent, il n'y a plus de distinction nette entre races artificielles et races naturelles, et il faut admettre que les peuples les plus barbares et certains animaux eux-mêmes pratiquent quelque forme de sélection "inconsciente" : on sait la passion avec laquelle Darwin a observé le comportement de certaines fourmis "esclavagistes". ^[132] Or cherchant à comprendre comment "le remarquable instinct esclavagiste" [the wonderful instinct of making slaves] a pu se former, Darwin compare deux espèces inégalement dépendantes de leurs "esclaves", *Formica sanguinea* et *Formica rufescens*. La première participe avec les esclaves à la formation du nid et se nourrit elle-même, tandis que seules les fourmis esclaves prennent soin des larves. Chez *Formica rufescens*, la dépendance est beaucoup plus grande : non seulement la fourmi esclavagiste est incapable de nourrir sa progéniture, mais elle est aussi incapable de construire son propre nid, et de se nourrir elle-même. Partant de cette comparaison, Darwin en infère que l'évolution des instincts esclavagistes chez les fourmis a dû être graduel, et il construit une hypothèse sur leur origine. Il est fréquent -remarque-t-il- que des fourmis non-esclavagistes dérobent à d'autres espèces leurs pupes, à seule fin de s'en nourrir. D'où il tire la conjecture suivante :

"Il est possible que des pupes originellement mises en réserve pour se nourrir viennent à se développer ; les

fourmis ainsi élevées de manière non-intentionnelle [unintentionally reared] suivraient alors leurs propres instincts, et feraient le travail qu'elles pourraient. Si leur présence se révélait être utile à l'espèce qui les a saisies -s'il était plus avantageux à l'espèce de capturer des ouvrières que de les procréer- l'habitude originelle de collecter des pupes pour s'en nourrir pourrait être renforcée par la sélection naturelle, et devenir permanente, avec l'objectif très différent d'élever [raising] des esclaves. (...) Je ne vois aucune difficulté à ce que la sélection naturelle ait accru et modifié l'instinct -en supposant toujours que chaque modification soit de quelque utilité à l'espèce- jusqu'à ce que soit formée une fourmi aussi abjectement dépendante de ses esclaves que l'est *Formica rufescens*." ^[133]

Bien que ce ne soit pas là l'objet explicite de cet extrait de *L'origine des espèces*, il est tentant de voir là l'expression d'un modèle pleinement naturaliste de la sélection artificielle. Darwin, en vérité n'est pas loin de dire que la sélection artificielle est un effet de coévolution qui s'explique en dernier recours par la sélection naturelle. L'on voit en tout cas qu'il existe de nombreux indices témoignant d'une rhétorique darwinienne de résorption de la sélection artificielle dans la sélection naturelle.

Beaucoup plus intéressante cependant est l'ébauche d'une interrogation sur l'interaction entre sélection artificielle et sélection naturelle. Bien que la réflexion darwinienne sur ce point demeure fort allusive, elle a le mérite de poser un problème qui est vite devenu fondamental pour les sciences agronomiques dans la théorie ultérieure de la sélection. L'idée

est en elle-même fort simple dans son principe. Darwin envisage l'hypothèse que "la sélection naturelle, ou survivance du plus apte, affecte les productions domestiques" Dans le paragraphe qui porte ce titre, ^[134] Darwin prévient : "nous ne savons que peu de choses sur ce point". Mais c'est pour aussitôt poser que "la sélection naturelle doit agir sur les races domestiques". ^[135] Même dans les pays civilisés de longue date, même lorsque l'homme s'efforce de maîtriser aussi complètement que possible les conditions d'élevage, la sélection naturelle doit agir, tantôt en favorisant, tantôt en contrariant le travail de sélection artificielle. Bien entendu, c'est dans les situations où les deux sélections se contrarient qu'apparaît le plus clairement leur interaction :

"Lorsque l'homme cherche à former une race qui présente quelque sérieux défaut de structure, ou dans les rapports mutuels de certaines parties, il pourra ne réussir que partiellement, ou pas du tout, ou rencontrer de grandes difficultés. C'est qu'en fait une certaine forme de sélection naturelle lui résiste. Nous avons déjà parlé d'un essai fait dans le Yorkshire, pour produire du bétail à croupe énorme [On appellerait cela aujourd'hui un "charolais"...], mais les vaches mouraient si souvent pendant le vêlage que l'on a abandonné l'entreprise." ^[136]

Bref, la sélection naturelle limite les ambitions de la sélection artificielle. On ne peut pas tout faire. La remarque est de bon sens. Cependant, on imagine aisément où elle conduirait si Darwin s'en tenait là. À affirmer que la sélection naturelle limite, canalise, contrôle la sélection artificielle, on est vite conduit à soutenir que la sélection artificielle ne peut rien que

la sélection naturelle ne tolère. La sélection artificielle ne produirait donc que des modifications superficielles, autrement dit elle modulerait sur un air qui est fondamentalement chanté par la nature. Admettre cela, c'est admettre l'objection principielle de Wallace à toute analogie domestique. Wallace ne disait au fond rien d'autre que ceci : les races domestiques sont instables et tendent à faire retour au type de l'espèce. Mais comme le "type" de l'espèce n'est rien d'autre qu'une perpétuelle fuite en avant dans une compétition universelle, la "tendance au retour" signifie simplement que la ligne évolutive est déterminée par la sélection naturelle (du moins ce que Darwin appelle ainsi), et que la sélection artificielle n'engendre que du bruit, des parasites, des oscillations mineures sans importance.

Darwin ne tombe pas dans le piège. Bien sûr, admet-il, "la sélection naturelle détermine souvent la puissance de celle de l'homme". ^[137] Ceci explique en vérité que "souvent, mais pas toujours, les races domestiques ne diffèrent pas essentiellement par leur aspect général des espèces naturelles voisines". ^[138] C'est que "la sélection naturelle contrarie souvent les efforts comparativement faibles et capricieux de l'homme pour obtenir des améliorations". ^[139] L'homme fait ce qu'il peut, et sans doute il ne peut pas grand chose face à la sélection naturelle. Mais si l'on veut aller au fond des choses, il faut bien dire l'affaire en termes d'"utilité" : la sélection naturelle travaille pour le bien de chaque organisme, la sélection artificielle favorise des attributs utiles à l'homme. De là toutefois, on ne doit pas inférer que l'utilité naturelle et l'utilité pour l'homme soient incompatibles. Rien n'empêche que la sélection naturelle ne favorise parfois l'action de la

sélection artificielle. On sait par exemple, que dans la nature, de nombreux animaux et végétaux subissent une forte pression sélective en faveur d'une aptitude précoce à la reproduction. Or précisément, ne voit-on pas les éleveurs et les cultivateurs obtenir leurs plus beaux résultats dans une sélection artificielle qui recherche aussi la promptitude de reproduction ? - Les pigeons, les lapins, les poulets, les plantes annuelles ou bisannuelles telles que l'asperge, l'artichaut, le topinambour, la pomme de terre, ^[140] illustrent à merveille des pratiques de sélection artificielle qui creusent en quelque sorte le sillon de la sélection naturelle. Et pourtant, les deux sélections sont ici bien distinctes. En réalité, explique Darwin, tout le débat sur "l'utilité" des caractères est obéré par une doctrine obsolète. Les naturalistes admettent en effet que les caractères visibles des animaux, la couleur, les ornements, la configuration externe, n'ont pas de signification vitale. On en vient à dire -Darwin concède qu'il l'a pensé- que la sélection naturelle ne détermine que la conformation des organes essentiels, les organes internes, et n'affecte pas les caractères extérieurs ou "spéciaux". ^[141] Or cette doctrine est doublement fautive. D'abord, il est toujours hasardeux d'affirmer qu'un caractère n'a pas de valeur vitale pour un animal ou une plante, et par là échappe à la sélection naturelle. C'est le plus souvent notre ignorance de l'économie d'un organisme qui nous fait parler de caractères "neutres". Mais réciproquement, le premier volume de la *Variation* cite une foule d'exemples montrant que la sélection artificielle peut engendrer des modifications considérables des organes internes. Lorsque par exemple on produit une race telle que le Coq Huppé, on ne sélectionne pas seulement un panache extravagant de plumes colorées, on produit un crâne totalement déformé, et des

poules qui ont totalement perdu l'instinct de couvrir leurs oeufs. ^[142] Aussi “devons-nous être très circonspects dans le jugement que nous portons sur l'importance que peuvent avoir dans l'état de nature certains caractères, tant chez les animaux que chez les plantes, qui, du moment de leur naissance à celui de leur mort, ont à lutter pour leur existence, laquelle dépend de conditions que nous ignorons complètement”. ^[143]

Darwin ne mène guère au-delà sa réflexion sur l'interaction entre sélection artificielle et sélection naturelle. L'on peut cependant évoquer en quelques mots le genre de problème où conduisait cette réflexion. A la fin du dix-neuvième siècle, la question était devenue fondamentale d'évaluer l'importance de la sélection naturelle dans l'élevage des animaux. Les partisans d'une attitude darwinienne, c'est-à-dire de l'intégration du concept de sélection naturelle dans la théorie de la sélection artificielle, dénoncèrent une attitude classique chez les éleveurs qu'ils désignèrent polémiquement sous le nom de “formalisme”. ^[144] Le formalisme en élevage consiste à valoriser les caractères les plus visibles de l'animal, tout particulièrement la couleur du pelage ou des plumes, la morphologie externe, bref tous les caractères, en général qualitatifs, qui interviennent dans les normes pointilleuses des concours agricoles. Le formalisme va en général de pair avec l'obsession du pedigree, et tous les mythes de la “pureté raciale”. Au “formalisme”, les éleveurs nourris de pensée darwinienne opposèrent la notion de “valeur d'utilité” d'un animal, entendant par là un ensemble de caractères qui font la vigueur de l'animal, son pouvoir reproductif, et en définitive aussi sa valeur économique. Car l'obsession du type pur, outre

qu'elle est souvent aberrante d'un point de vue physiologique, est coûteuse. Au cours du vingtième siècle, la notion de "valeur d'utilité" ou "valeur intrinsèque" a été théorisée sous le nom d'"aptitude générale" (overall fitness), un paramètre qui résume la viabilité et la fertilité d'un animal. Dans une perspective proprement théorique, cette notion s'est révélée extrêmement délicate. Mais en pratique, l'usage de la notion s'est accompagné chez les éleveurs d'une attention toujours plus grande à de nombreux facteurs touchant à la physiologie intime de l'animal et dont la sommation détermine sa "valeur d'élevage" : immunologie, physiologie de la digestion, résistance au stress, etc. Dans une telle perspective, on considère comme secondaires les caractères d'ornementation, et l'on s'intéresse à ce que le naturaliste regarde comme l'essentiel : l'économie générale susceptible d'accroître les chances de survie et de reproduction d'un animal. Il va de soi qu'en procédant ainsi, l'éleveur détourne son attention du "type", et raisonne sur les produits domestiques dans un arsenal méthodologique et conceptuel qui n'est rien d'autre que celui du naturaliste darwinien. La sélection "artificielle" prend l'allure d'une sorte d'imitation de la sélection "naturelle", dans le but, il est vrai, d'"adapter" toujours davantage les animaux d'élevage à leur environnement domestique.

Récapitulons les conclusions majeures où nous a conduit l'analyse de l'obscur controversé principielle entre Wallace et Darwin. Nous avons montré que les deux hommes n'ont pas proposé en 1858 deux hypothèses équivalentes sur la modification des espèces naturelles. Wallace interprète la transformation des espèces comme la conséquence d'une

compétition entre variétés (ou “races”) : les variétés les plus avantagées croissent en nombre au détriment des autres, et les éliminent. Darwin reconnaît aussi dans cette idée une pièce importante de sa théorie de la modification des espèces, mais son hypothèse centrale ne consiste pas en cela. L’hypothèse de la “sélection naturelle” explique la modification des “variétés” elles-mêmes, par accumulation de différences individuelles héréditaires. Cependant, par delà cette divergence sur l’hypothèse centrale, les deux hommes s’accordaient sur la structure générale de la *théorie* de la sélection naturelle, en tant que théorie susceptible de réorganiser l’histoire naturelle dans son ensemble.

Nous avons par ailleurs examiné l’objection adressée par Wallace en 1858 à toute théorie de la modification des espèces qui s’appuierait sur les espèces domestiquées. Persuadé de ne viser qu’une tactique argumentaire au service de théories fixistes, Wallace, sans s’en douter, attaquait de plein fouet la problématique darwinienne dans sa méthode, mais aussi dans son contenu conceptuel. Nous pensons avoir montré que Darwin l’a jugée assez importante pour y répondre en diverses manières dans la grande somme que constituent *L’origine des espèces* et la *Variation*. Il a d’abord contesté du point de vue du fait l’idée que les races domestiquées relâchées dans la nature devraient faire retour à leur forme sauvage originelle. Mais surtout, il s’est efforcé de montrer en quoi les données sur la domestication des espèces étaient, dans le contexte de la science expérimentale de l’époque, cruciales pour l’hypothèse qu’il entendait établir. Le détour domestique n’était pas un artifice d’exposition. Il était méthodiquement essentiel : sans lui, la subtile complicité entre variation, hérédité et

modification, si caractéristique de l'hypothèse darwinienne de sélection, n'aurait été qu'une spéculation sans contenu empirique. Il est en fait peu probable qu'elle eût pu surgir ailleurs que dans ce contexte. Mais une fois cette configuration conceptuelle en place, l'urgence était là pour la biologie expérimentale que de clarifier cette "hérédité" individuelle requise par l'hypothèse darwinienne de sélection.

Notes du chapitre I

[1] ↑ Parmi les nombreux articles et livres consacrés à l'affaire Darwin-Wallace, nous retenons tout particulièrement : G. De BEER, "Foreword" to *Evolution by Natural Selection* (in : DARWIN & WALLACE, 1958) ; G. CANGUILHEM, "les concepts de "lutte pour l'existence" et de "sélection naturelle" en 1858 ; Charles Darwin et Alfred Russel Wallace" (1959) ; B.G. BEDDALL, "Wallace, Darwin and the Theory of Natural Selection" (1968) ; C. LIMOGES, *La Sélection naturelle. Etude sur la première constitution d'un concept (1837-1859)* (1970) ; P.J. BOWLER, "Alfred Russel Wallace's Concepts of Variation" (1976) ; A.C. BRACKMAN, *A Delicate Arrangement : the Strange Case of Charles Darwin and Alfred Russel Wallace* (1980).

[2] ↑ C. DARWIN and A.R. WALLACE, "On the Tendency of Species to Form Varieties" (1859).

[3] ↑ Cf. C.A. BRACKMAN, *op. cit.*, note 1.

[4] ↑ Sur la chronologie de cette histoire, voir les excellentes analyses de C. LIMOGES, *La Sélection naturelle : Etude sur la première constitution d'un concept (1837-1859)*, 1970. Les Carnets précoces de Darwin ont fait l'objet de deux éditions, par G. De BEER (*Darwin's Notebooks on Transmutation of Species*, 1960), et par P. BARRETT et al. (*Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844*, 1987)

[5] ↑ WALLACE, "On the Law which has Regulated the Introduction of New Species" (1855).

[6] ↑ C. LIMOGES, *op. cit.*, p. 92.

[7] ↑ R.C. STAUFFER, *Charles Darwin's Natural Selection, being the Second Part of his big Species book written from 1856 to 1858* (1975).

[8] ↑ Voir F. DARWIN, *Life and Letters of Charles Darwin* n, 1887, II, pp. 41 et 85.

Pour plus de détails, voir R.C. STAUFFER, *Charles Darwin's Natural Selection...*, 1975, p. 5.

[9] ↑ Voir l'introduction de *Variation* (1896, pp. 9 et 10).

[10] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, Introduction, 1859, p. 2 ; tr. fr., pp. 1-2

[11] ↑ Cf supra n. 31.

[12] ↑ Voir lettre de Wallace à Darwin du 2 Juillet 1866, et la réponse de Darwin du 5 Juillet 1866 (WALLACE, 1916, pp. 140-145.). Dans cette correspondance, Wallace pressait Darwin d'abandonner l'expression de sélection naturelle pour celle, proposée par Spencer, de survie des plus aptes". Quatre ans plus tard, il publiait cependant un livre intitulé *Contributions to the Theory of Natural Selection* (1870), donnant ainsi son aval à la formule darwinienne.

[13] ↑ "Au début de l'été 1858, M. Wallace, qui était alors dans l'archipel Malais, m'envoya en effet un essai "Sur la tendance des variétés à s'écarter indéfiniment du type original" qui contenait exactement la même théorie que la mienne" (C. DARWIN, *Autobiographie*, tr. fr., p. 102). Déclaration analogue dans l'introduction de *l'Origine des espèces* (1859, pp. 1-2).

[14] ↑ "There is a general principle in nature which will cause many varieties to survive the parent species, and..." (A.R. WALLACE, "On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type" [1859], *cit.in.* P.H. BARRETT, *The Collected Papers of Charles Darwin*, 1977, II, p. 11). "This identical principle of selection [in nature and breeding]..." (C. DARWIN, "Extract from an Unpublished Work on Species" [1859], *cit.in.* P.H. BARRETT, *The Collected Papers of Charles Darwin*, 1977, II, p. 7). Pour la commodité du lecteur, nous rappelons que le montage présenté conjointement devant la société linnéenne par Wallace et Darwin en 1858 (mais publié en 1859) comportait : un "extrait" de l'essai écrit par Darwin en 1844 ; un "résumé" (abstract) d'une lettre de Darwin à Asa Gray datée du 5 septembre 1857 ; l'ébauche adressée par Wallace à Darwin en 1858 ("On the Tendency..."). Ces textes sont cités dans le volume des articles de Darwin publié par P. H. BARRETT (1977).

[15] ↑ Cette présentation épistémologique de la structure de la théorie de la sélection naturelle n'est explicitement donnée que dans l'Introduction à la *Variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*. Cependant elle est aisément repérable dans les argumentations de Darwin comme de Wallace dans les textes de 1858. Sur la présentation de *La Variation*, voir la fin de cette section, n. 61.

[16] ↑ Nous reprenons cette expression heureuse à J. HODGE, "Natural Selection as a Causal, Empirical, and Probabilistic Theory", 1987, p. 234.

[17] ↑ C. DARWIN, "Abstract..." [1859], *in* P. H. BARRETT (1977), II, p. 9.

[18] ↑ A.R. WALLACE, "On the Tendency..." [1859], *in* P.H. BARRETT (1977), II, p. 11. Dans *l'Origine des espèces*, Darwin choisit finalement aussi l'expression de "lutte

pour l'existence”.

[19] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 5 ; A.R. WALLACE, “On the Tendency...” [1859], *ibid.*, pp. 11-13.

[20] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 5 ; A.R. WALLACE, “On the Tendency...” [1859], *ibid.*, p. 11.

[21] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 6 ; A.R. WALLACE, “On the Tendency...” [1859], *ibid.*, p. 13.

[22] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 6 ; A.R. WALLACE, “On the Tendency...” [1859], *ibid.*, p. 12.

[23] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), n, p. 6 ; A.R. WALLACE, “On the Tendency...” [1859], *ibid.*, p. 13.

[24] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), n, p. 6 ; A.R. WALLACE, “On the Tendency...” [1859], *ibid.*, p. 14.

[25] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), n, p. 7 ; A.R. WALLACE, “On the Tendency...” [1859], *ibid.*, p. 15 et 18.

[26] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859, pp. 115-116, trad. fr., p. 123.

[27] ↑ C. DARWIN, “Abstract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 10.

[28] ↑ A.C. BRACKMAN, *A Delicate Arrangement : the Strange Case of Charles Darwin and Alfred Russel Wallace* (1980).

[29] ↑ A.R. WALLACE, “On the Law which has Regulated the Introduction of New Species” (1855).

[30] ↑ A.R. WALLACE, “On the tendency...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 15.

[31] ↑ En toute rigueur, l'expression de “conversion des variétés en espèces” ne se trouve que dans l'*Origine des espèces* (1859, p. 61 ; tr. fr., p. 67), et dans *La Variation* : “la conversion des variétés en espèces -c'est-à-dire l'accroissement des différences légères caractérisant les variétés, jusqu'à arriver à atteindre en importance les différences plus grandes qui caractérisent les espèces et les genres” (C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. I, p. 5 ; tr. fr. (1868), Vol. I, p. 6). L'idée apparaît cependant clairement chez Darwin et chez Wallace dès 1858 (C. DARWIN, “Abstract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 10 ; A.R. WALLACE, “On the Tendency...” [1859], *ibid.*, p. 15).

[32] ↑ P.J. BOWLER, “Alfred Russel Wallace's Concepts of Variation” (1976). Cf. aussi du même auteur : *Evolution : the History of an Idea* (1984), p. 174.

[33] ↑ C. DARWIN, “Extract.” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 6.

[34] ↑ Voir par exemple *On the Origin of Species*, chapitre 3 (1859, pp. 76 sqq ; tr. fr., pp. 82 sqq).

[35] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 62 ; tr. fr., p. 68.

[36] ↑ C. DARWIN, *ibid.*, p. 320 ; tr. fr., p. 397.

[37] ↑ “La lutte est presque toujours plus acharnée entre les individus de la même espèce ; en effet, ils fréquentent les mêmes districts, recherchent la même nourriture, et sont exposés aux mêmes dangers. La lutte est presque aussi acharnée quand il s’agit de variétés de la même espèce, et la plupart du temps son issue est rapide.” (C. DARWIN, *Ibid.*, p. 75 ; tr. fr., p. 81). D’un tel texte on doit déduire que la lutte entre les individus est constante, tandis que celle entre les groupes ne l’est pas. L’issue d’une lutte entre individus est la disparition de certains caractères et l’émergence de certains autres ; cette lutte est constante car c’est en permanence que la pression de population s’exerce sur les individus. Au contraire, la lutte entre les variétés (ou des groupes taxonomiques plus vastes) est épisodique, et se solde par l’extinction du groupe en tant que tel.

[38] ↑ C. DARWIN, *Ibid.*, p. 76 ; tr. fr., p. 82.

[39] ↑ C. DARWIN, *Ibid.*, p. 78 ; tr. fr., p. 84

[40] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 5. Voir aussi : *On the Origin of Species* (1859), pp. 63-76 ; tr. fr., pp. 73-82.

[41] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 45.

[42] ↑ C. DARWIN, *Ibid.*, p. 12.

[43] ↑ “Les différences individuelles sont très importantes pour nous, car elles permettent aux matériaux de la sélection naturelle de s’accumuler, de la même manière que l’homme peut accumuler des différences individuelles dans une direction donnée au sein de ses productions domestiquées.” (C. DARWIN, *Ibid.*, chap. II, p. 45).

[44] ↑ C. DARWIN, “Extract...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, pp. 6-7.

[45] ↑ A.R. WALLACE, “On the tendency...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, pp. 11 et 13.

[46] ↑ *Ibid.*, p. 11.

[47] ↑ T.R. MALTHUS, *Essai sur le principe de population* (1798), chapitre 1, trad. fr. (1980), p. 25.

[48] ↑ A.R. WALLACE, “On the tendency...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 15.

[49] ↑ *Ibid.*, pp. 14 et 15.

- [50] ↑ *Ibid.*, p. 12.
- [51] ↑ *Ibid.*, p. 15.
- [52] ↑ *Ibid.*, p. 14.
- [53] ↑ *Ibid.*, p. 11.
- [54] ↑ *Ibid.*, p. 14.
- [55] ↑ *Ibid.*, p. 11.
- [56] ↑ *Ibid.*, p. 14.
- [57] ↑ *Ibid.*, p. 14.
- [58] ↑ *Ibid.*, p. 15.
- [59] ↑ *Ibid.*, p. 10.
- [60] ↑ Sur cette histoire, voir M. RUSE, “Charles Darwin and Group Selection” (1980).
- [61] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. I, p. 9 ; trad. fr. (1868), Vol. II, pp. 9-10.
- [62] ↑ A.R. WALLACE, “On the tendency...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, pp. 10-11.
- [63] ↑ C. LYELL, *Principles of Geology* (1830-1833), II, p. 23. Cit. in E. MAYR, *The Growth of Biological Thought* (1982), p. 404.
- [64] ↑ A.R. WALLACE, “On the tendency...” [1859], in P.H. BARRETT (1977), II, p. 17.
- [65] ↑ *Ibid.*
- [66] ↑ Wallace n’emploie pas le terme de “régulation”, mais il dresse une comparaison explicite avec les dispositifs mécaniques de contrôle de vitesse dans la machine à vapeur (A.R. WALLACE, *ibid.*, p. 18).
- [67] ↑ A.R. WALLACE, *ibid.*, p. 17.
- [68] ↑ A.R. WALLACE, “Mimicry and other Protective Resemblances among Animals” (1867), et “The Problem of Utility : Are Specific Characters always useful ?” (1896).
- [69] ↑ A.R. WALLACE, “Mimicry and other Protective Resemblances among Animals” (1867), pp. 2-3.
- [70] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, (1859), p. 200 ; tr. fr., p. 218.

[71] ↑ C. LIMOGES, *La Sélection naturelle : étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859)* (1970), p. 144.

[72] ↑ Le terme de “moyen naturel de sélection” (natural means of selection) apparaît pour la première fois dans l'esquisse de 1843. Voir : C. DARWIN & A.R. WALLACE, *Evolution by Natural Selection* (F. DARWIN & R.G. De BEER eds.), 1958, p. 46.

[73] ↑ C. LIMOGES, *op. cit.* n. 242, pp. 165-185 et 88-101.

[74] ↑ *Ibid.*, p. 148.

[75] ↑ *Ibid.*, p. 148.

[76] ↑ *Ibid.*, p. 149.

[77] ↑ *Ibid.*, pp. 144-147.

[78] ↑ On consultera avec fruit sur ce point les belles analyses récentes de B.G. OGILVIE, qui insiste aussi beaucoup sur l'importance très précoce de la variation domestique dans les conceptions naturalistes de Darwin (“An Unnatural History : Darwin's use of domesticated animals in early species theorizing, 1836-1938”, 1991).

[79] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 4 ; trad. fr., pp. 3-4.

[80] ↑ *Ibid.*, p. 14 ; tr. fr., p. 15.

[81] ↑ Ch *supra* n. 64.

[82] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 14 : tr.fr., p. 15.

[83] ↑ “Il ne me semble pas improbable que, si nous pouvions par exemple réussir à naturaliser (...) pendant de nombreuses générations les nombreuses races du chou dans un sol très pauvre (...), ces races retourneraient [revert] en grande partie ou totalement à la souche sauvage originelle” (C. DARWIN, *ibid.*, p. 15, tr. fr., p. 16).

[84] ↑ “Nous pouvons conclure avec assurance qu'un très grand nombre de variétés domestiques fortement marquées ne pourraient pas vivre à l'état sauvage” (*Ibid.*, p. 14 ; tr. fr., p. 15).

[85] ↑ C. DARWIN, *ibid.*, p. 15 ; tr. fr., p. 16.

[86] ↑ Voir par exemple : *On the Origin of Species* (1859), p. 29 ; tr. fr., p. 29 : “... les naturalistes, qui en savent bien moins sur l'hérédité que l'éleveur...”. Voir aussi : *Variation...* (1868), chapitre 12.

[87] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 4 ; tr. fr. p. 4.

[88] ↑ C. DARWIN, *Journal of Researches...* (1839), p. 193. Trad. fr., 1982, vol. I, pp. 211-212. Voir aussi : *Zoology of the Voyage of H.M.S. “Beagle”, Part II : Mammalia*

(1839), p. 92.

[89] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. II, p. 411 ; tr. fr. (1868), Vol. II, p. 444.

[90] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. II, p. 6 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 34

[91] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 4 ; tr. fr., p. 4.

[92] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. I p. 447-448 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 4

[93] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), vol. I, p. 446 ; ; trad. fr. (1868), Vol.II, p. 1.

[94] ↑ *Ibid.* (1896), vol. I, p. 445 ; tr. fr. (1868), vol. II, pp. 1-2.

[95] ↑ *Le Système de la Nature* s'ouvre sur des "Observations sur les trois règnes de la Nature". La quatrième observation est celle-ci : "Quum nullae dantur novae species (1) ; cum simile semper parit sui simile (2) ; cum unitas in omni specie ordinem ducit (3), necesse est, ut unitatem progeneratricem, Enti cuidam Omnipotent et Omniscio attribuamus, Deo nempe, cujus opus Creatio audit." (Puisqu'il n'y a pas d'espèces nouvelles (1) ; puisque le semblable engendre toujours son semblable (2) ; puisque l'unité fait l'ordre dans chaque espèce (3), il faut que nous attribuions l'unité procréatrice à un certain Être tout-puissant et Omniscient, à savoir Dieu, dont l'œuvre a nom Création "(C. Linnaeus, *Systema Naturae*, 1735).

[96] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. I, p. 445 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 2.

[97] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1ère éd., Chap. 6, 11, 13 (6ème éd. : Chap. 6, 12, 14).

[98] ↑ Darwin utilise abondamment le vocabulaire de la "ressemblance", en particulier "likeness", dans des contextes où il s'agit précisément de faire valoir des phénomènes d'"hérédité", par opposition à ce que les naturalistes appellent "type". Ainsi parle-t-il souvent de la capacité plus ou moins grande à "transmettre leurs similitude [transmit their likeness]". (Voir *Variation*, 1896, Vol. II, pp. 58-59). Le traducteur français, sans doute gêné par la bizarrerie de la tournure, a préféré dire : "transmettre leur type" (*Variation*, trad. fr., 1868, p. 87). De manière générale, tous les traducteurs français de Darwin, dans toutes les œuvres, ont introduit le terme de "type" dans une multitude de contextes où Darwin utilise très délibérément d'autres termes, variables en fonction du contexte. Par exemple, dans *l'Origine des espèces*, l'expression "aboriginal stock" (souche aborigène) devient systématiquement "type".

[99] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. I, p. 460 ; trad. fr. (1868), Vol. II, pp. 17-18.

- [100] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. I, p. 460 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 18.
- [101] ↑ Littéralement, “sports” signifie “caprices”, en l’occurrence, les “caprices de la nature”, les “jeux” spontanés de la nature.
- [102] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. I, p. 449 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 8.
- [103] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), pp. 12-13 ; trad. fr. p., 14.
- [104] ↑ R.C. STAUFFER, *Charles Darwin’s Natural Selection...* (1975), pp. 480-481, n. 2.
- [105] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. I, p. 448 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 5.
- [106] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. I, p. 456 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 11.
- [107] ↑ *Variation*, Chap. 13.
- [108] ↑ “Selon la doctrine de la réversion que nous avons donnée dans ce chapitre, nous devons croire que le germe (...), à côté des changements visibles auxquels il est soumis, est rempli de caractères invisibles, propres aux deux sexes, aux deux côtés - droite et gauche- du corps, et à une longue lignée d’ancêtres mâles et femelles éloignés de nous par des centaines ou même des milliers de générations ; et ces caractères, comme ceux écrits avec une encre invisible, sont prêts à se développer [evolve] à chaque fois que l’organisme est perturbé par certaines conditions connues ou inconnues” (C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. II, pp. 35-36 ; trad. fr. (1868), Vol. II, pp. 64-65).
- [109] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. II, pp. 25-31.
- [110] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. II, p. 368 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 397.
- [111] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. II, p. 368 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 397.
- [112] ↑ Que l’hérédité ne soit pas exclusivement individuelle, ceci apparaît bien dans la conclusion des chapitres sur “l’hérédité” dans la *Variation* : “Une même particularité (...) peut être héritée avec beaucoup de force ou pas du tout par tous les membres différents du même groupe et même par les individus différents de la même espèce (...) Dans ce dernier cas, nous voyons que le pouvoir de transmission est purement individuel. Il en est des légères différences qui distinguent les races ou sous-variétés comme des caractères isolés, car certaines races peuvent être propagées aussi sûrement que des espèces, tandis que d’autres n’offrent rien de certain.” (*Ibid.* [1896], Vol. II, pp. 57-58 ; trad. fr. (1868), II, p. 86).
- [113] ↑ S. BERGE attribue la paternité de cette doctrine aux éleveurs anglais, et sa formulation canonique à une publication du Collège National d’Economie de Berlin en 1848 dans *Allgemeinen Grundsätzen*. (“The Historical Development of Animal breeding”, 1961, pp. 113 sqq.).

- [114] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 29 ; tr. fr., p. 29.
- [115] ↑ *Ibid.* (1859), p. 19 ; tr. fr., p. 20.
- [116] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 350 ; tr. fr. p. 428
- [117] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. II, p. 37 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 66.
- [118] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. II, p. 37 ; tr. fr. (1868), Vol. II, p. 66.
- [119] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. II, p. 38 ; tr. fr. (1868), Vol. II, p. 67.
- [120] ↑ *Ibid.* [1896], Vol. II, p. 38 ; tr. fr. (1868), Vol. B, p. 67.
- [121] ↑ Voir sur ce point les remarques éclairantes d'Y. CONRY dans *l'Introduction du Darwinisme en France au XIXème siècle* (1974), pp. 317-334.
- [122] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 15 ; tr. fr., p. 15.
- [123] ↑ Lettre de Wallace à Darwin du 2 Juillet 1866, reproduite dans J. MARCHANT, *Alfred Russel Wallace Letters and Reminiscences* (1916), pp. 1140-143).
- [124] ↑ *The Origin of Species. A Variorum Text*, M. PECKHAM ed., 1959, p. 165.
- [125] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. II, p. 176 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 204.
- [126] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 12 ; tr. fr., p. 14.
- [127] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 32 ; trad. fr., p. 32.
- [128] ↑ C. DARWIN, *Variation...*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. II, p. 236 ; trad. fr. (1868), Vol. II, pp. 244-245. Voir aussi la fin de la conclusion générale : *Variation* (1896), Vol. II, p. 426 ; trad. fr. (1868), Vol. 460.
- [129] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 177 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 205.
- [130] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 177 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 205.
- [131] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. II, pp. 210-211 ; tr. fr. (1868), Vol. II, pp. 238-239.
- [132] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. II, pp. 210-211 ; tr. fr. (1868), Vol. II, pp. 238-239.
- [133] ↑ OS. (1859), p. 224 : tr. fr., p. 295.
- [134] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. II, pp. 209-219 ; tr. fr. (1868), Vol. II, pp. 237-247.

- [135] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 209 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 237.
- [136] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 211 ; trad. fr. (1968), Vol. II, p. 239.
- [137] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 234 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 262.
- [138] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 235 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 264.
- [139] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 233 ; trad. fr. (1968), II, p. 261.
- [140] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 221-222 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 250.
- [141] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 211 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 239.
- [142] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. I, pp. 239-240 et 277 ; trad. fr. (1868), Vol. I, p. 242 et 279-280.
- [143] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 219 ; trad. fr. (1868), II, p. 247.
- [144] ↑ Voir S. BERGE, “The Historical development of Animal Breeding” (1961) ; aussi : M. LERNER and M.P. DONALD, *Modern Developments in Animal Breeding* (1968), chap. 5 & 7.

Chapitre II. Ontologie de la sélection

Nous avons inconditionnellement admis jusqu'ici le caractère individualiste du concept darwinien de sélection. Ceci signifie simplement que Darwin concevait la sélection naturelle comme un processus agissant à l'intérieur des groupes, plutôt qu'entre groupes. Nous avons vu que ce choix théorique permettait de distinguer subtilement mais sûrement l'hypothèse de Darwin de celle de Wallace, et qu'il s'est manifesté de manière cruciale dans l'intérêt de Darwin pour les phénomènes d'"hérédité". Toutefois, il se pourrait que ce parti-pris "individualiste" ne soit clair ni dans les textes, ni dans son concept. Il est tentant pour un lecteur contemporain de projeter sur les textes fondateurs de la théorie de la sélection naturelle les querelles modernes sur les "unités" et sur les "niveaux" de sélection. C'est dans ce contexte à vrai dire que s'est banalisée l'expression de "sélection darwinienne" comme synonyme de "sélection individuelle" (ou "intra-groupe"), par opposition aux diverses hypothèses de "sélection de groupe". Mais la clarté de cette opposition moderne ne saurait servir de point d'appui à l'historien des sciences si elle ne correspond qu'approximativement à la lettre des textes dans lesquels s'est formé le concept de sélection naturelle. Dans ce chapitre, nous montrons en quoi la question des niveaux de sélection était fondamentale dans la pensée naturaliste de Darwin, et que l'on y trouve bien une réflexion

explicite et élaborée sur la signification et les implications du concept “individualiste” de la sélection.

I - Les deux aspects du problème des entités affectées par la sélection naturelle

Efforçons-nous dans un premier temps de déterminer en quel sens et jusqu’où le concept de sélection naturelle fait référence à *l’individuel*. On ne répétera jamais assez que le concept de sélection, et a fortiori celui de sélection naturelle, est un concept délicat ; ce n’est qu’au prix de simplifications verbales outrancières qu’il semble exprimer un principe tellement évident de soi qu’il semble se passer de toute explicitation et de toute preuve. La réinterprétation par Spencer de la sélection naturelle comme “survie du plus apte” est assurément le meilleur exemple historique qu’on puisse donner de ce genre de simplification. On sait que Spencer voyait dans ce principe une vérité *a priori* qui ne requérait pas de preuve empirique. Ainsi écrivait-il en 1864, dans le texte même où il invitait à rebaptiser le concept darwinien sous le nom de “survie des plus aptes” :

“La survie des plus aptes, que j’ai cherché à exprimer en termes de mécanique, est ce que Darwin a appelé ‘sélection naturelle ou préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie’. Une opération de ce genre se révèle dans tout le règne organique. Le grand ouvrage de Darwin sur

L'origine des espèces l'a prouvé de manière à satisfaire presque tous les naturalistes. Sur son simple énoncé, la vérité de l'hypothèse est tellement évidente qu'elle n'a guère besoin de preuve. On peut demander de prouver par des faits que la sélection naturelle explique tout ce qu'on veut y rapporter ; mais on ne demande pas de faits pour prouver que la sélection naturelle s'est toujours faite, se fait actuellement et doit toujours continuer à se faire.” ^[1]

Bref, comme Spencer le précise lui-même peu après, le principe darwinien doit être reconnu comme une “vérité certaine *a priori*”, et la seule question sérieuse est de savoir quels genre de faits le principe peut éventuellement expliquer. Comme on le voit, la suspicion de “tautologie” n'est pas une nouveauté. Dans l'esprit de Spencer, ce n'était pas un défaut, mais une qualité. Il estimait que sa propre expression de “survie des plus aptes” était à même d'effacer les connotations anthropomorphiques de l'expression de “sélection”. Wallace, nous l'avons déjà vu, a utilisé cet argument pour persuader Darwin d'abandonner l'expression de “sélection naturelle”. Il n'y réussit qu'à moitié ; -Darwin accepta à partir de 1869 d'adjoindre occasionnellement la formule spencérienne à la sienne propre, mais sans y accorder d'autre importance que celle d'une concession verbale. ^[2]

Il est intéressant de se demander ce qui rendait si “évidente” la formule de “survie des plus aptes” aux yeux de Spencer.

Le principe de “survie des plus aptes” repose sur une ellipse remarquable, qui consiste à faire abstraction de toute référence à quelque entité biologique que ce soit : la formule spencérienne ne dit pas si “les plus aptes” sont des organismes

individuels, des races, des espèces, ou quoi que ce soit d'autre. Elle se passe en fait de toute référence empirique à la sorte d'êtres auxquels il pourrait s'appliquer. Ceci tient à ce que Spencer voyait dans le principe darwinien une illustration parmi d'autres d'un principe plus général dont il s'attribuait la paternité, un principe général de "ségrégation" ou "trialoge", qui s'appliquait *a priori* pour toute entité susceptible d'être éliminée ou préservée sous l'action d'un certain "champ de forces".^[3] Le principe de triage (ou encore : "ségrégation") valait par exemple pour les atomes, les particules électriques, les corps soumis à gravitation, les astres, les impressions nerveuses, les membres des communautés sociales, les peuples, et même les œuvres de civilisation. On comprend aisément dans ces conditions que le principe que Darwin appelait "sélection naturelle" n'était pour Spencer que l'une des nombreuses manifestations de sa grande vérité générale *a priori*, en sorte qu'il était assez inessential de se demander si ce principe s'appliquait plus particulièrement aux organismes individuels, aux races, aux espèces, ou à d'autres entités : il s'appliquait nécessairement et *a priori* à toutes. Du moins est-ce ainsi que la formule spencérienne fut comprise par les darwiniens, jouant un rôle fédérateur non négligeable parmi eux.

Darwin quant à lui était loin de penser que la sélection naturelle fût un truisme. "Sélection naturelle", comme il le rappelle souvent, est une expression commode pour dire en bref une hypothèse complexe qui dépend d'une série de généralisations empiriques (pour l'essentiel : tendance à une croissance géométrique des effectifs dans toutes les espèces ; limitation des subsistances ; existence d'une variation

héréditaire pour la plupart des caractères chez tous les organismes ; affirmation que ces variations affectent les chances de survie et de reproduction des organismes ; analogie avec la sélection domestique). Nous ne reviendrons pas sur la structure de cette hypothèse et sur la théorie qu'elle fonde.^[4] Nous nous interrogerons ici sur les implications ontologiques de l'hypothèse, autrement dit, sur le genre des entités auxquelles elle s'applique.

À un lecteur inattentif ou pressé, il pourrait sembler que la référence ontologique du principe darwinien soit floue. Considérons par exemple les formules suivantes :

(1) “J'appelle sélection naturelle <la> *préservation des variations* favorables et le rejet des variations nuisibles.”^[5]
(nous soulignons)

(2) “La sélection naturelle agit par la vie et la mort, -par la *préservation des individus* présentant quelque variation favorable, et par la destruction de ceux qui présentent quelque écart structurel défavorable.”^[6] (nous soulignons)

(3) “J'ai appelé sélection naturelle *la préservation*, au cours de la bataille de la vie, *des variétés* qui possèdent un avantage quelconque de structure, de constitution, ou d'instinct”^[7]
(nous soulignons)

(4) “La théorie de la sélection naturelle est fondée sur la croyance que *chaque nouvelle variété*, et de manière ultime *chaque nouvelle espèce*, est *produite et maintenue par quelque avantage* qu'elle a sur celles avec lesquelles elle est en compétition.”^[8] (nous soulignons)

Ces textes semblent suggérer que Darwin admet au moins quatre réponses possibles à la question de *ce qui* est sélectionné : les “variations” (le contexte précise sans équivoque qu’il s’agit des “différences individuelles”) ; les individus ; les variétés (que Darwin entend pratiquement toujours au sens de “races”) ; les espèces. Notons que cette équivocité, réelle ou apparente, est renforcée par le titre même du *magnum opus* de 1859 :

De l'origine des espèces par le moyen de la sélection naturelle

ou :

La préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie

Titre ambigu que l’on peut comprendre de deux manières. La première consiste à dire que la sélection naturelle consiste dans “la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie”, et par conséquent consiste en un tri parmi les races. La seconde (incontestablement celle de Darwin) consiste à dire que les espèces, qu’on ne saurait distinguer par aucun critère absolu des “races” (ou “variétés”), sont le résultat d’un processus de modification par “sélection naturelle”.

Une autre manière de saisir l’équivocité ontologique virtuelle de la sélection naturelle consiste à poser la question, non pas de *ce qui* est sélectionné, mais de *ce pour le bien de quoi* la sélection naturelle agit. Dans cette seconde perspective, c’est le point d’appui du principe d’utilité qui fait problème. Or de ce point de vue, les innombrables passages où Darwin utilise la formule : “la sélection naturelle agit pour le bien de...” ouvrent aussi des doutes. Ces textes peuvent être classés de la manière

suivante :

(1) Bien souvent, Darwin choisit prudemment de dire que la sélection naturelle ne peut agir que “pour le bien de chacun”, ou encore de “chaque être”. Formule très générale, que le traducteur français (Barbier) ne comprend manifestement pas lorsqu’il écrit : “pour le bien de chaque individu”.^[9] Le contexte montre que Darwin pense en réalité : “*pour* le bien de l’espèce”, et “*par* le bien des individus”. Autrement dit quelque chose s’est produit qui favorise l’espèce (ou la race), mais le moyen de cette production est l’avantage individuel. Or d’un point de vue causal, la question importante pour Darwin est la seconde : à quel niveau l’avantage doit-il être défini pour que s’enclenche un processus sélectif ? Autrement dit, la bonne question n’est pas : - “*pour* le bien de qui...”, mais - “*par* le bien de qui...” la sélection naturelle agit-elle ? Ce point est en général assez clair dans le texte original anglais. Darwin utilise en effet souvent la tournure “by and for” ou encore “through and for” [the good of...].^[10] Les commentateurs ont assez systématiquement manqué cette nuance, attirés peut être par la perspective d’un argument finaliste. Toutefois, même en limitant notre attention aux entités dont les variations avantageuses ou désavantageuses déterminent les “chances de survie et de reproduction”, il nous faut reconnaître que Darwin a envisagé plusieurs possibilités, qui ne sont aucunement équivalentes.

(2) Dans presque tous les textes, c’est l’individu qui est le support de l’avantage. Le texte suivant est typique de l’attitude la plus fréquente de Darwin :

“C’est l’accumulation régulière, par la sélection naturelle,

des différences légères *bénéfiques à l'individu*, qui donne naissance aux modifications de structure les plus importantes, modifications grâce auxquelles les innombrables êtres qui peuplent la surface de la terre deviennent capables de lutter les uns avec les autres, et grâce auxquelles les mieux adaptés survivront.”^[11] (nous soulignons)

(3) Cependant il arrive à Darwin d'envisager que des traits soient sélectionnés parce qu'ils sont avantageux à la “communauté”. La question se pose tout particulièrement pour les instincts et les organes liés à la vie sociale. Dans *L'origine des espèces*, Darwin l'évoque à propos des insectes sociaux, affirmant par exemple que certains instincts qui mènent à la mort de l'individu (par exemple, l'instinct qui pousse l'abeille à piquer et à mourir) ont pu être construits par la sélection parce qu'ils étaient “utiles à la communauté”.^[12] La *Descendance de l'homme* envisage une hypothèse semblable pour expliquer l'acquisition de certaines vertus morales comme le courage, l'obéissance, la fidélité.^[13]

(4) Il arrive enfin à Darwin d'envisager, mais pour la rejeter, l'hypothèse que la sélection naturelle pourrait travailler sur des caractères avantageux à l'espèce en tant que telle. C'est ainsi qu'il se demande longuement si la stérilité des hybrides interspécifiques pourrait avoir été construite par la sélection naturelle parce qu'elle serait “avantageuse à l'espèce”.^[14] La stérilité ne peut en effet se penser comme un avantage pour l'individu.

On voit donc que la question de la nature des entités impliquées dans le processus de sélection naturelle est

complexe. Qu'on la pense sous l'angle des entités qui sont sélectionnées, ou dans la perspective causale des êtres qui, ayant quelque avantage différentiel, sont la cible de la sélection naturelle, il semble à première vue qu'il y ait, sinon ambiguïté, du moins éclectisme, dans la pensée darwinienne.

Or il n'en est rien. L'ambiguïté vient ce que l'on abstrait telle ou telle déclaration de son contexte. Tout l'intérêt de l'hypothèse darwinienne est en réalité dans les limites étroites, et parfaitement explicites, qui lui donnent un sens empirique, et interdisent d'y voir une morne évidence qui s'appliquerait indifféremment à tous les niveaux d'organisation.

II - Nature des entités sélectionnées

Considérons dans un premier temps le problème de la nature des entités sélectionnées. Dans sa forme canonique, la définition darwinienne de la sélection naturelle requiert trois types d'entités, et seulement trois : des “variations”, des “individus”, des “variétés” (ou “races”). On se doute évidemment qu'entre “variation” et “variété”, l'équivoque sémantique menace à chaque pas. Toutefois, le mérite de Darwin est d'imposer ainsi un schéma hiérarchique à trois niveaux, qu'après lui on reformulera ainsi : caractère héritable, individu, population. Mais tenons-nous en précisément à la terminologie qui est celle de Darwin, et considérons les trois nouveaux de description du processus.

À proprement parler, seules les variations sont sélectionnées : elles constituent le “matériau” de la sélection naturelle, qui les “accumule” au sein d’une lignée d’individus apparentés lorsqu’elles sont avantageuses.^[15] En opposition avec l’usage strict du terme chez les naturalistes, surtout les botanistes, Darwin exclut de son vocabulaire la *variation* au sens d’altération temporaire due aux seules conditions physiques extérieures (par exemple la réduction drastique de la taille chez les plantes que l’on fait pousser en altitude).^[16] Au contraire, il n’admet de variation qu’héréditaire : “toute variation non héréditaire est sans intérêt pour nous”.^[17] Il serait cependant excessif de dire que Darwin a une représentation particulière de l’hérédité dans la mesure où il conçoit précisément l’hérédité “simple” (ou ordinaire) comme fusion des caractères transmis par les parents.^[18] Mais l’hypothèse de la sélection naturelle va très clairement dans le sens d’une atomisation des caractères transmissibles. Du point de vue de l’hérédité, les individus sont vus comme une mosaïque de caractères partiellement indépendants. La spéculation tardive de la *Variation* sur la “pangenèse” confirme a posteriori cette interprétation.^[19]

De là résulte que la sélection naturelle ne porte pas à proprement parler sur les individus, mais sur les variations qui se transmettent d’individu à individu, dans des lignées d’individus d’apparentés. Aussi doit-on bien peser les mots utilisés dans la définition solennelle de la sélection naturelle au chapitre 4 de *L’origine des espèces* :

“Pouvons-nous douter (à condition de nous souvenir qu’il naît bien plus d’individus qu’il n’en peut survivre) que des

individus ayant quelque avantage, si léger soit-il, sur d'autres, aient une meilleure chance de survivre et de reproduire leur type [procreating their kind] ? D'autre part, nous pouvons être sûr que toute *variation* si peu nuisible que ce soit doit être sévèrement détruite. Cette préservation des *variations* favorables, et le rejet des variations nuisibles, je l'appelle Sélection naturelle." ^[20]
(Nous soulignons)

On pourrait aisément multiplier les textes où, semblablement à celui-ci, l'on voit Darwin partir de la compétition entre individus, pour arriver à la notion de sélection des variations.

En toute rigueur, ce ne sont donc pas des *individus variants* qui sont sélectionnés. La variation héritable intervient en fait de deux manières dans le concept de sélection naturelle : d'une part comme un quelque chose qui se propage dans des lignées d'individus ; d'autre part comme le concept causal d'une propriété qui influe sur la probabilité de survie et de reproduction des individus :

"La sélection naturelle ne peut agir que par la préservation et l'accumulation de modifications héritées infinitésimales, chacune profitable à l'être préservé." ^[21]

Dans un tel schéma, l'individualité, pour parler philosophique, intervient de deux manières. Elle intervient d'abord comme l'atome héréditaire qui est sélectionné, et s'accumule au cours du temps dans la race. Cet atome, c'est la variation légère qui surgit occasionnellement dans les organismes, autrement dit la "différence individuelle" ("Il ne faut jamais oublier que, dans le terme variation, je comprends les simples différences

individuelles.”).^[22] Cette individualité, dans la mesure où précisément elle se préserve de manière plus au moins autonome au fil des générations, est une individualité qui dissout celle de l’organisme. Du point de vue de la sélection naturelle, l’organisme individuel est une mosaïque. Mais d’autre part, il est clair que la sélection naturelle enveloppe une référence incontournable à la totalité individuée des “organismes” : c’est en tant qu’elles affectent les chances de survie et de reproduction des “individus” organisés que les particularités héritables sont sélectionnées.

Le principe darwinien de sélection naturelle est ainsi “individualiste” en un double sens : il opère sur un champ n-dimensionnel de caractères, et à ce titre il atomise les organismes singuliers ; mais d’autre part, c’est dans la longévité et la performance reproductive de ces organismes singuliers que se manifeste d’abord le succès de tel ou tel atome variationnel : “la sélection naturelle agit *par* la vie et la mort, - *par* la préservation des individus présentant une variation favorable quelconque.”^[23] (Nous soulignons)

Reste à préciser dans ce schéma quel est le statut des “variétés”. En toute rigueur sémantique, la notion de variété est typologique : elle désigne classiquement un ensemble d’individus partageant une certaine propriété qui les distingue des autres individus de l’espèce. Darwin est souvent gêné par cette notion logique et donc intemporelle de la variété (la variété comme classe logique). Mais précisément il la subvertit en imposant une genèse aux variétés. D’abord, insinue-t-il très subtilement, au début du chapitre de l’*Origine* consacré à la variation à l’état de nature (chapitre 2), si l’on admet que les

variations sont héritables, on devra appeler “variété” toute lignée d’individus qui présentent telle ou telle “variation”. ^[24] Mais par ailleurs, c’est un grand nombre de variations qui simultanément surgissent et se propagent parmi les individus d’une “race”. Dès lors, il faut admettre en toute rigueur que les “races” ou “variétés” ne sont pas seulement susceptibles de grandir en effectif, mais de se former et de se modifier graduellement. ^[25] Dès lors, la “variété” ou “race” n’est pas à proprement parler ce qui est sélectionné, elle est le produit de la sélection naturelle.

Ainsi donc, si notre analyse est juste, le concept canonique de la sélection naturelle Darwin peut être exprimé en deux formules polémiques : 1°) La sélection naturelle n’est pas à proprement parler sélection d’individus, mais de “variations”, en entendant par là les particularités (peculiarities) de structure ou de comportement, héréditairement transmissibles. 2°) L’unique critère de rétention des variations est l’avantage qu’elles confèrent aux individus dans leur stratégie de survie et de reproduction. Autrement dit, la sélection naturelle n’a pas égard à l’avantage d’autre chose que des individus : elle n’agit que par la “préservation” -entendons la survie et la reproduction- des individus, à proportion des variations avantageuses ou nuisibles que ceux-ci présentent.

Sans doute ces deux formules raidissent -elles une pensée qui dans la lettre des textes se révèle plus équivoque. En fait le divorce entre la “variation” (comme caractère) et la “variété” (comme population) n’est pas pleinement accompli. Le texte darwinien fournit en effet des indices fréquents d’une représentation de la modification des espèces et des variétés

par fractionnement : un individu présente une variation avantageuse qu'il transmet à ses descendants, et la lignée toujours plus féconde de ceux-ci s'affirme peu à peu comme une "variété" qui entre tôt ou tard en compétition avec la souche parentale. Ce genre d'équivocité apparaît bien par exemple dans l'illustration "imaginaire" qui suit l'exposition du principe de sélection naturelle au chapitre 4 de *L'origine des espèces*. L'exemple porte sur des loups dont on suppose qu'ils seraient avantagés par telle ou telle variation les rendant plus rapides dans l'attaque de leurs proies :

"Si un léger changement inné d'habitude ou de structure bénéficierait à un loup individuel, il aurait une chance plus grande de survivre et de laisser une progéniture. Certains de ses petits hériteraient probablement des mêmes habitudes ou de la même structure, et par répétition de ce processus, une nouvelle variété pourrait se former qui ou bien supplanterait ou bien coexisterait avec la forme-souche du loup." ^[26]

Dans ce schéma, le problème de ce qui se passe lors du croisement entre le variant et d'autres membres de l'espèce est totalement ignoré. La variation avantageuse est supposée se transmettre avec assez d'efficacité pour qu'une "variété" s'affirme. On trouverait dans *L'origine des espèces*, surtout dans la première édition, un nombre impressionnant de textes qui vont dans le même sens. On pourrait donc objecter à notre analyse qu'il est peut-être spécieux d'attribuer à Darwin une problématique des "unités" de sélection alors qu'il n'avait pas même une représentation claire de la variation héréditaire comme un caractère susceptible de se disséminer dans une

population.

L'objection est cependant superficielle. Elle n'invalide en rien l'affirmation que la sélection darwinienne est bien une sélection *de variations, dans* la race, et à raison de l'avantage qu'elles confèrent aux individus. On ne doit pas oublier en effet qu'un tel schéma, s'il est passablement opaque du point de vue d'une biologie qui ne dispose pas d'une théorie ferme de l'hérédité, n'en est pas moins clair dans le contexte pragmatique de la modification des races domestiques. En 1859, Darwin ne disposait d'aucun exemple naturel direct d'un quelconque cas de sélection naturelle. Mais il était imprégné de toute une littérature zootechnique et horticole par laquelle il savait que des variations héréditaires de même nature tendent à se produire périodiquement, qu'elles affectent toutes sortes d'organes possibles, et que le travail de sélection consiste toujours à travailler sur plusieurs variations à la fois pour améliorer la race. Aussi bien, avait-il des raisons solides de penser que s'il existe un "moyen naturel de sélection", pour reprendre la formule qui a précédé celle de "sélection naturelle", ce moyen doit aussi agir de manière graduelle et cumulative sur des "traits" ou "caractères", en sorte que la variation puisse être conçue comme le "matériau" sur lequel opère la sélection naturelle. Les archaïsmes (nombreux) que l'on peut relever dans le vocabulaire darwinien de la variation et de l'hérédité ne suffisent donc pas à affecter la cohérence structurelle de l'hypothèse qu'il a construite.

Les contemporains de Darwin ne s'y sont au demeurant pas trompés. Il existe un remarquable texte de Spencer qui montre très clairement que la question de la nature des entités

sélectionnées était bien congénitale au darwinisme des origines. Dans ce texte, publié en 1893, dix ans après la mort de Darwin, le vieux Spencer s'est efforcé d'exprimer aussi clairement que possible ce qui différenciait le principe darwinien de sélection naturelle de son principe de "survie des plus aptes". L'intérêt majeur de ce texte tient à ce que Spencer s'y est exprimé dans la terminologie darwinienne de la "sélection", s'interroge en particulier sur *ce qui*, à proprement parler, est sélectionné. On ne s'étonnera pas, qu'une fois de plus, le rapport entre sélection artificielle et sélection naturelle soit au cœur de la controverse. Voici un extrait de ce texte étonnant et mal connu :

"La sélection artificielle peut extraire un trait particulier, et, sans égard pour les autres traits que présente l'individu, l'accroître par élevage sélectif dans des générations successives. Car, pour l'éleveur ou le producteur d'animaux de fantaisie, il importe peu que les individus soient par ailleurs bien constitués. Ils peuvent être tellement inaptes à soutenir la lutte pour la vie sous tel ou tel rapport que, s'ils étaient privés de l'assistance humaine, ils disparaîtraient sur le champ. D'autre part, si nous prenons la Nature pour ce qu'elle est, à savoir un assemblage de forces variées, organiques et inorganiques, dont certaines sont favorables au maintien de la vie et beaucoup en opposition avec ce maintien, ces forces opérant de toute manière de façon aveugle, nous voyons qu'il n'y a pas sélection de ce trait-ci ou de ce trait-là ; il n'y a sélection que des individus qui sont, par la somme de leurs traits, les plus aptes à vivre. Et ici je puis faire remarquer un avantage de l'expression de 'survie des plus aptes' ; car cette expression ne tend pas à

évoquer la pensée d'un caractère quelconque qui, plus que les autres, doit être maintenu ou accru ; mais elle tend à susciter la pensée d'une adaptation générale à tout point de vue (...). La survie des plus aptes ne peut accroître un trait avantageux que si ce trait conduit à la prospérité de l'individu, ou à sa postérité, ou les deux, à *un degré important* (...). Ce que fait la survie des plus aptes, c'est de maintenir toutes les facultés à niveau, en détruisant ceux des individus dont les facultés sont en dessous du niveau sous quelque rapport ; et elle ne peut produire le développement d'une faculté que si celle-ci est d'une importance primordiale. Il me semble que beaucoup de naturalistes ont pratiquement perdu de vue cette considération, lorsqu'ils postulent que la sélection naturelle peut accroître n'importe quel trait avantageux, une perspective qui est maintenant très répandue." ^[27]
(souligné par l'auteur)

Ce texte rend assez clair, par contraste, le concept darwinien de sélection par accumulation de petites variations infinitésimales. Spencer ne voit dans la sélection naturelle (ou survie des plus aptes) qu'une régulation négative, qui élimine l'inapte, et entretient la norme. Si la norme se déplace, il faut qu'elle le fasse franchement et massivement ; autrement dit la sélection ne favorisera positivement que des caractères qui ont d'emblée l'allure d'adaptations manifestes. Le schéma darwinien est d'une nature toute différente : il repose sur la notion d'une construction graduelle et opportuniste des adaptations à partir d'avantages insensibles. Dans ce schéma, l'adaptation n'est jamais un point de départ, mais toujours le produit d'un processus historique. Corrélativement, la

sélection n'est pas un tri d'individus, mais un biais plus au moins grand dans la probabilité de survie et de reproduction des individus, à proportion de traits héritables plus ou moins avantageux qui se transmettent de parents à enfants.

III - Pour le bien de qui la sélection naturelle agit-elle ?

Il nous reste à comprendre dans quelle mesure et en quel sens les organismes individuels sont bien dans la pensée darwinienne les êtres pour le bénéfice desquels la sélection naturelle agit. C'est là une question extrêmement délicate, en dépit ou peut-être à cause de l'apparente évidence intuitive du langage de l'utilité. La virulence des controverses récentes sur la "sélection de groupe" montre assez qu'il s'agit d'une question théorique fondamentale, aussi ouverte aujourd'hui qu'elle l'était en 1859. D'un bout à l'autre de son œuvre, Darwin a adopté une attitude extrêmement ferme sur cette question, en soutenant que les organismes individuels, bien qu'ils ne soient pas à proprement parler les *choses* sélectionnées, sont les seuls points d'appui concevables pour l'action causale de la sélection naturelle. ^[28] Toutefois, nul autant que Darwin n'était conscient des difficultés terminologiques, conceptuelles et empiriques, que soulève sa thèse intransigeante.

1 - Que veut dire utilité ?

“L’homme ne sélectionne que pour son propre bien ; la Nature ne sélectionne que pour le bien de l’être dont elle prend soin [the being which she tends].” ^[29]

C’est sans aucun doute dans le point d’appui du principe d’utilité que réside la différence la plus importante entre la sélection naturelle et la sélection artificielle. Mais comment faut-il comprendre que “la Nature ne sélectionne que pour le bien de l’être vers lequel elle tend”. Faut-il voir là un dérapage finaliste ? La sélection naturelle, à l’instar de l’humaine, aurait-elle des yeux pour le futur ?

Que signifie au juste que “la sélection naturelle n’agit que *par* [through] et *pour* [for] le bien de chaque être [each being]” ? ^[30] S’agit-il de *l’individu* qui présente telle ou telle variation avantageuse ? - Il arrive souvent à Darwin de le dire. ^[31] Cependant l’usage d’un terme aussi général que celui d’“être” a ses raisons. En effet rien n’empêche *a priori* de penser que la sélection naturelle puisse réaliser des adaptations pour le bénéfice de la communauté (par exemple dans le cas des insectes sociaux) ^[32] ou, plus généralement, de l’espèce comme telle. Darwin n’use que rarement d’une telle formule, mais certaines déclarations indiquent clairement au-delà de quoi il se refuse à aller, et corrélativement ce qu’il pourrait éventuellement tolérer :

“Ce que la sélection naturelle ne peut pas faire, c’est modifier la structure d’une espèce, sans lui donner aucun

avantage, et pour le bien d'une autre espèce." ^[33]

L'«être» pour le bien duquel la sélection naturelle agit semble donc équivoque. En réalité, cette équivocité recouvre deux difficultés. La première difficulté tient à l'historicité du processus de sélection naturelle. Il n'y a aucun sens à dire que la sélection naturelle agit «pour le bien» des individus concrets sur lesquels elle opère : si un individu vit plus longtemps et se reproduit mieux, ce n'est pas à cause de la sélection naturelle ; c'est au contraire parce que l'aptitude à survivre et se reproduire est variable qu'il y a un processus de sélection naturelle. Une autre manière de faire apparaître l'absurdité de la formule est de songer à la masse des individus qui survivent mal et ne se reproduisent pas : la sélection naturelle opère autant sur eux que sur les autres, et elle n'agit manifestement pas «pour leur bien». Aussi bien Darwin utilise-t-il une construction grammaticalement insolite : la sélection naturelle n'agit que «par et pour» le bien de chacun. Elle agit «par», ou «au travers de» l'avantage individuel. Il s'agit là d'une assertion causale : telle particularité a une probabilité plus ou moins grande d'être représentée dans les générations suivantes parce qu'elle affecte la viabilité et la performance reproductive. À la limite, elle submerge la race, et éventuellement l'espèce entière. L'«avantage» s'est alors converti en «adaptation», et il n'est pas aberrant de dire que la sélection naturelle a travaillé «pour» le bien de la race ou de l'espèce.

Mais il faut rigoureusement apprécier la signification de cette construction conceptuelle. Dans la problématique darwinienne de la modification, le «bien» de l'individu n'a de mesure que dans l'ampleur de sa descendance. Il y a là une subversion

subtile de la notion d'utilité : la valeur d'*utilité* d'un caractère se réalise dans sa valeur *sélective*, c'est-à-dire dans la transmission effective du caractère. Cette problématique de l'utilité évoque un modèle économique : l'avantage individuel est comme un investissement, et sa représentation dans la descendance (sous l'effet d'une sélection cumulative), est comme un bénéfice. Le terme anglais que Darwin emploie le plus souvent pour "avantage" est celui de "benefit".

De fait on a souvent tracé un parallèle entre la pensée darwinienne et le dogme fondamental du libéralisme économique : chacun travaillant pour soi contribue à l'enrichissement de tous. ^[34] Cette interprétation est assez connue pour ne pas nous y attarder. Nous pensons cependant que ce n'est pas cette doctrine-là qui éclaire de manière pertinente le concept de sélection naturelle. C'est plutôt dans la théorie fiduciaire des intérêts composés du capital qu'il conviendrait de chercher une analogie rigoureuse : dans la lutte naturelle pour la vie, et dans le processus de sélection qui en résulte, tout se passe comme si les organismes, en variant, procédaient à des investissements dont le bénéfice peut être soit positif, soit négatif ; tous ces investissements et bénéfices s'expriment dans une monnaie commune, qui est à chaque génération la contribution à la formation de la suivante. L'utilitarisme darwinien a virtuellement les allures d'une économétrie de la démographie. ^[35]

Cela dit, l'utilisation du concept d'utilité dans la théorie de la sélection naturelle soulevait un autre problème. C'est une banalité dans la littérature naturaliste que de présenter les adaptations comme étant pour certaines spécifiquement

avantageuses aux individus, tandis que d'autres ne se comprennent qu'en référence à la "communauté" (par exemple les instincts sociaux), ou même à l'espèce (par exemple la stérilité des hybrides interspécifiques). Or s'il en est ainsi, la théorie de la sélection naturelle doit affronter un redoutable problème : est-il concevable qu'une variation diffuse dans la descendance d'un individu parce qu'elle aurait été avantageuse à la communauté (ou à l'espèce), sans l'être nécessairement pour l'individu ? À la limite, est-il concevable que s'établissent par sélection naturelle des traits avantageux à la communauté et désavantageux à l'individu ?

Une telle question est absolument cruciale pour la théorie darwinienne de la modification. Dès la première édition de *L'origine des espèces*, Darwin a déclaré que ce genre de question était "de loin la difficulté spéciale la plus sérieuse que [sa] théorie ait rencontrée." ^[36] Aussi considérerons-nous les réponses qu'il y a apportées dans trois cas exemplaires : la question de l'origine des insectes neutres (ou stériles) dans certains ordres d'insectes sociaux ; la question de l'origine de la stérilité hybride ; enfin, celle de l'origine des instincts sociaux chez l'homme. C'est en fait dans les textes où Darwin a envisagé des positions alternatives à l'individualisme sélectif qu'il a manifesté la plus grande intransigeance sur cette question.

2 - Sélection naturelle et insectes "neutres"

Dans le Manuscrit de 1856-1858, la question de l'origine des insectes neutres occupe vingt-et-un feuillets, au sein d'un chapitre consacré aux *difficultés de la théorie de la sélection naturelle*.^[37] Lorsqu'il conclut son long développement, Darwin avoue : - "j'ai discuté ce cas des insectes sociaux neutres de manière très approfondie, car c'est de loin la difficulté la plus grave que j'ai rencontrée".^[38] Dans *L'origine des espèces*, la même discussion, considérablement abrégée, est insérée, non dans le chapitre sur les difficultés de la théorie, mais dans celui sur l'instinct.^[39] Bien que les dièses soient intégralement conservées, cette insertion nouvelle favorise des équivoques quant à l'intention théorique. Il ne s'agit pas en effet d'une réflexion sur l'origine des instincts sociaux, mais sur l'origine des insectes neutres, c'est-à-dire d'individus stériles, régulièrement produits en grand nombre à chaque génération, et souvent très différents par leur conformation des individus fertiles qui les engendrent ('par exemple les "ouvrières" chez les abeilles).

L'analyse de Darwin se déroule en deux temps : l'auteur se demande d'abord comment la sélection naturelle a pu rendre stérile une fraction significative des femelles à chaque génération. Il se demande ensuite comment les insectes neutres (ou stériles) peuvent en outre être différents des individus fertiles. Très curieusement, la première question ne préoccupe pas beaucoup Darwin, si peu d'ailleurs que, dans *l'Origine*, elle se réduit à une allusion très brève :

"C'est une difficulté que de comprendre comment les <fourmis> ouvrières ont été rendues stériles ; mais elle n'est pas plus grande que celle attachée à toute autre

modification de structure ; car l'on peut montrer que quelques insectes et d'autres animaux articulés deviennent occasionnellement stériles à l'état de nature ; et si de tels insectes eussent été sociaux, et qu'il eût été *avantageux pour la communauté* qu'un grand nombre naquît chaque année en étant capable de travailler, mais incapable de procréer, je ne vois pas une grande difficulté à ce que ceci soit effectué par la sélection naturelle." ^[40] (Nous soulignons)

Reconstitué dans sa totalité, le raisonnement est le suivant. Il est très fréquent, dans de nombreuses espèces, que naissent des femelles stériles, comme conséquence de conditions extérieures déterminées. Par exemple, chez la guêpe commune, les femelles semblent devenir de plus en plus grandes et plus fertiles à mesure qu'on avance dans la saison. ^[41] Ou encore il arrive que la nourriture reçue par les larves puisse affecter la fertilité ultérieure des adultes. ^[42] L'important ici est que Darwin ne pense pas à des individus qui seraient stériles en vertu de leur constitution héréditaire, mais en vertu d'un "traitement" susceptible de moduler en degré et en nombre la stérilité dans une communauté d'individus. Autrement dit, il ne s'agit pas de dire qu'ont été sélectionnées des variations héréditaires qui rendraient stériles leurs possesseurs individuels. Admettre une telle éventualité, ce serait littéralement annuler le concept même de sélection naturelle. Toutefois Darwin se garde bien d'évoquer cette possibilité, et s'en tient à mentionner l'avantage que peut retirer une communauté de la stérilité d'un grand nombre de femelles. Dans une telle communauté, le plus grand nombre des individus ne perdra ni temps ni force vitale à se

reproduire, et travaillera à la prospérité de la colonie. Aussi bien peut-on comprendre que “la sélection naturelle favorise les communautés dans lesquelles certains individus ont été exposés à des conditions ou à une nourriture qui les ont rendus à quelque degré léger moins fertiles que les autres individus.” ^[43] Et elle tendra à accroître cette stérilité en degré et en nombre, aussi longtemps qu’elle avantagera la communauté.

C’est toutefois une tout autre impression que laisse le second temps de la discussion sur l’origine des insectes neutres. Les fourmis ou les abeilles ouvrières ne sont pas seulement stériles. Elles présentent une multitude de caractères structuraux et de comportements qui les distinguent de leurs parents fertiles. Ces caractères ont-ils pu être sélectionnés ? À première vue, cela semble impossible. On ne voit pas comment la sélection naturelle aurait pu accumuler des petites variations spécifiques aux individus stériles, si justement ces individus sont incapables de transmettre les variations qui surgissent en eux. Comment par exemple comprendre que des fourmis ouvrières soient dépourvues d’ailes ? L’interprétation lamarckienne traditionnelle consiste à invoquer le non-usage. Mais, objecte Darwin, c’est là une absurdité car “ce sont précisément les individus aptères [les ouvrières] qui ne peuvent laisser aucune progéniture”. ^[44] Nous nous trouvons donc devant un cas qui semble inexplicable autant par un effet lamarckien ^[45] que dans la perspective de la sélection naturelle.

Or c’est à ce point que Darwin introduit une explication qui, sous couvert d’élargir le concept individualiste de sélection

naturelle, le rétablit en fait sans concession. La difficulté disparaît en effet, “si l’on se rappelle que la sélection peut s’appliquer à la famille, aussi bien qu’à l’individu”.^[46] Mais que signifie une telle sélection familiale ? Comme bien souvent, c’est la comparaison avec la sélection artificielle qui sauve Darwin. Dans l’élevage des boeufs, il est clair qu’on sélectionne pour une qualité de viande que l’on n’apprécie pleinement que sur les animaux castrés. De tels animaux, bien entendu, ne se reproduisent pas. Mais l’éleveur fait pleinement confiance au “grand principe d’hérédité”, et isole les progéniteurs des boeufs conformes à ce qu’il veut obtenir. Il sélectionne ainsi des variations avantageuses à l’homme en prenant appui sur la parentèle, et non sur l’individu, qui est impitoyablement détruit et interdit de reproduction.

Il en va exactement de même pour les colonies naturelles d’insectes sociaux, à cette réserve près que l’avantage n’est pas celui de l’homme, mais celui de la “communauté” : si la sélection naturelle a graduellement produit la différenciation des insectes sociaux en castes, c’est en agissant sur la famille, et au bénéfice de la communauté :

“La sélection, chez les insectes sociaux, a été appliquée à la famille, et non à l’individu, pour atteindre un résultat avantageux. D’où nous pouvons conclure que des modifications légères de structure ou d’instinct, corrélées à la condition stérile de certains membres de la communauté, se sont révélées avantageuses.”^[47]

Mais comprenons bien le message darwinien. L’intérêt de la “communauté” n’est pas ici indépendant des stratégies reproductives individuelles. Dans le cas des insectes à castes, le

“bien de la communauté” coïncide très précisément avec une entité qui a un sens *généalogique* très clair : la “famille”. Ainsi l’avantage peut-il être en définitive exprimé sans ambiguïté dans un langage du succès reproductif individuel : la prospérité des “colonies” n’est rien d’autre que celle des individus mâles et femelles féconds qui produisent la colonie différenciée. C’est très exactement ce qu’exprime la fin de la phrase que nous venons de citer partiellement :

“...et par conséquent les mâles et les femelles féconds ont prospéré, et ont transmis à leur progéniture fertile une tendance à produire des membres stériles présentant les mêmes modifications.” ^[48]

L’origine des insectes stériles peut donc s’interpréter comme une “sélection longuement poursuivie des parents fertiles qui produisent le plus grand nombre de neutres présentant la modification avantageuse”. ^[49] Nous sommes ainsi revenu à la stricte orthodoxie du concept individualiste de la sélection naturelle : la sélection naturelle n’agit que par l’accumulation de variations avantageuses à l’individu, mais l’avantage est de manière ultime défini par le succès à laisser une progéniture. Ceci ne va pas sans un certain brouillage de la catégorie d’organisme individuel, car la colonie apparaît comme une sorte de gigantesque et complexe appendice somatique des individus reproducteurs. Mais très significativement, Darwin ne verse pas dans l’interprétation classique des colonies d’insectes comme des super-organismes, donc comme des “individus” d’ordre supérieur. C’est là en fait une banalité qui ne fait guère avancer dans la compréhension du principe de sélection. Ce qui intéresse au premier chef Darwin c’est que la

sélection naturelle, quelle que soit la modalité de “l’avantage”, n’en puisse pas moins être exprimée dans le langage de “l’hérédité” :

“J’ai longuement discuté ce cas des insectes sociaux neutres, car c’est de loin la difficulté la plus grave que j’ai rencontrée ; si grave que, pour quiconque ne s’est pas convaincu comme moi de la force du principe d’hérédité, et de la lente action cumulative de la sélection naturelle, je ne doute pas que la difficulté puisse apparaître comme insurmontable.” ^[50]

3 - Sélection naturelle et stérilité des hybrides

Il est un autre problème à l’occasion duquel Darwin a confirmé avec la plus extrême vigueur son interprétation individualiste de la sélection naturelle. C’est celui de la stérilité des hybrides interspécifiques. L’examen des versions successives de la théorie de la sélection naturelle montre que, si la thèse finale intransigeante était présente dès le Manuscrit de 1856-1858, elle y est exposée à la sauvette, et n’est pleinement assumée et explicitée qu’à partir de la quatrième édition de *L’origine des espèces* (1866).

Considérons d’abord la thèse dans l’audace de sa formulation finale :

“Les premiers croisements entre des formes suffisamment

distinctes pour être rangées comme des espèces, et les hybrides qui en proviennent, sont très généralement, quoique non universellement, stériles (...). La stérilité des premiers croisements et de leur progéniture hybride n'a pas été acquise par sélection naturelle." ^[51]

La première des deux affirmations figure dès la première édition : c'est une banalité pour un naturaliste. La seconde est une addition de la cinquième édition (1869). Ce n'est pas à vrai dire que la thèse ne soit pas tout aussi clairement posée dans les rédactions antérieures. Elle figure très discrètement dans un détour du *Manuscrit de 1856-1858*, ^[52] et est annoncée dans les premières lignes du chapitre 9 de *l'Origine*, dès la première édition de 1859 :

"L'importance du fait que les hybrides sont généralement stériles a été, je crois, sous-estimée par quelques auteurs récents. Selon la théorie de la sélection naturelle, l'affaire est particulièrement importante, dans la mesure où la stérilité des hybrides ne pourrait leur être d'aucun avantage, et par conséquent ne pourrait avoir été acquise par la préservation de degrés de stérilité avantageux et successifs." ^[53]

Mais très curieusement, dans cette première édition, Darwin ne développe pas dans la suite du chapitre l'affirmation que la sélection naturelle n'est pas *l'origine* de la stérilité des hybrides, pour se concentrer sur les *causes* de la stérilité hybride, c'est-à-dire ses conditions actuelles diverses (obstacles anatomiques, physiologiques, comportementaux, etc.).

La prudence de Darwin se comprend. L'argumentation entière

de *L'origine des espèces* est traversée par l'affirmation réitérée qu'il n'y a pas de différence de nature entre "espèces" et "variétés". Les espèces sont des variétés fixées ; les variétés sont des "espèces commençantes". Une fois cette thèse établie, l'argument causal de la sélection naturelle peut pleinement opérer : en tant qu'hypothèse, la sélection naturelle explique la formation et la modification des variétés (ou races) par accumulation de variations individuelles ; en tant que théorie, elle rend compte de la formation et de la modification des espèces, et au-delà, de la divergence indéfinie des formes dans l'histoire de la vie. En d'autres termes, la *théorie* de la sélection naturelle est une amplification de l'*hypothèse* de sélection naturelle, fondée précisément sur l'assertion qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre une "variété" et une "espèce".

Or c'est ici qu'interviennent précisément les faits d'hybridation comme possible objection cruciale. Les variétés sont en général fertiles lorsqu'on les croise, et donnent une descendance elle-même fertile. Les espèces au contraire sont en général interstériles, et, lorsqu'elles ne le sont pas, leur progéniture hybride est en général stérile. Aussi la stérilité hybride marquait-elle traditionnellement la limite de l'espèce, et était-elle à ce titre interprétée comme une "qualité spéciale" de l'espèce en tant que telle. De là l'objection qui menaçait la théorie darwinienne : - ou bien Darwin refusait que la stérilité hybride fût une "qualité spéciale" des espèces, mais il lui fallait alors faire face aux faits d'interstérilité ; - ou bien il admettait que la stérilité hybride distinguât les espèces des variétés, et il lui fallait alors dire si la sélection naturelle rendait compte de l'origine de cette stérilité.

Dans la plupart des textes où il a traité de l'hybridation, Darwin s'est prudemment limité à répondre à la première question : la stérilité des premiers croisements et de leur progéniture n'est pas une qualité spéciale des espèces. Celles-ci ne se distinguent des variétés qu'en degré. Aussi bien la question de "l'origine" de la stérilité hybride ne se pose-t-elle pas, et il n'y a-t-il pas lieu de spéculer sur ses "causes" actuelles. C'est pourquoi dans la première édition de *l'Origine*, le problème de l'origine de la stérilité hybride est en grande partie contourné ; ce qui pouvait surprendre dans le cadre d'un livre sur *l'origine des espèces*.

À partir de la quatrième édition (1866), le problème de l'origine de la stérilité hybride et sélection naturelle devient au contraire central. Très significativement, le paragraphe initialement intitulé "Causes de la stérilité des premiers croisements et des hybrides" devient "Origine et causes de la stérilité des premiers croisements et des hybrides". Dans ce paragraphe complètement révisé, Darwin se demande très explicitement si la sélection naturelle a pu graduellement engendrer une tendance à la stérilité entre variétés différentes. Autrement dit, il envisage l'hypothèse que la sélection naturelle puisse être, strictement parlant, *l'origine des espèces* en tant que groupes d'organismes isolés par des barrières de stérilité. L'examen de cette éventualité le conduit à affirmer sans ambage que l'hypothèse est incompatible avec le concept de sélection naturelle.

Suivons la singulière argumentation de Darwin. Elle indique sans doute mieux que toute autre à quel point le concept de sélection naturelle fut conçu en référence à l'avantage

individuel :

“Il m’a semblé autrefois probable, à moi comme à d’autres, que cette stérilité pourrait avoir été lentement acquise par action de la sélection naturelle sur un degré légèrement amoindri de fécondité (...). En effet, il serait manifestement *avantageux à deux variétés ou espèces commençantes* qu’elles ne puissent se mélanger, en vertu du même principe que, lorsque l’homme sélectionne en même temps deux variétés, il est nécessaire qu’il les maintienne séparées. (...) On peut admettre qu’il serait avantageux à une espèce commençante de devenir stérile à quelque degré léger à l’occasion du croisement avec la forme-mère ou quelque autre variété ; car ainsi c’est un nombre moindre de descendants bâtards et dégénérés qui serait produit” (Nous soulignons) ^[54]

Autrement dit, la stérilité hybride, bien que désavantageuse en termes de bilan démographique immédiat, pourrait à la longue favoriser l’espèce en prévenant une perte générale de vigueur et de fécondité. Cette hypothèse revient ni plus ni moins à envisager que la sélection naturelle opère sur les espèces en tant que telles, conçues comme des entités qui prospèrent les unes relativement aux autres. Or Darwin rejette catégoriquement l’hypothèse :

“Quiconque prendra la peine de réfléchir à la manière dont la sélection naturelle pourrait accroître ce premier degré de stérilité pour en arriver au degré élevé qui est commun dans tant d’espèces (...) verra que le sujet est extraordinairement complexe. Après mûre réflexion, il me semble que la sélection naturelle n’a pas pu faire cela.

Considérons le cas de deux espèces quelconques qui, croisées, produisent une progéniture peu nombreuse et stérile ; qu'est-ce qui pourrait dans ce cas favoriser la survie de ceux des individus qui se trouveraient doués d'une stérilité mutuelle légèrement plus accentuée, et qui s'approcheraient ainsi à petits pas vers la stérilité absolue ?" ^[55]

Bref, dans un cas où la chose semblerait s'imposer, Darwin récuse l'utilisation du concept de sélection naturelle au niveau de l'espèce. L'espèce sans doute, tire avantage de la stérilité hybride, mais cet avantage n'a pas de signification causale, et ne suffit pas à définir un processus de sélection naturelle. S'il y avait sélection naturelle en faveur de la stérilité dans les croisements interspécifiques, cela signifierait que des individus ont trouvé avantage à être plus stériles, autrement dit à laisser une descendance moins nombreuse, et de manière ultime, à n'en point laisser du tout. On ne peut concevoir l'avantage qu'il y aurait pour des *individus* à être moins féconds que leurs congénères.

Mais ne pourrait-on concevoir malgré tout qu'il y ait dans l'évolution vers la stérilité quelque forme de sélection comparable à ce qui se passe chez les insectes sociaux lorsque ceux-ci développent des castes d'individus stériles ? Autrement dit, l'espèce n'est-elle pas une "communauté" dont la prospérité propre passerait par la stérilité de certains individus ? L'argument ne vaut pas. Car il n'aurait de sens que pour des organismes vivant en société. Or la stérilité des hybrides est un fait qui affecte tous les groupes :

"Dans le cas d'un animal individuel n'appartenant pas à une

communauté sociale, une stérilité légère accompagnant son croisement avec une autre variété ne lui conférerait aucun avantage, pas plus qu'elle ne conférerait un avantage quelconque aux autres individus de la même variété, de nature à favoriser leur préservation." ^[56]

On voit donc que le problème de la stérilité hybride fournit occasion à Darwin de préciser et renforcer son interprétation individualiste de la sélection naturelle. Elle lui permet en particulier de mettre l'accent sur un aspect qui a souvent été mal compris par les lecteurs de l'époque. À savoir que, du point de vue de la sélection naturelle, l'aptitude à survivre ne doit pas seulement être définie par la vigueur et la longévité d'un organisme, mais aussi par sa fécondité, autrement dit par les chances qu'il a d'être "représenté" dans les générations futures. De même ce débat montre que Darwin se défiait d'une utilisation intempestive de raisonnements utilitaristes. L'interstérilité, sans doute, est-elle avantageuse à l'espèce, mais ceci ne donne pas pour autant prise à un processus de sélection naturelle.

Les propos très fermes tenus par Darwin dans la quatrième édition de *L'origine des espèces* n'ont pas manqué de susciter une réaction critique chez Wallace. Nous avons déjà indiqué que l'hypothèse soutenue par Wallace dans le célèbre essai de 1858 enveloppait une conception de la sélection comme opérant sur des groupes (cf *supra*, Chap. I, section I). On ne s'étonnera donc pas qu'une polémique courtoise mais irréductible se soit engagée entre les deux auteurs sur le problème de la stérilité des hybrides interspécifiques. Cette controverse a été bien analysée par M. Ruse. ^[57] En réponse à

l'affirmation que la sélection naturelle ne pouvait expliquer la stérilité, Wallace répondit qu'au contraire la chose était tout à fait concevable, pourvu que l'on comprenne que la stérilité hybride, bien qu'elle ne fût pas avantageuse aux individus qui viendraient à se croiser, pourrait fort bien favoriser les espèces en tant que telles, pour peu que l'on ait égard à la manière dont celles-ci exploitent l'espace écologique :

"Il me semble que, si une espèce s'est différenciée en deux formes, dont chacune est adaptée à une sphère d'existence spéciale, tout léger degré de stérilité serait un avantage positif, non pas aux *individus* qui seraient stériles, mais à *chaque forme*. Si vous envisagez l'hypothèse, supposez les deux espèces commençantes, A, B, comme étant divisées en deux groupes, dont l'un contiendrait les individus fertiles lorsqu'on les croise, et l'autre les individus légèrement stériles dans les mêmes conditions, vous verrez alors que le second groupe supplantera certainement le premier dans la lutte pour l'existence, si vous vous souvenez que vous avez vous-même montré que la progéniture d'un tel croisement serait *plus vigoureuse* que celle d'une race pure ; le groupe croisé devrait donc rapidement supplanter l'autre, mais, comme les organismes ne seraient pas aussi bien adaptés à quelque sphère spéciale d'existence que ceux de A et B, ils devraient à leur tour laisser place à A et B." [\[58\]](#)

Bien que la spéculation de Wallace soit loin d'être claire dans le détail, l'intention théorique peut se résumer ainsi : les hybrides, étant intermédiaires entre les deux formes parentales, ne seront adaptés ni à la niche écologique de l'une,

ni à celle de l'autre. Il est donc avantageux à deux formes récemment différenciées d'être protégées dans leur identité écologique par une restriction de la fécondité des hybrides. À quoi Darwin répondit inlassablement, que, si des croisements se font (ce qui est l'hypothèse de départ), on ne peut concevoir comment ce pourrait être un avantage pour les individus croisés que de produire une descendance stérile.

Nous ne rentrerons pas davantage dans le détail de la réflexion darwinienne sur la stérilité. Il nous suffit ici d'avoir montré qu'abordant de front la question de *l'origine des espèces* en tant que telles, Darwin n'a pas hésité à soutenir que, dans leur attribut le plus distinctif (l'interstérilité), elles ne sont pas le produit de la sélection naturelle. La sélection naturelle forme et modifie des variétés, qui, accidentellement, deviennent interstériles, et méritent alors pleinement d'être appelées "espèces". Mais elle ne construit pas des barrières d'interstérilité, car ceci reviendrait à dire qu'une espèce se formerait du fait du succès reproductif des individus moins fertiles. Il n'y a pas à proprement parler de "bien de l'espèce" dans l'ontologie naturaliste de Darwin. S'il arrive à celui-ci d'employer l'expression (en fait assez souvent), c'est toujours en un sens transitif : ce qui est bon pour les individus - entendons ce qui sert leur stratégie de propagation- concourt aussi à la prospérité de la race, et à celle de l'espèce.

4 - La sélection naturelle et les facultés morales de l'homme

Il y a au moins un contexte dans lequel Darwin a clairement envisagé que la sélection naturelle puisse, et doive agir, non au niveau de l'individu, mais à celui des groupes. C'est celui de l'évolution de l'homme. On sait, grâce à l'ensemble des manuscrits qui nous sont parvenus, que Darwin a très tôt pensé qu'il n'y avait aucune raison de ne pas appliquer le principe de sélection naturelle à la genèse de l'espèce humaine, et en particulier aux qualités intellectuelles et morales de celle-ci. ^[59] Toutefois, *l'Origine des espèces* laisse prudemment la question en suspens, et ce n'est que dans la *Descendance de l'homme* (1871) que le pas est franchi. Il est très significatif que ce soit dans ce contexte précis, et dans aucun autre, que Darwin ait clairement concédé que la sélection naturelle puisse agir pour l'avantage de la communauté et contre celui de l'individu. Toutefois, les précautions et les restrictions de Darwin sont telles qu'on peut légitimement se demander si l'hypothèse de sélection "tribale" envisagée dans la *Descendance de l'homme* ne vient pas conforter en définitive le concept individualiste de la sélection naturelle.

C'est dans un cas très précis que Darwin vient à élargir le principe de sélection naturelle à la préservation de ce qui est avantageux à la communauté comme telle : à savoir la genèse des "qualités sociales et morales". Parmi ces qualités, il en est certaines, comme la sympathie, la fidélité, l'obéissance, le courage, dont on ne voit pas comment elles auraient pu se développer graduellement en vertu de l'avantage individuel qu'elles pourraient conférer. De telles qualités s'exercent manifestement pour le "bien général", que Darwin propose d'interpréter, non à la manière des philosophes comme "le bonheur général de l'espèce", mais, en accord avec l'usage

courant qu'il fait du mot dans *L'origine des espèces*, comme "la prospérité de la communauté" :

"Le terme *bien général* peut se définir ainsi : le moyen qui permet d'élever, dans les conditions existantes, le plus grand nombre possible d'individus en pleine santé, en pleine vigueur, doués de facultés aussi parfaites que possible." ^[60]

Contre les philosophes utilitaristes, en particulier J. Stuart Mill qu'il attaque nommément, Darwin refuse de faire reposer la morale et la sociabilité sur "le vil principe de l'égoïsme". ^[61] Cette prise de position contre l'utilitarisme permet à Darwin de prendre ses distances par rapport à toute tentative de récupération psychologisante de la sélection naturelle.

Cet anti-utilitarisme de l'éthique darwinienne se reconnaît dans deux thèses : 1.- Les actions sociales et morales ne doivent pas être interprétées exclusivement en référence au plaisir et à la peine. Raisonner de la sorte, c'est admettre que les facultés morales n'ont aucune base héréditaire, et sont acquises au cours de la vie. ^[62] À cela Darwin oppose que, si la force de l'habitude sanctionnée (et non motivée) par le plaisir et la peine ont une importance considérable dans le comportement humain, on ne doit pas négliger l'existence d'instincts sociaux. Il demeure évasif quant à savoir si telle ou telle qualité morale est authentiquement un instinct ou une conséquence indirecte d'autres instincts et de l'expérience, ^[63] mais il récuse clairement l'idée que, du point de vue moral, chaque individu soit à la naissance comme une *tabula rasa*. (2) À la différence des philosophes utilitaristes qui conçoivent le "bien général" comme un élargissement plus ou moins universel et abstrait

de l'intérêt individuel, Darwin en limite le concept à la "communauté", et entend bien interpréter la genèse des facultés morales dans le langage de la sélection naturelle.

La descendance de l'homme se présente comme une vaste fresque décrivant les conditions qui ont présidé au développement du "sens moral" chez l'homme. La thèse fondamentale, clairement exprimée au début du troisième chapitre,^[64] réitérée au cinquième chapitre,^[65] et dans la conclusion générale de l'ouvrage,^[66] est que l'acquisition du sens moral repose fondamentalement sur deux conditions ; d'une part sur la possession préalable d'"instincts sociaux" efficaces ; d'autre part, sur un développement complet des facultés intellectuelles que nous connaissons en l'homme, en particulier le langage, l'aptitude à se représenter le passé à calculer le futur, et celle à régler l'action en fonction de systèmes symboliques.^[67] À ces deux conditions fondamentales, Darwin en ajoute une troisième, qui fortifie chez l'individu les produits de l'action conjuguée des deux autres : l'habitude.

Telle est la thèse, parfaitement claire, et au demeurant banale. Elle ne consiste pas à réduire le sens moral aux instincts sociaux, mais exige qu'il se construise sur leur base. Elle ne consiste pas non plus à dériver les principes moraux des facultés de représentation, d'abstraction et de communication, mais elle ne peut s'en passer. Enfin, elle ne réduit pas le comportement moral au renforcement des "habitudes", mais elle l'invoque en sus des instincts. Dans le détail, il apparaît bien vite que Darwin éprouve un certain embarras à déterminer si tel ou tel comportement moral doit être

interprété préférentiellement selon l'une ou l'autre de ces diverses grilles. Les catégories ont tendance à se fondre les unes dans les autres, et il est parfois bien hasardeux de vouloir distinguer :

“Il est impossible, dans beaucoup de cas, de déterminer si certains instincts sociaux sont la conséquence de l'action de la sélection naturelle ou s'ils sont le résultat indirect d'autres instincts et d'autres facultés, telles que la sympathie, la raison, l'expérience et la tendance à l'imitation ; ou bien encore, s'ils sont simplement le résultat de l'habitude longuement continuée.” ^[68]

L'anthropologie de Darwin est une spéculation souple qui donne raison à tous : instinct, raison, tradition y cumulent leurs effets.

Ce cadre général étant posé, comment la sélection naturelle y intervient-elle ? En particulier, Darwin fait-il appel à une sélection de groupe pour expliquer la genèse de l'une des composantes du “sens moral” ? Considérons d'abord les facultés intellectuelles. Sur ce point la doctrine est claire : elles se sont formées et améliorées sous la pression d'une sélection classique, c'est-à-dire strictement individuelle :

“Ces facultés sont variables ; en outre, nous avons toute raison de croire que les variations sont héréditaires. En conséquence (...), la sélection naturelle a dû les développer et les perfectionner (...). Il est facile de comprendre que, dans l'état primitif de la société, les individus les plus sagaces, ceux qui employaient les meilleures armes ou inventaient les meilleurs pièges, ceux qui, en un mot,

savaient le mieux se défendre, devaient laisser la plus nombreuse descendance. Les tribus renfermant la plus grande quantité d'hommes ainsi doués devaient augmenter rapidement en nombre et supplanter d'autres tribus (...). Il est donc très probable que la sélection naturelle a graduellement perfectionné les facultés intellectuelles de l'homme." ^[69]

Darwin n'a donc pas d'états d'âme quant à l'application du concept orthodoxe de sélection naturelle aux facultés intellectuelles. En témoigne bien au passage la souveraine indifférence qu'il marque à l'encontre de l'argument développé par Galton dans *Le génie héréditaire* (1869), selon lequel les individus les plus intelligents ont tendance à ne pas se marier, et à ne pas laisser d'enfants. Réponse de Darwin à son cousin : - si les génies sont peu prolifiques, les autres membres de la famille ne se reproduisent pas moins, et transmettent les qualités héréditaires de leur parent exceptionnel. Et il ajoute froidement : "Les éleveurs ont constaté qu'en se servant, comme reproducteurs, des membres de la famille d'un animal qui, abattu, était supérieur comme animal de boucherie, les produits obtenus présentent les caractères désirés." ^[70]

Qu'en est-il de l'autre composante du sens moral, c'est-à-dire de ces "instincts sociaux" qui sont le préalable nécessaire, mais non suffisant à toute moralité ? Les instincts auxquels Darwin pense ne sont rien d'autre que des dispositions héréditaires poussant certains animaux à vivre en société. ^[71] Il en reconnaît deux, sur la base desquels se construisent toutes les autres dispositions sociables, qu'elles soient elles-mêmes

instinctives, ou acquises. Il y a d'abord l'affection des parents pour les enfants, et celle des enfants pour les parents. Dans toutes les espèces sociables, les individus qui prennent plaisir dès le jeune âge à être réunis sont mieux à même d'échapper à divers dangers. L'on peut donc s'attendre à ce que la sélection naturelle, opérant en l'occurrence de manière strictement individuelle, renforce les affections de parenté.^[72] L'autre instinct social fondamental est la "sympathie", qui pousse les individus de la même communauté à s'entr'aider. On s'attendrait ici à ce que la sélection de groupe intervienne pour expliquer la genèse de ces instincts. Or ce n'est pas le cas. Darwin invoque une sorte d'altruisme réciproque, où l'avantage de la communauté se confond avec l'avantage individuel :

"Quelle que soit la complexité des causes qui ont engendré ce sentiment, comme il est d'une utilité absolue à tous les animaux qui s'aident et se défendent mutuellement, la sélection naturelle a dû le développer beaucoup ; en effet, les associations contenant le plus grand nombre de membres éprouvant de la sympathie, ont dû réussir et élever un plus grand nombre de descendants."^[73]

Bref, qu'il s'agisse des sentiments liés à la parenté, ou de la sympathie qui solidarise la communauté, Darwin se passe du concept de sélection de groupe, car il admet que la prospérité individuelle et la prospérité de la communauté coïncident. Nulle part dans la *Descendance de l'homme*, pas plus que dans *L'origine des espèces*, il n'est envisagé à titre d'hypothèse générale que les instincts sociaux devraient leur développement à une sélection naturelle opérant à l'avantage

des groupes, *et* contre celui des individus.

Tout ceci nous mène à un constat remarquable. C'est très exactement lorsqu'il conclut l'ensemble de son analyse du "sens moral", qu'il appelle encore "la conscience", que Darwin expose, une fois et une seule dans son œuvre, une conception de la "sélection naturelle" comme agissant par et pour la prospérité du groupe, et à l'encontre de l'avantage individuel.

L'argument est construit dans le contexte d'une réflexion sur la genèse des "qualités morales" que Darwin estime être les plus distinctives de l'homme ; courage, esprit de sacrifice, fidélité. L'origine de ces qualités est d'abord présentée comme une énigme pour le naturaliste ; le raisonnement est de même nature que celui sur la stérilité des hybrides :

"On peut se demander comment un grand nombre d'individus, dans le sein d'une même tribu, ont d'abord acquis ces qualités sociales et morales (...) Il est fort douteux que les descendants des parents les plus sympathiques, les plus bienveillants et les plus fidèles à leurs compagnons, aient surpassé en nombre ceux des membres égoïstes et perfides de la même tribu. L'individu prêt à sacrifier sa vie plutôt que de trahir les siens, comme maint sauvage en a donné l'exemple, ne laisse souvent pas d'enfants pour hériter de sa noble nature. Les hommes les plus braves, les plus ardents à s'exposer aux premiers rangs de la mêlée, et qui risquent volontairement leur vie pour leurs semblables, doivent même en moyenne, succomber en plus grande quantité que les autres. Il semble donc presque impossible (...) que la sélection naturelle, c'est-à-dire la persistance des plus aptes, puisse

augmenter le nombre des hommes doués de ces vertus, ou le degré de leur perfection." [74]

Le paradoxe suggéré a une structure très simple : - les vertus de sacrifice et de fidélité confèrent un avantage considérable aux sociétés dans la compétition avec leurs rivales ; mais ces mêmes vertus réduisent la probabilité de survie et de reproduction de ceux qui les ont en partage. Par conséquent on ne peut expliquer leur développement *à l'intérieur* d'une société par sélection naturelle. La compétition inter-individuelle devrait donc logiquement inhiber le développement de ces qualités. La seule solution possible à un tel paradoxe serait évidemment d'admettre un processus de sélection naturelle agissant *par et pour* la prospérité des groupes, et capable de faire progresser des caractères qui ne soient pas individuellement avantageux. C'est très exactement ce que propose Darwin deux pages plus loin :

"Sans doute, un degré très élevé de moralité ne procure à chaque individu et à ses descendants que peu ou point d'avantage sur les autres membres de la même tribu, mais il n'en est pas moins vrai que le progrès du niveau moyen de la moralité et l'augmentation du nombre des individus bien doués sous ce rapport procurent certainement à une tribu un avantage immense sur une autre tribu. Si une tribu renferme à un haut degré l'esprit de patriotisme, d'obéissance, de courage et de sympathie, qui sont toujours prêts, par conséquent, à s'entr'aider et à se sacrifier au bien commun, elle doit évidemment l'emporter sur la plupart des autres tribus ; or c'est là ce qui constitue la sélection naturelle. Or comme la morale est un des

éléments de leur succès, le nombre des hommes chez lesquels son niveau s'élève tend partout à augmenter." ^[75]

Ce retournement est unique dans l'œuvre de Darwin. Sa structure philosophique est extrêmement intéressante. En apparence, Darwin se rallie à tous ceux qui, au dix-neuvième siècle, ont soutenu que l'issue de la compétition impitoyable entre les peuples dépendait de leurs qualités morales intrinsèques. Wallace est sans doute l'un de ceux qui a été le plus loin dans cette voie, en 1863, devant la société anthropologique de Londres, il avait affirmé que la sélection naturelle avait cessé d'agir sur le physique de l'homme, et n'agissait plus que sur ses qualités morales, qui seules continuaient à évoluer, et jouaient de ce fait un rôle crucial dans la lutte entre les races humaines. ^[76] Dans cette vision de l'évolution humaine, les qualités morales sont tirées vers une interprétation franchement naturaliste. Or curieusement, c'est - nous semble-t-il - une attitude exactement opposée que l'on voit à l'œuvre dans le texte de *La descendance de l'homme* que nous venons de citer. Dans ce texte en effet, il n'est pas question des "instincts sociaux" en général, mais bel et bien de "la morale". Et l'on ne peut invoquer ici quelque laxisme dans le vocabulaire. En effet, le passage que nous avons cité fait immédiatement suite à une phrase qui a valeur de conclusion générale sur "le sens moral" :

"Notre sens moral, ou notre conscience, se compose d'un sentiment essentiellement complexe, basé sur les instincts sociaux, encouragé et dirigé par l'approbation de nos semblables, réglé par la raison, par l'intérêt, et dans des temps plus récents, par de profonds sentiments religieux,

renforcés par l'instruction et l'habitude." ^[77]

Qui ne reconnaîtrait dans ce vocabulaire un tableau de la "culture", ou, comme on préférerait dire au dix-neuvième siècle, de la "civilisation" ? Or c'est dans ce contexte précis que Darwin en vient à concéder, sans équivoque, qu'une sélection naturelle opérant sur les groupes, et non sur les individus, est concevable. Il faut bien y insister : l'unique fois où Darwin a clairement admis cette hypothèse est celle où il a tenté d'expliquer la genèse de ce qu'il estimait être l'attribut le plus distinctif de l'homme. ^[78] C'est donc bien lorsqu'il franchit le pas qui le conduit à théoriser la différence anthropologique que Darwin abandonne sa représentation individualiste de la sélection naturelle.

On ne manquera pas de faire remarquer que, malgré tout, le naturaliste pour une fois philosophe fait tout pour brouiller les cartes : il est tentant de lire la *Descendance de l'homme* comme une ascension sans hiatus vers l'humanité, intégralement dominée par le principe de sélection naturelle. Et c'est bien le cas : la sélection naturelle explique de part en part. Mais à réussir l'entreprise, le principe s'y disloque. Pour les beaux yeux de "la morale", Darwin consent à abandonner sa vision irréductiblement individualiste de la sélection naturelle.

Il faut de là conclure que la spéculation de la *Descendance de l'homme*, loin d'invalidier le concept individualiste de la sélection naturelle, le confirme au prix d'un retournement philosophique. Devenu enfin philosophe dans la *Descendance de l'homme*, Darwin partage le royaume de la "sélection naturelle" en deux contrées : du côté de la Nature "brute", si l'on peut dire, la sélection n'agit que par et pour le bien des

individus ; du côté de l'homme civilisé, elle agit par delà les individus, et pour une utilité qui ne se définit pas en seule référence aux individus.

Ce clivage ultime du concept de sélection naturelle nous confirme dans la thèse que nous n'avons cessé de soutenir depuis le début de notre enquête sur Darwin. Nous avons insisté en effet sur l'idée que le concept de sélection tel que le construit Darwin le conduit à faire de "l'hérédité" le nouveau concept crucial de la théorie biologique. Avec Darwin, "l'hérédité" émerge en vérité comme le nouveau philosophème de l'identité biologique (l'identité, d'un point de vue biologique). C'est parce que le matériau de la sélection naturelle est la variation héréditaire que Darwin la conçoit comme un processus causal agissant au niveau des organismes individuels. Dans le cas de l'homme, "l'hérédité", que l'époque commence à identifier à la "nature", cède le pas devant une autre forme de permanence : l'instruction, la tradition, la civilisation, de quelque nom qu'on veuille l'appeler. Dans ce contexte, la sélection naturelle, si elle opère encore, se passe de l'hérédité. Cet écart de Darwin, lorsqu'il franchit le seuil de la maison anthropologique, a valeur de confirmation rétrospective : en tant que processus authentiquement "naturel", la sélection n'agit que par la préservation de variations héréditaires avantageuses aux individus.

Nous pouvons maintenant conclure notre analyse des implications ontologiques du concept natif de sélection naturelle. Dans sa vaste opération de dissolution des philosophèmes typologiques, Darwin met en place une

théorisation de l'historicité des formes qui exige trois sortes d'entités hiérarchisées : les "variations", les "individus", et les "variétés" (ou races). Le génie propre de Darwin est d'avoir arraché ce vocabulaire à sa propre pesanteur sémantique, et de l'avoir contraint à dire autre chose que ce qu'il semblait exprimer : une "variation" n'est pas une "variété". Certes, il arrive au naturaliste de se conformer à l'usage reçu et d'utiliser les deux mots comme s'ils signifiaient la même chose. Ainsi lit-on, dans *La Variation*, à quelques lignes d'intervalle, que la sélection naturelle est "la préservation (...) des variétés qui présentent un avantage quelconque", ^[79] et qu'elle est "la préservation des variations avantageuses à l'individu" ^[80] Mais il n'en est pas moins vrai que Darwin subvertit cet usage reçu, et en impose un autre, organiquement lié à la formule selon laquelle la sélection naturelle modifie des variétés en y accumulant des variations avantageuses aux individus. C'est entre ces trois entités que se déploie l'hérédité, qui ne doit être définie ni comme le type de la variété (ou a fortiori de l'espèce), ni comme l'essence transmissible d'un individu. Et c'est aussi sur ces trois entités qu'est défini le processus général de la sélection.

Dans la pensée évolutionniste moderne, le concept ainsi défini de est demeuré sous l'appellation conventionnelle de *sélection darwinienne*, expression qui s'entend en opposition avec d'autres formes naturelles concevables de sélection, telles que la sélection de groupe ou la sélection d'espèce. Au terme des deux premiers chapitres de ce livre, nous pensons avoir assez caractérisé les implications de ce concept, et le contexte théorique dans lequel il s'est construit. Il convient maintenant d'analyser la crise qu'il a très rapidement ouverte. L'historien

des sciences est ici devant une situation épistémologique intéressante. Selon une conception largement répandue de l'histoire rationnelle de la science,^[81] les grandes théories scientifiques font leur chemin non parce qu'elles seraient initialement "vraies", mais parce qu'elles reposent sur un programme de recherche fécond. Imre Lakatos a soutenu à cet égard qu'il est essentiel à un programme de comporter une "heuristique négative", c'est-à-dire une ceinture d'hypothèses auxiliaires révisables ayant pour fonction de protéger le noyau dur de la théorie contre les tentatives de réfutation. Les propositions centrales de la théorie ont ainsi le temps de prendre forme cohérente, et d'étendre peu à peu leur champ d'application, sans être menacées par toutes sortes de réfutations locales. Or il nous semble que la théorie darwinienne de la sélection naturelle a connu un sort exactement inverse. La *théorie* proprement dite a d'emblée eu un champ d'application immense, en fait l'ensemble de l'histoire naturelle ; c'est cet aspect qui a assuré son immense retentissement chez les naturalistes, et aussi dans la culture générale de l'époque. Au contraire l'*hypothèse* centrale, dans la forme très contraignante que lui avait donnée Darwin, s'est trouvée très vite exposée à des difficultés internes assez redoutables pour entrer en crise à peine était-elle née ; en liant rigidement l'hypothèse de sélection à l'hérédité, Darwin a sans doute ouvert à long terme un programme de recherche fécond ; mais pour le demi-siècle qui l'a suivi, il l'a exposée à la menace permanente d'une réfutation. L'efficacité du processus conçu par Darwin n'était pas en effet garantie pour toutes les hypothèses concevables sur l'hérédité. Pire : - la sélection darwinienne était peut-être incompatible avec la représentation que Darwin avait lui-même de la variation

héréditaire.

La conviction de Darwin était que dans sa conception héréditariste de la sélection, il n'y a pas place pour une quelconque réversion à un type. Or il se trompait. L'objection majeure à l'hypothèse de la sélection naturelle est venue d'un lecteur qui avait parfaitement compris les implications du concept individualiste de sélection, le rôle crucial qu'y joue le principe d'hérédité, mais aussi l'ambiguïté foncière du nouveau concept de variation imposé dans ce cadre. Le chapitre 3 est consacré à cette objection, formulée en 1867, et qui a constitué le premier indice de la crise de l'hypothèse darwinienne de sélection.

Notes du chapitre II

[1] ↑ H. SPENCER, *Principes de biologie* (1864), I, § 165. Cité dans la tr.fr. de M.E. CAZELLES (1910).

[2] ↑ Cf *supra* n. 12 de notre Chap. 1. Pour une étude d'ensemble sur cette question, voir J. GAYON, "*Sélection naturelle ou Survie des plus aptes : Éléments pour une histoire du concept de fitness dans la théorie évolutionniste*" (1992).

[3] ↑ C'est dans les *Premiers principes* (1862), à une époque où il n'avait pas encore proposé la formule de "survivance des plus aptes", que Spencer introduit le principe du "triage", qu'il appelle aussi "principe de ségrégation". Ce principe intervient comme un moment clef dans la spéculation du métaphysicien sur la grande "loi d'évolution". Cette loi, rappelons-le, consiste dans le postulat "abstrait" qu'en toute réalité, il y a un passage nécessaire et progressif de l'indéfini au défini, ou, comme aime à le dire Spencer, de "l'homogène" à "l'hétérogène". Or il importe que la loi d'hétérogénéisation soit une loi d'ordre, autrement dit que la genèse de la complexité ne se réduise pas à l'avènement d'une "vague hétérogénéité chaotique" (*Premiers Principes*, § 163). Il faut donc produire une "cause" qui garantisse que la "différenciation locale" soit aussi une "intégration locale". Cette cause, c'est précisément le "triage", dont toute la nature est de "réunir graduellement des unités pareilles en un groupe nettement séparé des groupes voisins, dont chacun est formé

d'unités d'une autre espèce" (*Ibid.*). Le principe est d'une absolue généralité : les corps célestes, les atomes, les êtres vivants, les éléments divers de "l'évolution mentale" (psychogenèse) ou "sociale", l'histoire des arts et des sciences, sont a priori réglés dans leur devenir par le principe de "trialoge" ou ségrégation, qui ne demande rien d'autre que des ensembles d'"unités" quelconques, soumises à un champ de "forces" quelconques. L'extrait ci-dessous résume assez bien l'esprit de cette spéculation :

"Si parmi les unités mélangées qui forment un agrégat quelconque, celles qui sont de la même sorte reçoivent les mêmes mouvements d'une force uniforme, tandis que les unités d'une autre sorte reçoivent de cette force uniforme des mouvements plus ou moins dissemblables de ceux qu'elle donne aux unités de la première sorte, les deux sortes d'unités doivent se séparer et s'intégrer. Si les unités sont semblables et les forces dissemblables, il se produit nécessairement une division entre les unités différemment affectées. Ainsi donc apparaît inévitablement le groupement de démarcation que nous voyons partout. En vertu de cette ségrégation qui devient toujours plus décidée tant qu'il lui reste une possibilité de le devenir, le changement de l'uniformité en multiformité est accompagné d'un changement du caractère indistinct des rapports des parties en un caractère distinct de ces rapports. De même que nous avons vu que la transformation de l'homogène en hétérogène peut être conclue de cette vérité dernière qui est au-dessus de la preuve, nous voyons ici que, de cette même vérité, on peut conclure la transformation d'une homogénéité indéfinie en une hétérogénéité définie."

(H. SPENCER, *Premiers Principes*, § 169, trad. fr., 1902, pp. 418-419)

[4] ↑ Cf *supra* Chap. 1, section I, par exemple n. 15.

[5] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 81 ; trad. fr., p. 86.

[6] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 194 ; trad. fr., p. 213.

[7] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. II, p. 6 ; trad. fr. (1868), Vol. II, pp. 6-7.

[8] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 320 ; trad. fr., p. 396.

[9] ↑ Voir par exemple *On the Origin of Species* (1896), p. 201 ; trad. fr., p. 221.

[10] ↑ *Ibid.* (1859), p. 84 ; trad. fr., p. 90. La traduction de Barbier manque totalement la nuance : "par et pour le bien de chaque être vivant" devient : "en vue de l'avantage de chaque être vivant".

[11] ↑ *Ibid.* (1859), p. 170, trad. fr., p. 180.

[12] ↑ *Ibid.* (1859), pp. 202-203 ; trad. fr., pp. 222-223.

[13] ↑ C. DARWIN, *Descendance de l'homme* (1871), trad. fr., I, p. 143.

- [14] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), ch. 8 (ch. 9 dans les dernières éditions : *L'hybridation*).
- [15] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 45 ; trad. fr., p. 47.
- [16] ↑ *Ibid.* (1859), p. 44 ; trad. fr., pp. 45-46.
- [17] ↑ *Ibid.* (1859), p. 12 ; trad. fr., p. 13.
- [18] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. II, p. 40 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 69.
- [19] ↑ Cf *infra* chap. 3.
- [20] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 81 ; trad. fr., p. 86.
- [21] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 95 ; trad. fr., p. 103.
- [22] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 5è éd. (1869), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 166.
- [23] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 194 ; trad. fr., p. 213.
- [24] ↑ *Ibid.* (1859), pp. 44-45 ; trad. fr., pp. 45-46.
- [25] ↑ *Ibid.* (1859), p. 91.
- [26] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 91.
- [27] ↑ H. SPENCER, "The Inadequacy of Natural Selection" (1893), pp. 160-161.
- [28] ↑ Quoique dans la perspective de la théorie évolutionniste moderne, cette distinction a été particulièrement bien analysée par E. SOBER (*The Nature of Selection*, 1984)
- [29] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 83 ; trad. fr., p. 89.
- [30] ↑ *Ibid.* (1859), p. 84 ; trad. fr., p. 90. Voir aussi (1859), p. 201 ; trad. fr., p. 221.
- [31] ↑ "[La sélection naturelle consiste en une] accumulation d'innombrables variations légères, chacune bonne pour leur possesseur individuel." (*Ibid.*, 1859, p. 459 ; trad. fr., p. 542).
- [32] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 87 ; trad. fr., pp. 92-93. Le texte dit exactement ceci : "Chez les animaux sociaux, elle [la sélection naturelle] adaptera la structure de chaque individu [individual] pour le bénéfice de la communauté". Voir aussi pp. 202-203 ; trad. fr., pp. 222-223.
- [33] ↑ *Ibid.* (1859), p. 87 ; trad. fr., p. 93. Voir aussi : (1859), p. 200 ; trad. fr., p. 220.
- [34] ↑ Voir par exemple E. SOBER dans : *The Nature of Selection* (1984), pp. 189-193.

[35] ↑ Ce lien entre démographie et économétrie n'a jamais cessé de s'approfondir au-delà de Darwin. Voir sur ce sujet S. KINGSLAND, *Modeling Nature* (1985), et GAYON, *loc cit.* n. 2.

[36] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 242 ; trad. fr., p. 313.

[37] ↑ R.C. STAUFFER ed., *Charles Darwin's Natural Selection... 1856-58*, (1975), pp. 364-374 ; voir aussi p. 510. Le titre exact du chapitre est : "chapitre VIII : Difficultés de la théorie de la sélection naturelle, en relation avec les passages de forme à forme".

[38] ↑ *Ibid.*, p. 373.

[39] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), pp. 235-242 ; trad. fr., pp. 306-313.

[40] ↑ *Ibid.* (1859), p. 236 ; trad. fr., p. 307.

[41] ↑ *Charles Darwin's Natural Selection.... 1856-58* (R.C. STAUFFER ed., 1975), pp. 365-366.

[42] ↑ R.C. STAUFFER ed., *Charles Darwin's Natural Selection... 1856-58*, (1975), pp. 365-366. Cette hypothèse, purement spéculative chez Darwin, est celle qui a finalement prévalu dans l'explication de la détermination des larves d'insectes sociaux dans la voie de telle ou telle caste. Ainsi chez les abeilles, c'est l'administration de la "gelée royale" qui détermine une larve à devenir une femelle fertile. Darwin connaissait ce fait (Cf *Ibid.*, p. 367).

[43] ↑ *Ibid.*, p. 366.

[44] ↑ *Charles Darwin's Natural Selection... 1856-58* (R.C. STAUFFER ed., 1975), p. 368.

[45] ↑ "Nul exercice, nulle habitude, nulle volition, à quelque degré que ce soit, ne pourrait, dans les membres totalement stériles d'une communauté, avoir affecté la structure ou les instincts des membres fertiles, qui seuls laissent des descendants. Je suis surpris que personne n'ait argué du cas des insectes neutres contre la doctrine bien connue de Lamarck." (*On the Origin of Species*, 1859, p. 242 ; trad. fr., p. 313).

[46] ↑ *Ibid.* (1859), p. 237 ; trad. fr., p. 309.

[47] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 6^e éd. (1872), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 417 ; trad. fr., p. 310.

[48] ↑ *Ibid.*

[49] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 239 ; trad. fr., p. 310.

[50] ↑ R.C. STAUFFER ed., *Charles Darwin's Natural Selection... 1856-58*, (1975), pp. 373-374.

[51] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 5^e éd. (1869), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 471.

[52] ↑ R.C. STAUFFER ed., *Charles Darwin's Natural Selection... 1856-58*, (1975), pp. 418-419.

[53] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859, p. 245.

[54] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 4^e éd. (1872), éd. critique par M. PECKHAM (1959), pp. 443-444 ; trad. fr., pp. 331-332.

[55] ↑ *Ibid.* (4^e éd., 1866), M. PECKHAM ed., p. 444 ; trad. fr., p. 332.

[56] ↑ *Ibid.* (5^e éd., 1869) M. PECKHAM ed., p. 445 ; trad. fr., p. 332.). L'ensemble de la réflexion que nous venons d'analyser est reprise dans les mêmes termes dans la *Variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication* (1868), au ch. 19.

[57] ↑ M. RUSE, "Charles Darwin and Group Selection" (1980).

[58] ↑ Lettre de Wallace à Darwin, Février 1868, reproduite dans J. MARCHANT, *Alfred Russel Wallace Letters and Reminiscences* (1916), p. 160.

[59] ↑ Voir H.E. GRUBER, *Darwin on Man* (1974) ; *Metaphysics, Materialism and the Evolution of Mind : Early Writings of Charles Darwin* (P.H. BARRETT ed., 1974) ; R.C. STAUFFER ed., *Charles Darwin's Natural Selection... 1856-58*, (1975).

[60] ↑ C. DARWIN, *Descendance de l'homme* (1871), trad. fr. (1981), p. 130.

[61] ↑ *Ibid.*, pp. 129-135.

[62] ↑ "Les sentiments sociaux sont instinctifs ou innés chez les animaux inférieurs ; pourquoi donc ne le seraient-ils pas chez l'homme ? M. Bain (*The Emotions and the Will*, 1, 1865, p. 461) et d'autres croient que chaque individu acquiert le sens moral au cours de sa vie. Ceci est au moins fort improbable étant donné la théorie générale de l'évolution. Il me semble que M. Hill a commis une erreur fâcheuse en n'admettant pas la transmission héréditaire des qualités mentales." (*Descendance de l'homme*, 1871, trad. fr. 1981, p. 104. Voir aussi p. 129).

[63] ↑ "Il est impossible, dans beaucoup de cas, de déterminer si certains instincts sociaux sont la conséquence de l'action de la sélection naturelle ou s'ils sont le résultat indirect d'autres instincts et d'autres facultés, telles que la sympathie, la raison, l'expérience et la tendance à l'imitation ; ou bien s'ils sont le résultat de l'habitude longuement continuée." (*Ibid.*, p. 114).

[64] ↑ C. DARWIN, *Descendance de l'homme* (1871) ; trad. fr. (1981), pp. 142-144.

[65] ↑ *Ibid.*, pp. 142-144.

[66] ↑ *Ibid.*, p. 668.

[67] ↑ “Un animal quelconque, doué d’instincts sociaux prononcés, en comprenant bien entendu, au nombre de ces instincts, l’affection des parents pour leurs enfants et celle des enfants pour leurs parents, acquerrait inévitablement un sens moral ou une conscience, aussitôt que ses facultés intellectuelles se seraient développées aussi complètement ou presque aussi complètement qu’elles le sont chez l’homme.” (*Descendance de l’homme* (1871), trad. fr. (1981), p. 104).

[68] ↑ *Ibid.*, p. 114.

[69] ↑ *Ibid.*, pp. 138-139.

[70] ↑ *Ibid.*, pp. 140-141.

[71] ↑ *Ibid.*, pp. 104,106-117,138.

[72] ↑ *Ibid.*, p. 112.

[73] ↑ *Ibid.*, p. 114.

[74] ↑ *Ibid.*, p. 141.

[75] ↑ C. DARWIN, *Descendance de l’homme* (1871) ; trad. fr. (1981), p. 143.

[76] ↑ A.R. WALLACE, “The Origin of Human Races...” (1864).

[77] ↑ C. DARWIN, *Descendance de l’homme* (1871) ; trad. fr. (1981), p. 143.

[78] ↑ “Je partage entièrement l’opinion des savants qui affirment que, de toutes les différences existant entre l’homme et les animaux, c’est le sens moral ou la conscience, qui est de beaucoup la plus importante... C’est le plus noble attribut de l’homme.” (*Ibid.*, p. 103).

[79] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. I, p. 6 ; trad. fr. (1868), pp. 6-7.

[80] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. I, p. 7 ; trad. fr. (1868), Vol. I, p. 8.

[81] ↑ I. LAKATOS, “Falsification and the Methodology of Scientific Research Programmes” (1970) ; “History of Science and its Rational Reconstructions” (1971).

Chapitre III. Les objections de Fleeming Jenkin et le dilemme darwinien

Il est peu de critiques précoces de la théorie de la sélection naturelle qui aient autant attiré l'attention que celles développées par Fleeming Jenkin en 1867, dans un compte rendu de *L'origine des espèces*.^[1] Dans les dernières éditions de l'œuvre (1869, 1872), au chapitre sur la sélection naturelle, Darwin mentionne l'une des objections de l'ingénieur, et fait une référence explicite et datée^[2] à "l'article compétent et remarquable" publié par la *North British Review*.^[3] Dans une lettre à Hooker de 1869, il déclare plus directement : "Fleeming Jenkin m'a beaucoup embarrassé, mais [son article] m'a été d'une utilité réelle plus grande que tout autre compte rendu"^[4]. Plus suggestivement encore, Francis Darwin déclare, dans la biographie de son père : "Il est tout à fait remarquable, me semble-t-il, que mon père ait estimé que les critiques les plus valables qui aient jamais été adressées à ses conceptions soient venues, non d'un naturaliste reconnu, mais d'un professeur ingénieur".^[5]

Quoique familières aux historiens du darwinisme, les objections de Jenkin ont suscité les interprétations les plus contradictoires. Certains, comme L. Eiseley, ont soutenu que Darwin avait tellement été impressionné par les observations de l'ingénieur, qu'il renonça quasiment à la sélection naturelle

en construisant un an plus tard son hypothèse de la pangenèse dans *La Variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*. En exposant cette hypothèse - dit Eiseley - Darwin s'est ouvertement converti en effet à une forme de lamarckisme.^[6] À l'opposé, P.J. Vorzimmer a soutenu que l'article de Jenkin n'a pas affecté en profondeur la pensée de Darwin.^[7]

Ces deux attitudes sont en fait excessives. On ne peut pas dire que Darwin ait adopté la vieille idée de pangenèse en réponse à Jenkin : outre qu'il existe un manuscrit sur la pangenèse daté de 1865,^[8] il y a de nombreux indices attestant que Darwin a toujours eu en tête une idée de ce genre pour rendre compte de l'origine de la variation. Mais il est tout aussi exagéré de suggérer qu'il n'aurait guère été affecté par l'objection qu'il jugeait la plus remarquable. Cependant le problème est délicat de repérer si la théorie de la sélection naturelle en a été affectée de manière décisive. Il nous semble raisonnable de penser, avec P.J. Bowler, que Darwin, sans abandonner, ni même remodeler de fond en comble la théorie de la sélection naturelle, a conçu la nécessité de la décrire d'une autre manière.^[9]

En contraste avec les approches classiques de l'affaire Jenkin, il nous a semblé qu'il était plus important de comprendre les objections du polémiste que de spéculer sur les réactions de Darwin. Quels qu'aient été les motifs (manifestement très passéistes) de Jenkin, les raisons qu'il a produites contre l'hypothèse de sélection naturelle étaient d'une vigueur et d'une rigueur suffisantes pour ouvrir une seconde phase dans le développement de la rationalité darwinienne, une phase

dans laquelle la personnalité de Darwin s'estompe. Les critiques de Jenkin, pour le dire en un mot, allaient droit au point aveugle de la théorie de la sélection : elles mettaient l'accent sur sa dépendance à l'égard des diverses théories possibles de la variabilité et de l'hérédité, et sur ses implications quantitatives. Ce qui faisait la force des arguments de Jenkin, c'était de montrer comment, sous certaines hypothèses quant à la nature de la variation, et à condition de raisonner quantitativement, la réversion au type moyen était une nécessité. Or ces hypothèses étaient précisément celles de Darwin.

Nous exposerons d'abord soigneusement celles des objections de Jenkin qui ont tant marqué Darwin. Nous examinerons ensuite l'incidence plausible qu'elles ont eue sur sa conception de la sélection naturelle, et les perspectives ainsi ouvertes pour une théorisation post-darwinienne de la sélection dans son rapport à l'hérédité.

I - Les objections de Jenkin

La lecture de l'article de Jenkin ne laisse aucun doute sur les intentions de l'auteur, et sur la manière dont il conçoit la question de *L'origine des espèces*. Jenkin est convaincu que les espèces sont des "types" et que leur variation est strictement contenue dans des limites infranchissables. Aussi bien conteste-t-il à la fois que la sélection naturelle (dont il ne nie ni la possibilité, ni même la réalité) puisse modifier les espèces, et

que la classification puisse s'interpréter de manière généalogique. -Il n'y a pas de descendance commune ; -les espèces ne sont pas modifiées au delà de ce que permet leur "sphère de de variation" ; -par conséquent la sélection, naturelle ou artificielle, bien qu'elle puisse déplacer les populations à l'intérieur de leur "sphère", ne peut véritablement les former et les modifier. La sélection est donc "inefficace" à accomplir les œuvres que Darwin lui attribue.

Ernst Mayr s'est étonné de ce que le texte de Jenkin ait pu impressionner Darwin et tant de ses contemporains. "Jenkin, dit-il, n'est qu'un exemple parmi tant d'autres, d'une pensée *essentialiste*". ^[10] On y reconnaît en effet le genre de prévention que Lyell, le maître à penser de Darwin, pouvait avoir à l'encontre de la "conversion" des espèces, lorsqu'il déclarait : "Il y a des limites fixées au-delà desquelles les descendants de parents communs ne peuvent jamais s'écarter d'un certain type (...) Il est vain de discuter de la possibilité abstraite de la conversion d'une espèce en une autre, quand il y a des causes connues, tellement plus actives, qui doivent toujours intervenir pour prévenir l'accomplissement de telles conversions.". ^[11] E. Mayr énumère en outre toute une série d'indices montrant que Jenkin n'était pas un "naturaliste compétent", et qu'à la limite, il ne comprenait tout simplement pas ce que disait Darwin. Les objections de Jenkin sont dès lors comptées pour des préventions caractéristiques d'une représentation physicaliste de la science, et inattentive à la spécificité et à la complexité de l'objet biologique.

E. Mayr a sans doute raison quant aux intentions de Jenkin. Il a peut-être aussi raison sur sa culture de naturaliste. Toutefois il

manque l'essentiel, à savoir que Jenkin, en dépit de ses préventions Existes (banales), adresse à Darwin les objections méthodologiques les plus redoutables qui soient. Ces objections consistent en effet à pointer les conséquences empiriques prédictibles de la théorie darwinienne, en prenant à la lettre les suppositions sur lesquelles s'appuie Darwin.

Dans son compte rendu critique de *L'origine des espèces*, Jenkin développe trois critiques majeures : 1°) il conteste que les espèces puissent varier indéfiniment dans une direction donnée. Cette objection prend appui sur les données de l'élevage animal et de la sélection artificielle ; 2°) il montre que, dans l'hypothèse (darwinienne) d'une hérédité par mélange (*blending inheritance*), la sélection naturelle ne peut vraisemblablement pas modifier le "type moyen de l'espèce" ; 3°) prenant acte des durées immenses que Darwin requiert pour que la sélection naturelle ait produit la diversité des formes vivantes, il objecte qu'elles sont incompatibles avec les estimations des physiciens sur l'antiquité de la terre.

Nous ne nous appesantirons point sur la troisième objection, en fait inspirée de deux textes publiés par le physicien W. Thomson (mieux connu sous le titre de Lord Kelvin en 1862). ^[12] Elle consiste à spéculer sur les conséquences thermodynamiques de l'hypothèse de Kant et Laplace sur la formation des planètes. Selon cette hypothèse, la terre se serait formée par condensation de masses gazeuses dans les marges de la nébuleuse solaire primitive. En prenant en compte la masse de la terre, la quantité d'énergie qu'elle persiste à recevoir du soleil, et les facteurs qui peuvent retarder le refroidissement (croûte solide superficielle, atmosphère), on

peut estimer en gros ce que devait être la température de la planète dans les temps passés. Lord Kelvin estimait que le Soleil s'était formé au plus tôt il y a 400 millions d'années, mais il inclinait fortement vers une hypothèse très inférieure (entre 20 et 400 millions d'années). Concernant la terre, il lui semblait inconcevable qu'une forme quelconque de vie se soit développée avant -100 millions d'années. Mais l'estimation étant affectée de la même incertitude que celle portant sur l'âge du soleil, ceci ne laissait guère dans l'hypothèse la plus probable que quelques millions d'années pour l'évolution géologique et biologique. Si l'argument était juste, il invalidait, non seulement les durées beaucoup plus grandes que demandait Darwin (au moins plusieurs milliards d'années), mais aussi les techniques de datation stratigraphique communes à tous les géologues de l'époque.

Darwin n'avait évidemment pas grand chose à répondre à cette objection, sauf peut-être que la datation stratigraphique était après tout l'un des meilleurs instruments disponibles pour tester les hypothèses et les calculs des physiciens... On connaît le dénouement de la controverse : la découverte, au début du vingtième siècle, de la radioactivité, rendit concevable que la terre se soit condensée en des temps très éloignés, et qu'elle ne se soit point pour autant couverte de glaces, comme l'imaginait Buffon dans *Les Époques de la Nature* : la radioactivité représentait en effet une source d'énergie interne éventuellement suffisante pour maintenir longtemps la terre dans un état thermique quasi-stationnaire. ^[13] Cela dit l'objection cosmologique de Kelvin-Jenkin ne menaçait pas spécifiquement la théorie de la sélection naturelle ; elle atteignait en fait toutes les

reconstructions des paléontologistes. Mais elle indique assez l'esprit, quantitatif et expérimental, dans lequel Jenkin entendait juger la pensée naturaliste de Darwin.

Venons-en donc aux deux objections “spéciales”, qui occupent au demeurant la plus grande partie de l'article. La première concerne la variation sur laquelle agit la sélection naturelle. ^[14] Darwin, dit Jenkin, demande qu'il n'y ait pas de limite à la différence possible entre ancêtres et descendants, “...ou au moins, s'il y a des limites, elles doivent être à une distance si grande qu'elles enveloppent les différences les plus extrêmes que l'on connaisse entre toutes les formes de vie”. ^[15]

En toute rigueur, la thèse darwinienne n'était pas qu'une espèce peut varier de manière illimitée, ^[16] mais qu'elle présente toujours assez de variation pour que la sélection puisse indéfiniment la modifier. Or c'est précisément ce schéma de pensée que Jenkin attaque de front. Jenkin ne conteste pas qu'il y ait de la variabilité chez beaucoup d'animaux et de plantes. Il ne conteste pas non plus que la sélection puisse modifier des races, en particulier en régime de domestication. Mais il met en question le postulat selon lequel, une fois que la sélection a agi, la variabilité continue à se manifester dans toutes les directions comme avant. Il affirme au contraire que l'effet de la sélection, comme le montre l'expérience des éleveurs, est d'accentuer la variabilité, mais dans le sens préférentiel de la réversion. Plus on sélectionne, plus on s'approche de la “surface” de la “sphère de variation” qui définit l'espèce, et plus petite est la probabilité que de nouvelles variations individuelles éloignent davantage du centre, tandis que la probabilité de variations rétrogrades

croît :

“Un animal donné, ou une plante, peut être vu comme contenu en quelque sorte dans une sphère de variation ; tel individu se tient près d’une portion de la surface, tel autre de la même espèce près d’une autre partie de cette surface ; l’animal moyen est au centre. Tout individu peut produire des descendants variant dans toutes les directions, mais il est plus vraisemblable qu’il produira des descendants variant vers le centre de la sphère, et les variations dans cette direction seront plus amples que les variations en direction de la surface.” ^[17]

Autrement dit, la progéniture d’un individu varie plus, et plus souvent, en direction de la moyenne de la population à laquelle il appartient, que vers les valeurs extrêmes d’un caractère donné. Jenkin appelle “réversion” ce principe, où l’on peut voir une première formulation qualitative de ce que Galton a nommé plus tard *réversion* (1877), puis *régression* (1885) des caractères héréditaires vers la moyenne (voir *infra*, Chap. IV)

On comprend dans ces conditions la question que Jenkin adresse à Darwin : la sélection, tant artificielle que naturelle, peut-elle s’affranchir de la tendance à la réversion ? Ou pour être tout à fait précis : - peut-elle annuler avec le temps la variabilité de nature normalisante (celle qui ramène au centre de la sphère), et simultanément disposer d’une nouvelle variabilité omnidirectionnelle, capable de l’emporter au-delà de la norme présente de l’espèce ? Darwin avait en fait déjà rencontré ce problème. Au chapitre 5 de *L’origine des espèces* (celui consacré aux “lois de la variation”), il avait attiré

l'attention sur le fait qu'une sélection intense en élevage, ou dans la nature, s'accompagne d'une variabilité accrue, et de phénomènes de réversion plus intenses et plus fréquents. Cependant, ajoutait-il, il n'y avait aucune raison de penser que la sélection ne puisse l'emporter sur la tendance à la variabilité et au retour. Car quelle que soit la source de la variation héréditaire (action directe des conditions extérieures, effet d'usage et de non-usage, réversion, corrélation de croissance), sa persistance dans l'espèce est toujours subordonnée au contrôle a posteriori de la sélection. ^[18] Par ailleurs, en ce qui concerne spécifiquement la réversion, on se souvient que Darwin répondait à ce vieil argument fixiste en rappelant inlassablement la nature du "principe d'hérédité" : l'hérédité n'est pas une propriété virtuelle des espèces, mais une relation actuelle entre parents et enfants, en sorte que sa "force" n'est pas fonction de l'ancienneté du caractère, c'est enfin dans les arts de la domestication qu'elle révèle le mieux toute sa puissance, puisque l'artifice qui produit la race domestique s'appuie massivement sur la loi naturelle de l'hérédité.

Or l'intérêt exceptionnel de la critique de Jenkin est qu'il comprend parfaitement cet aspect de la pensée darwinienne :

"Il y a en vérité une perspective dans laquelle il semblerait naturel de croire que la tendance à la réversion puisse diminuer. Si les particularités de structure d'un animal étaient simplement déterminées par l'hérédité, (...) et si l'enfant doit plus vraisemblablement ressembler à son père qu'à son grand-père, à son grand-père qu'à son arrière-grand-père, etc., alors les chances qu'un animal fasse

retour à l'apparence [likeness] d'un ancêtre éloigné de mille générations seront bien minces. C'est là sans doute la perspective de Darwin. Elle dépend du postulat qu'il n'y a ni animal typique ou moyen, ni sphère de variation, avec centre et limites, et l'on ne peut en faire usage pour prouver le postulat." ^[19]

Jenkin voit donc bien le lien fondamental entre sélection et hérédité, toutes deux conçues en référence à des populations d'individus présentant des "variations". Et c'est dans ce cadre précis qu'il développe la seconde de ses objections, de loin la plus profonde. Cet argument est quantitatif dans son esprit, et consiste à raisonner sur les conséquences de diverses hypothèses sur la nature de l'hérédité pour la distribution statistique d'un caractère dans une population soumise à une sélection. Cette objection porte sur l'efficacité de la sélection naturelle comme facteur de modification. ^[20] On peut y voir une première formulation claire du débat fondamental qui a caractérisé et miné la théorie de la sélection naturelle dans le demi-siècle consécutif à Darwin.

Voici comment l'objection est introduite :

"Ceux des individus d'une espèce qui sont le mieux adaptés à la vie qu'ils mènent, vivront en moyenne davantage que ceux qui sont moins adaptés aux conditions dans lesquelles l'espèce est placée. Les individus qui vivent plus longtemps auront une progéniture plus abondante, et comme cette progéniture ressemblera dans l'ensemble aux parents, les descendants de toute génération donnée ressembleront dans l'ensemble aux individus les plus favorisés de l'espèce

plutôt qu'aux moins favorisés. Jusqu'à là, il sera difficile de nier la théorie de la sélection naturelle. Mais il vaut la peine de se demander jusqu'où ce processus peut tendre à causer une variation dans quelque direction." ^[21]

L'évaluation critique de Jenkin fait intervenir trois considérations distinctes, qui, malheureusement pour le lecteur, ne se donnent pas comme telles avec une parfaite distinction. Dans le détail, le texte est difficile, et déconcertant pour un lecteur moderne. Jenkin envisage et dissocie trois facteurs susceptibles d'affecter "l'efficacité" de la sélection naturelle :

1.- Sous quelle hypothèse raisonne-t-on quant au mode de transmission des caractères héréditaires ? Admet-on que la progéniture est intermédiaire entre les parents, ou que la particularité héritée est totalement transmise ? Pour utiliser un vocabulaire qui ne s'imposera qu'après Darwin, cette question revient à demander si l'on admet une "hérédité par mélange" (blending inheritance), ou une hérédité particulière, avec prédominance de tel ou tel caractère. ^[22]

2.- La variation est-elle de grande ou de petite ampleur ? Consiste-t-elle en grandes anomalies constitutionnelles (*sports of nature* ; littéralement : des "caprices de la nature") ou en ce que Darwin appelle les "différences individuelles", c'est-à-dire de petites variations en plus ou en moins ? Les doigts surnuméraires (hexadactylie chez l'homme), ou la réduction drastique de la taille des membres chez les moutons de la race "Ancon" sont des exemples classiques de grandes variations ; la variation continue de la taille des organismes est un exemple classique de "différence individuelle".

3. -La variation, qu'elle soit petite ou grande, se présente-t-elle chez un grand nombre d'individus, ou chez peu d'entre eux, éventuellement un seul ?

Ces trois questions n'ont pas été clairement distinguées par la plupart, sinon tous les commentateurs de Jenkin, qui ont eu tendance à comprendre que celui-ci opposait sans nuance d'une part, les grandes anomalies héréditaires, émergeant chez des individus uniques, et transmises de manière discrète, et d'autre part, les petites variations infinitésimales de Darwin, surgissant constamment, et transmises selon un mécanisme d'hérédité mélangée. Or, s'il est vrai que le texte va souvent dans ce sens, on ne rend pas compte de la structure de l'argumentation en la simplifiant ainsi, et l'on manque en particulier ce qui a pu tant affecter Darwin. Pour la clarté de l'exposé, nous analyserons les divers scénarios examinés par Jenkin dans un ordre différent de celui où ils se présentent dans le texte, la structure logique de l'argumentation nous semblant être le plus important.

Considérons d'abord l'hypothèse d'une hérédité *non* mélangée, autrement dit particulière. Jenkin raisonne en fait sur des caractères "prépondérants" (appelés classiquement aussi "prédominants" ou "dominants"). Dans un tel cas, la variation avantageuse sera transmise à tous les descendants, et "il s'ensuit, de manière purement mathématique, que les descendants de notre bête avantagée extermineront probablement les descendants de ses frères inférieurs". ^[23] La "substitution" sera probablement très rapide, et il n'y a dans ce cas pas de difficulté à concevoir que la sélection naturelle soit efficace. Simplement, précise Jenkin, ce serait "un problème

mathématique ardu que de calculer le nombre de générations requis” pour que la substitution soit complète, car il faudrait prendre en compte une réduction de l’avantage relatif à mesure que le caractère envahit la population (c’est là une prémonition remarquable de ce qu’on appelle aujourd’hui une sélection “fréquence dépendante”). ^[24]

Or - remarque Jenkin - Darwin ne conçoit l’hérédité ordinaire que comme un mélange des caractères des parents dans la progéniture. ^[25] L’unique hypothèse dans laquelle on concevrait clairement l’efficacité de la sélection naturelle n’est donc pas celle de Darwin. Admettre que celle-ci ne ferait que diffuser des anomalies exceptionnelles, et à la limite uniques, ce serait reconnaître que la nature fait des sauts. Ironiquement, mais de manière fort perspicace, Jenkin note que ce serait pour Darwin tomber dans une version laïcisée du créationnisme :

“L’apparition d’un spécimen nouveau capable de perpétuer sa particularité est précisément ce que l’on pourrait appeler une création, en usant du terme pour exprimer notre ignorance de la manière dont les choses se sont passées (...) Peut être est-ce ainsi que les nouvelles espèces sont introduites, mais ceci ne correspond pas à la théorie darwinienne de l’accumulation graduelle de différences infiniment petites, d’occurrence quotidienne, et apparemment fortuites dans leur caractère” ^[26]

On peut remarquer incidemment que cette manière de penser la sélection naturelle était celle de l’un des plus fervents défenseurs de Darwin, T.H. Huxley. Dès la parution de *L’origine des espèces* en 1859, Huxley avait déclaré à Darwin

qu'il "s'était inutilement compliqué la tâche en rejetant de manière aussi intransigeante une évolution *per saltum*". ^[27]

Cela dit, Jenkin développe deux autres objections, construites dans l'hypothèse d'une hérédité intermédiaire (ou mélangée). L'argumentation, bien que rigoureuse, est délicate, car elle conduit à déceler dans la théorie darwinienne une remarquable ambiguïté. Jenkin suggère que Darwin n'a pas une idée claire de ce qu'il appelle les variations légères ou "différences individuelles" -car il ne distingue pas les deux questions indépendantes du *degré* de la variation (l'ampleur de l'écart par rapport à la moyenne), et du *nombre* d'individus qu'elle affecte. Il raisonne manifestement comme un scientifique imprégné d'une culture probabiliste et statistique au moins élémentaire. La référence constante qu'il fait à "l'animal moyen" (average animal), qu'il identifie au "type commun", montre qu'il a lu Quételet, et qu'il interprète Darwin au travers de cette grille. Aussi, lorsque Darwin parle de "différences individuelles" imperceptibles, il voit immédiatement ce que ne voit pas Darwin, c'est-à-dire la courbe de distribution d'un caractère dans une population. Or si la sélection naturelle porte sur ce type de variation, cela veut dire qu'elle porte sur une variation à laquelle n'échappe aucun individu, tout caractère individuel n'étant qu'un degré dans une distribution continue. C'est pourquoi Jenkin divise son analyse de "l'efficacité de la sélection naturelle" en deux parties : il envisage d'abord le cas où la sélection naturelle porte sur une variation affectant *tous* les individus (autrement dit en termes modernes une variation "continue"), puis le cas d'une variation (grande ou petite) qui n'affecterait qu'un individu, ou un très petit nombre (autrement dit une variation

“occasionnelle”). Si tant de lecteurs contemporains de Jenkin n’ont pas vu ce schéma, qui pourtant crève les yeux, c’est parce qu’on a trop tendance à lire Jenkin dans la grille conceptuelle de Darwin, qui précisément ne voyait pas les choses ainsi.

Considérons donc en premier lieu le cas des “différences individuelles”. Darwin entendait par là ces “nombreuses petites différences” qui affectent dans une espèce quasiment tous les caractères d’un organisme, et qui sont transmissibles par hérédité des parents aux enfants.^[28] Cette sorte de variation, où Darwin voyait le matériau principal, et suffisant, de la sélection naturelle, est une variation en degré : tel animal a des jambes plus longues, court plus vite, voit de manière plus perçante... Jenkin prend au pied de la lettre cette demande de Darwin, et l’interprète en statisticien. Les “différences individuelles” deviennent chez lui la “variation commune”, autrement dit celle qui est commune à tous les animaux pour tous les caractères. Entendons bien : tous les individus, pour chaque caractère observable, “s’écarterent” plus ou moins du type commun ou moyen. Darwin n’aurait probablement pas désavoué ce propos, qui s’accordait avec les siens propres sur les “gradations insensibles” entre variétés. Mais il a dû être surpris par la conséquence rigoureuse qu’en tire Jenkin quant à la signification quantitative de la sélection naturelle :

“On doit apparemment concéder que la sélection naturelle est une cause ou un agent véritable qui dans certains cas perpétue et accumule les variations d’organes spéciaux, mais l’importance de cette concession est grandement limitée par la considération des cas auxquels elle s’applique. Nous avons d’abord requis qu’elle s’applique à

des variations qui se produisent dans tous les individus, en sorte que des quantités énormes d'individus existeront, qui tous manifesteront une petite amélioration dans la même direction ; par exemple, chaque génération de lièvres contiendra une quantité énorme d'individus qui auront des pattes plus longues que la moyenne de leurs parents, tandis qu'il y en aura un nombre également énorme qui auront des pattes plus courtes." ^[29]

Ce texte si clair pour un lecteur moderne sonne pourtant de manière étrange si on le lit en référence aux textes darwiniens. Darwin ne dit jamais que la sélection naturelle agit sur un spectre de variation qui s'étend à tous les individus. Bien qu'il ait une représentation continuiste de la variation dans l'espèce, il raisonne toujours comme si des variations particulières (des "particularités" : *peculiarities*) apparaissant de manière récurrente se répandaient dans la race et dans l'espèce, à la façon d'atomes qui diffusent. Le langage de la "préservation", de "l'élimination" et de "l'accumulation" va tout à fait dans ce sens. Darwin n'a pas en toute rigueur une représentation véritablement populationnelle et biométrique des variétés et des espèces. Les déclarations de Jenkin ne sont en revanche compréhensibles que dans cette perspective, ou du moins dans son ébauche.

Jenkin admet donc l'idée de variation individuelle et graduée, et en indique immédiatement l'implication pour la sélection naturelle : si par exemple il est avantageux pour un lièvre d'avoir des pattes plus longues, alors ce sont virtuellement *tous* les individus qui sont au moins infinitésimalement "avantagés" par rapport aux autres, car, comme dit le

proverbe, on trouve toujours plus petit que soi. Jenkin n'est en fait pas loin d'interpréter la sélection naturelle comme l'altération d'une belle courbe de distribution gaussienne. Soit que la norme (la moyenne) se déplace, soit qu'au contraire la sélection naturelle agisse pour préserver la norme, en contrecarrant les écarts excessifs ("il est clair que la sélection naturelle tendra fréquemment, et à vrai dire généralement, à prévenir tout écart [deviation] par rapport au type commun"). ^[30]

Jenkin attire donc l'attention sur la dépendance de l'hypothèse de sélection naturelle par rapport à la nature de la variation sur laquelle elle agit. Il n'est pas indifférent de se demander comment cette variation est héritée, comment elle est distribuée, comment elle est mesurée, et sur quels paramètres précis elle agit. La sélection agit-elle sur la "variabilité" en tant que telle (i.e. en termes modernes l'indice de dispersion) ? - Dans ce cas elle normalise. Ou bien agit-elle sur la moyenne ? - Dans ce cas elle modifie.

On nous objectera bien sûr que Darwin était (qualitativement) sensible à de tels problèmes, et que Jenkin était loin d'être un "biométricien". À quoi nous répondons que l'intérêt majeur de Jenkin est justement de suggérer un déplacement des problèmes : Jenkin invite les darwiniens à une *description* plus rigoureuse de ce qu'ils appellent variation. Une telle description est féconde, même s'il l'on ne dispose pas d'une théorie explicative la variation. Physiologiquement, la variation héréditaire est peut-être de nature continue, elle est peut-être de nature discrète : -nul ne peut s'avancer loin sur ce terrain dans les années 1860. Du moins peut-on être conscient

des implications des deux points de vue, et éviter de cumuler les avantages rhétoriques des deux perspectives. Telle est, nous semble-t-il, l'une des leçons épistémologiques majeures qu'on peut lire en filigrane dans les propos de Jenkin, au-delà des outrances du pamphlétaire.

Venons enfin à la partie la plus célèbre des objections de Jenkin, celle qui porte sur les variations rares ou "occasionnelles". Contrairement à ce que l'on a souvent dit, l'argumentation ne porte pas spécifiquement sur les "sports" (les grandes anomalies ou monstruosité). Elle est exposée d'abord sur le cas des "sports", puis étendue à toute variation (éventuellement infinitésimale) affectant des individus uniques [single individuals]. ^[31] L'esprit général de l'objection est que les darwiniens s'appuient sur une utilisation vague de la "doctrine des chances" (la théorie des probabilités), qu'ils ne comprennent pas. ^[32]

Soit donc une nouveauté aussi avantageuse que l'on voudra, et apparaissant chez *un* individu. Quelles *chances* a-t-elle de se perpétuer, et de s'établir dans l'espèce ? Jenkin voit deux obstacles au succès de la sélection naturelle dans un tel cas. Le premier est que la variation risque purement et simplement de se perdre dans l'énorme masse des individus qui à chaque génération ne se reproduisent pas :

"Un million de créatures naissent ; dix-mille survivent et se reproduisent. Une sur un million a deux fois plus de chances de survivre que n'importe quelle autre. Les chances sont alors de cinquante contre une que les individus supérieurs figurent dans le 1 % des individus qui survivent. ^[33] Sans aucun doute, les chances sont deux fois

plus grandes que pour tout autre individu, mais ceci n'empêche pas qu'elles soient énormément en faveur de *quelque* individu moyen." ^[34] (italiques dans le texte)

Darwin a très sérieusement pris cette objection, qui en était assurément une, et qui n'a depuis cessé de creuser son sillon dans la théorie évolutionniste. De Candolle, Galton, Lotka, l'ont ultérieurement affinée en montrant que, du fait de la fluctuation aléatoire de la taille des familles, tout caractère transmis de parent à enfant doit un jour ou l'autre disparaître. D'abord théorisé dans le contexte de l'extinction des patronymes (De Candolle : "tous les noms doivent s'éteindre"), le raisonnement fut ensuite étendu à l'hérédité biologique. Les biométriciens, en particulier Pearson, y ont vu un aspect majeur de la mathématisation de la sélection naturelle. Enfin les généticiens des populations en ont fait au vingtième siècle l'un de leurs thèmes majeurs d'investigation, sous le nom de "dérive génétique". Nous reviendrons ultérieurement sur ces divers développements. Il nous suffit de noter que dès 1867 la question d'une interférence entre fluctuations d'échantillonnage et sélection naturelle a été clairement posée. On mesure l'importance de la question à lire cet aveu de Darwin dans les dernières éditions de *L'origine des espèces* :

"Jusqu'à ce que j'ai lu un remarquable et compétent article paru dans la North British Review (1867), je n'avais pas apprécié à quel point les variations isolées, qu'elles soient légères ou fortement marquées, pouvaient n'être que rarement perpétuées." ^[35]

Toutefois il y a un autre obstacle à l'établissement d'une variation isolée, si du moins Ton raisonne dans l'hypothèse

darwinienne que la progéniture est de caractère intermédiaire. Que se passe-t-il en effet si notre variation n'est pas éliminée par hasard, autrement dit, si l'individu avantage se reproduit : Jenkin l'explique, raisonnant sur le même exemple numérique que précédemment (entre crochets : quelques gloses clarifiant le contexte) :

"Il [l'individu avantage] se reproduira et aura, en moyenne, 100 enfants [puisque dans l'exemple choisi, 10 000 individus reconstituent à chaque génération une progéniture de 1 000 000] ; or cette progéniture sera, en moyenne, intermédiaire entre l'individu moyen et la variation singulière [sport]. Les chances en faveur de cette progéniture seront de 1 1/2 contre 1, par comparaison avec l'individu moyen (...) À moins que ces individus ne se reproduisent entre eux, événement fort improbable, leur propre progéniture se rapprochera un peu plus de l'individu moyen. Elle sera de 150, avec une supériorité de 1 1/4 contre 1. Dans ces conditions, il est probable qu'au total deux survivront [en raison de l'élimination aléatoire qui intervient à chaque génération], et donneront 200 survivants, avec une supériorité de un huitième. Un peu plus de deux parmi ceux-ci survivront ; mais la supériorité faiblit encore, et après un petit nombre de générations, on ne l'observerait plus du tout, et elle ne compterait pas davantage dans la lutte pour la vie que l'un quelconque des nombreux avantages qui affectent les organes ordinaires." ^[36]

L'argument est clair : sous hypothèse d'hérédité mélangée, c'est le nombre qui l'emporte. Tout avantage, s'il n'est pas

absolument indispensable à la survie, mais simplement un avantage relatif, sera purement et simplement “submergé par le nombre”.^[37] On a, depuis Jenkin, conservé l’expression d’“effet de submersion” (swamping effect) pour désigner cette objection capitale qui a pesé sur la sélection naturelle jusqu’à la fin du dix-neuvième siècle.^[38] On doit remarquer que cette objection est indifférente à la question de l’ampleur de la variation. Elle s’applique indifféremment à une “petite” ou à une “grande” variation, en dépit de l’usage par Jenkin du mot “sport”, sans doute ici mal choisi.

Résumons les questions méthodologiquement fondamentales que Jenkin adressait à la théorie de la sélection naturelle. En premier lieu, il faut clairement préciser comment la variation est distribuée dans la population. Si l’on parle d’une variation distribuée de manière continue, il faut admettre qu’à chaque génération, ce sont *tous* les individus qui varient ; et il faut comprendre ce que cela veut dire en termes d’hérédité, et en termes d’avantage. Rien ne nous assure que la variabilité “flottante” (ou continue) soit héritée ; et si elle l’est, il faut admettre que l’avantage relatif de chacun a *lui aussi* une distribution de fréquence. Si l’on parle en revanche de variations isolées, il faut compter : combien d’individus, quelle fraction de la population totale, avec quel avantage chiffré, et en rapport avec quelle probabilité d’élimination aléatoire ?

La deuxième question est celle de l’hypothèse qu’on retient sur le mode de transmission héréditaire. Si l’on admet une hérédité avec “prépondérance”, le succès du processus sélectif est acquis. Mais il faudra s’armer de courage pour en concevoir l’algèbre. Cependant telle n’est pas l’option de

Darwin ni celle de la majorité de ses contemporains : la prépondérance est l'exception, les enfants sont en général "intermédiaires entre leurs parents". Or dans cette hypothèse, il faut faire face à deux complications : la première est celle du régime de croisement. Si les enfants des déviants se croisent entre eux, l'écart se conservera peut-être. Mais il est fort improbable que les croisements se fassent ainsi. Reste alors l'ultime scénario : dans des populations grandes et à croisement libre, des variations isolées, quelle que soit leur ampleur et leur avantage relatif, seront peu à peu diluées et n'affecteront guère la valeur moyenne du caractère.

Tels sont les problèmes que Jenkin pose, par petites touches il est vrai, et dans un essai qui a stylistiquement les allures d'un pamphlet rétrograde. Continuité ou discontinuité de la variation héréditaire, hérédité mélangée ou particulière, incidence du système de croisement, appréciation quantitative de "l'avantage" et de la vitesse du processus sélectif : -voilà, en termes plus modernes, le cahier des charges que l'ingénieur laisse aux théoriciens futurs de la sélection naturelle.

On est loin de la rhétorique utilitariste. Il est à l'honneur de Darwin d'avoir reconnu là le défi le plus "remarquable" [valuable] qu'on lui ait adressé, un défi auquel assurément sa culture et son expérience propre, fort peu quantitatives, ne lui permettaient guère de se mesurer. On reconnaît en fait dans l'ensemble des objections que l'ingénieur adresse pêle-mêle à la théorie de la sélection naturelle bon nombre de thèmes caractéristiques de la future biométrie, et au-delà, de la génétique des populations.

II - Le dilemme darwinien

Quelle a été la réaction de Darwin aux objections de Jenkin ? - Il a subitement pris conscience d'une grave ambiguïté dans sa conception du rapport entre sélection et variation. Il a réalisé qu'il avait exposé le principe de sélection naturelle en tenant simultanément deux discours hétérogènes sur la sélection naturelle. La sélection naturelle darwinienne est en effet en premier lieu un principe d'accumulation progressive de variations apparues de manière isolée chez des individus (appelons cela un modèle de *diffusion* par remplacement). Mais en second lieu, Darwin présente aussi la sélection naturelle comme agissant sur une variation "en plus et en moins", autrement dit une variation continue. Dans cette seconde perspective, la variation est abondante, et la sélection doit alors être pensée selon un modèle de *déplacement* du caractère moyen. Autrement dit, Darwin a réalisé qu'il avait voulu cumuler les bénéfices du discontinu et du continu, et que sa terminologie de la "différence individuelle" enveloppait une confusion entre le nombre et l'intensité des variations. C'est là très exactement que nous situons le *dilemme darwinien*.

Cette interprétation n'est pas une vue de l'esprit, comme en atteste cette déclaration insérée dans une lettre à Wallace du 22 Janvier 1869 :

"J'ai toujours pensé que les différences individuelles [individual differences] étaient plus importantes que les variations isolées [single variations], mais j'en viens maintenant à la conclusion qu'elles sont d'une importance

prédominante, et en cela, je crois que je suis d'accord avec vous. Les arguments de Fleeming Jenkin m'ont convaincu." ^[39]

Wallace fut intrigué par la première phrase, dont la tournure est effectivement bizarre. Il comprit que les “sports” (les grandes anomalies d'occurrence rare) étaient désormais particulièrement importants pour Darwin, interprétation qui se serait bien accordée avec les suggestions de Jenkin, mais qui allait complètement à l'encontre de sa conviction propre, comme le montre sa réponse :

“Mon cher Darwin, - Voudriez-vous me dire *où* sont les arguments de Fleeming Jenkin sur l'importance de la variation isolée [single variation] ? Car à présent je soutiens avec la plus grande fermeté l'opinion contraire, à savoir que ce sont les différences individuelles ou la *variabilité générale* des espèces qui les modifie et les adapte à des conditions nouvelles.” ^[40]

Cependant Darwin avait dit exactement le contraire de ce qu'avait compris Wallace. Ce qu'il retenait en fait de l'article de Jenkin, c'était que dans l'hypothèse d'une hérédité par mélange, des variations rares (i.e. “isolées” : *single variations*) seraient condamnées à être submergées par le nombre, et diluées au fil des générations. En revanche, si la variation favorable se présentait chez un grand nombre d'individus, elle aurait des chances de l'emporter. C'est de cela que Jenkin avait “convaincu” Darwin, et c'est pourquoi celui-ci confirme à Wallace quelques jours plus tard (2 Février 1869) :

“F. Jenkin, dans la *North American Review* [sic], a argumenté

contre l'idée que des variations isolées [single variations] puissent jamais être perpétuées, et il m'a convaincu (...). J'ai toujours pensé que les différences individuelles [individual differences] étaient plus importantes ; mais j'ai été aveugle en pensant que les variations isolées [single variations] pourraient être préservées beaucoup plus souvent que je ne crois maintenant que c'est possible ou probable." ^[41]

En quoi l'“aveuglement” de Darwin consistait-il exactement ? Certainement pas en ce qu'il aurait d'abord pensé que les variations de grande ampleur (les “sports”) auraient été plus importantes. Il a toujours dit le contraire, et le répète dans les deux lettres. Avec Wallace, il a toujours pensé que les “différences individuelles” sont les plus importantes, car elles constituent une “variabilité générale” qui affecte tous les caractères dans une espèce, et permet donc une évolution simultanée de beaucoup d'entre eux. ^[42] Mais en quoi Jenkin lui révèle-t-il un élément capital qu'il n'avait pas compris. Dans les deux lettres à Wallace, on remarque l'expression “single variations”. En toute rigueur, on devrait traduire par “variations uniques”, mais Darwin a lui-même précisé qu'il entendait par là des variations “occasionnelles”. ^[43] Lorsqu'il veut en illustrer l'idée, il se réfère toujours aux monstruosité et aux grandes “déviation de structure”. Mais ce que révèlent justement les lettres à Wallace, c'est que l'idée de “variation isolée” n'est aucunement liée à celle de son importance qualitative dans l'organisme. Des variations aussi légères que l'on voudra peuvent aussi bien être “isolées”. Et à la limite, les fameuses “différences individuelles”, pourraient éventuellement être toujours des variations “isolées” (single variation). D'où la difficulté inédite qu'exprime Darwin dans

les dernières éditions de *L'origine des espèces*, avec allusion explicite à Jenkin :

“[Dans les éditions antérieures] J’ai vu la grande importance des différences individuelles, et ceci m’a conduit à discuter de manière approfondie des résultats de la sélection humaine inconsciente, qui dépend de la préservation de tous les individus plus ou moins valables, et de la destruction des pires (...) Toutefois, jusqu’à ce que j’ai lu un remarquable et compétent article dans la *North British Review* (1867), je n’avais pas apprécié à quel point les variations isolées [single variations], qu’elles soient légères [slight] ou fortement marquées [strongly-marked], pouvaient n’être que rarement perpétuées.” ^[44] (Nous soulignons)

Ce texte est porteur d’un aveu singulier. Exprimé dans un vocabulaire post-darwinien, il pourrait se formuler ainsi : “j’ai toujours admis que la sélection naturelle agissait préférentiellement, sinon exclusivement, sur des caractères à variation continue, que j’ai appelés les *différences individuelles*. Mais j’ai raisonné comme si la sélection naturelle accumulait ces *différences* à la manière de particules, ce que montre bien l’emploi constant que j’ai fait de termes tels que *perpétuation*, *préservation*, *élimination*, *extermination*, en les appliquant spécifiquement aux variations. J’ai voulu ainsi -je l’avoue- tirer avantage de toutes les équivocités de *l’individualité* : l’atome, l’organisme singulier, et son nombre dans une population. J’ai cependant eu tort de croire que les variations individuelles, parce qu’elles suggèrent une représentation atomisée des caractères héritable des organismes, sont aussi des variations

isolées dans les populations”. Si de tels propos imaginaires sont plausibles, ils signifient que Darwin n’avait pas une représentation authentiquement populationnelle du processus qu’il décrivait. L’hypothèse de la sélection naturelle appelait sans doute ce genre de théorisation de l’objet biologique, mais elle fait précisément défaut chez l’inventeur de l’hypothèse.

Toutefois l’on chercherait vainement chez Darwin quelque chose qui ressemble à l’aveu imaginaire que nous lui avons prêté, non sans quelque anachronisme. On trouve en réalité autre chose, qui confirme que l’équivocité pointée par Jenkin était bien réelle. On trouve une spéculation sur les causes de la variation, connue sous le nom de “pangenèse”, et rendue publique un an après l’article de Jenkin, dans la *Variation des animaux et des plantes sous l’action de la domestication* (1868).

On a parfois soutenu que cette hypothèse était la réponse apportée par Darwin à l’argument de “l’effet de submersion” (swamping effect) des variations nouvelles. Ceci n’est pas soutenable d’un strict point de vue historiographique. Comme nous l’avons déjà indiqué, Darwin avait dès 1865 rédigé un manuscrit intitulé *Hypothèse de pangenèse*, et contenant déjà l’essentiel du chapitre 27 de la *Variation*. En outre, comme l’a fait remarquer R. Olby, il existe une lettre à Lyell de 1867 dans laquelle Darwin affirme qu’il avait conçu l’hypothèse “26 ou 27 ans auparavant”. ^[45] La pangenèse ne fut donc pas pensée en réponse à l’objection de “submersion” (swamping effect). Mais il est raisonnable de dire qu’elle constituait le genre de réponse spéculative, déjà prête, que Darwin pensait pouvoir apporter aux objections de Jenkin.

Rappelons brièvement en quoi consiste l’hypothèse de la

pangenèse. Il s'agit d'une conjecture unificatrice qui vise à rendre compte des diverses formes de l'hérédité, de l'ensemble des faits de variation, et de l'unité profonde des faits de reproduction sexuée, de reproduction asexuée, et de régénération. ^[46] L'hypothèse elle-même, comme son nom l'indique, consiste à dire que, "à strictement parler, ce ne sont pas les éléments reproducteurs, ni les bourgeons qui engendrent les nouveaux organismes, mais les cellules ou les unités mêmes du corps entier". ^[47] Dans sa forme générale, l'hypothèse remonte à la plus haute antiquité, et n'a jamais cessé d'être discutée en histoire naturelle. ^[48]

La contribution propre de Darwin est de l'interpréter dans le nouveau langage de la théorie cellulaire : toutes les cellules du corps sont supposées émettre à toutes les étapes de la vie des "gemmules" qui retiennent les caractères protoplasmiques. Les gemmules s'agrègent dans les éléments reproducteurs (cellules séminales ou cellules des bourgeons de régénération). Tantôt elles fusionnent, par "affinité élective", tantôt elles conservent leur identité, et elles sont en mesure, le moment venu, de reconstituer des cellules équivalentes à celles dont elles proviennent. Ainsi sont expliqués, entre autres : - le fait que les enfants soient moyennement intermédiaires entre leurs parents (certaines gemmules fusionnent) ; - le fait de réversion (certaines gemmules ne fusionnent pas et se reproduisent à l'état latent de génération en génération) ; - la variabilité elle-même (tantôt phénomène de réversion, tantôt due à une conservation dans la gemmule de modification acquise par la cellule dont elle vient, autrement dit hérédité des caractères acquis). On note au passage que Darwin fait une entorse sérieuse à la théorie cellulaire, puisque l'hypothèse revient à

admettre qu'une cellule peut venir d'autre chose que d'une cellule.

Nous ne nous attarderons cependant pas sur le détail de l'hypothèse. Nous nous contenterons d'indiquer le lien subtil, mais profond, que Darwin conçoit entre cette hypothèse et celle de la sélection naturelle, autrement dit entre les deux principes les plus unificateurs qu'il ait conçus. La question est délicate dans la mesure où Darwin se garde bien d'articuler explicitement les deux hypothèses : on chercherait en vain le mot "pangenèse" dans les deux dernières éditions de *L'origine des espèces* (1869, 1872), et l'on ne trouve aucune allusion à la sélection dans le chapitre de la *Variation* consacré à la pangenèse. Aussi bien semblerait-il qu'il ne dût point y avoir de rapport entre la doctrine de l'origine de la variation, et celle du destin de la variation, si ce n'est un rapport de subordination, la variation étant à la sélection ce que le matériau est à la construction de l'édifice.

Certains remaniements des dernières éditions de *L'origine des espèces* (1869, 1872) montrent en fait que Darwin a cherché un lien entre ses deux grandes hypothèses. Dans le passage du chapitre 4 où il rapporte l'objection de Jenkin relative à l'effet de submersion, Darwin admet la parfaite légitimité des remarques qui lui sont faites. Nul doute que si une variation favorable ne se produit que chez un individu, ou chez un très petit nombre, "il y a peu de chances qu'elle survive (...) La pertinence de ces remarques ne peut, je crois, être discutée." ^[49] Si l'on veut donc qu'un processus de sélection ait quelque chance de réussir, il faut que la même variation se produise chez beaucoup d'individus à la fois, et aussi qu'elle

soit récurrente. Intervient alors une déclaration surprenante, où l'on se demande jusqu'où Darwin est prêt à abandonner la doctrine de l'importance primordiale des variations individuelles de direction indéfinie ; cette déclaration est l'unique réponse apportée à Jenkin : le texte cité est celui de la 5ème édition (1869), soit deux ans après la publication de l'article de Jenkin :

“Toutefois l'on ne doit pas négliger que certaines variations, que nul ne songerait à classer comme de simples différences individuelles, reviennent fréquemment du fait de conditions analogues agissant sur une organisation similaire (...). Dans de tels cas, si l'individu qui a varié ne transmet pas de manière rigoureuse son caractère nouvellement acquis, il transmet néanmoins indubitablement, aussi longtemps que les conditions restent les mêmes, une forte tendance à varier de la même manière. En vérité les conditions pourraient agir de manière si énergique et si définie que tous les individus d'une même espèce pourraient être modifiés de la même manière sans l'aide de la sélection. Mais on peut supposer que les conditions se sont contentées d'affecter un tiers, un quart, ou même un dixième des individus ; plusieurs cas pourraient en être donnés (...). Or si dans des cas de ce genre la variation était de nature favorable, la forme originelle serait bientôt supplantée par la forme modifiée, en vertu de la survie des plus aptes.” ^[50]

Est-ce bien Darwin qui écrit ces lignes, lui qui tant de fois a expliqué que la sélection agit sur des variations “indéfinies” en direction ? En outre cet argument évoque-t-il un cas marginal,

ou bien ne suggérerait-il pas un renoncement à la doctrine de l'importance prépondérante des "différences individuelles" et non orientées ? Il est clair que ces lignes sont écrites sous la pression du terrible argument de la submersion, qui requiert d'énormes quantités de variants semblables et simultanés pour que la norme de la population se déplace. Cependant, l'on ne peut parler d'un total renoncement de Darwin. Le naturaliste ne s'était jamais sérieusement interrogé sur la fréquence de variation minimale pour qu'un processus sélectif réussisse. Mais s'il le faut vraiment, l'hypothèse de pangenèse peut expliquer que, dans les mêmes conditions, de nombreux individus varient de la même manière, et transmettent à leurs descendants une tendance à varier aussi de la même manière. Chaque cellule, à toute étape de la vie, émet après tout des gemmules qui conservent la trace de ses réactions à l'environnement interne et externe, et qui peuvent au demeurant être bénéfiques ou non. C'est pourquoi la sélection conserve néanmoins son rôle. Mais elle ne le conserve précisément que dans cette hypothèse-là sur la cause de la variation.

On ne doit pas se méprendre sur la signification de ces spéculations tardives de Darwin. On ne peut y voir en particulier l'indice d'un renoncement à l'explication des adaptations par la sélection naturelle. Car la pangenèse n'est pas une explication des adaptations. Elle n'explique que la transmission des qualités acquises, de quelque nature qu'elles soient. En ce sens elle s'accorde bien avec l'héréditarisme de Darwin. En réalité, dans le texte que nous avons reproduit, on voit Darwin reconnaître que peut-être, sans doute même, l'efficacité du processus de sélection dépend de l'hypothèse

que l'on fait sur la nature de la variation héréditaire. Ainsi la crise du concept de sélection s'est-elle ouverte sur le terrain même que Darwin avait imposé pour sa compréhension.

Cela dit, la critique de l'hypothèse de sélection par Jenkin offrait clairement deux échappatoires : la première était d'en finir avec l'hérédité par mélange, et d'admettre que la sélection naturelle agisse sur des entités discrètes. Dans ce scénario, toute variation a les chances les plus grandes de l'emporter, même si elle n'affecte au début que de rares individus, et avec un avantage minime. La seconde échappatoire était de concevoir une sélection agissant sur un véritable spectre de variation continue, donc sur quelque chose comme un caractère à distribution gaussienne. Mais aucun de ces deux langages n'était celui de l'inventeur de l'hypothèse. Dans les cinquante années qui ont suivi, ces deux possibilités théoriques ont structuré la théorie de la sélection naturelle.

Notes du chapitre III

[1] ↑ F. JENKIN, "The Origin of Species", *North British Review* (1867).

[2] ↑ C'est là, semble-t-il, un fait unique dans l'*Origine des espèces*, si l'on met de côté la "notice historique" ajoutée en tête de l'ouvrage à partir de la 3ème édition (1861).

[3] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 5è éd. (1869), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 178.

[4] ↑ *Cit. in* F. DARWIN & A.C. SEWARD, *More Letters of Charles Darwin* (1903), II, p. 379.

[5] ↑ F. DARWIN, *Life and Letters of Charles Darwin* (1887), III, p. 109.

[6] ↑ L. EISELEY, *Darwin's Century : Evolution and the Man who Discovered it* (1958).

[7] ↑ P.J. VORZIMMER, *Charles Darwin : the Years of Controversy* (1970).

[8] ↑ Ce manuscrit s'intitule "Hypothesis of Pangenesis". On le trouve à la bibliothèque de l'Université de Cambridge, comme bien d'autres manuscrits de Darwin. Sur le contenu de ce manuscrit et l'histoire de la notion de pangénèse dans la pensée de Darwin, voir : R.C. OLBY, "Charles Darwin's Manuscript of Pangenesis" (1963), et *Origins of Mendelism* (2ème éd., 1985), pp. 84-85, 187-189.

[9] ↑ P.J. BOWLER, *Evolution : The History of an Idea* (1984), pp. 198-199.

[10] ↑ E. MAYR, *The Growth of Biological Thought* (1982), pp. 512-513.

[11] ↑ C. LYELL, *Principles of Geology* (1830-1833), cit. in E. MAYR, *Ibid.*, p. 404.

[12] ↑ W. THOMSON, *On the Age of the Sun's Heat* (opuscule, 1862a) ; "On the Secular Cooling of the Earth" (1862b). Un an après l'article de Jenkin, Lord Kelvin publiait un texte où il mettait publiquement en question la datation stratigraphique. ("On Geological Time", 1868). Ce texte, et la controverse qu'il a suscitée, a pesé comme une hypothèque majeure sur le transformisme jusque dans la première décennie du vingtième siècle.

[13] ↑ On trouvera un très bon reflet de l'ensemble de la controverse dans une conférence prononcée par E.B. POULTON en 1896 ; "A Naturalist's Contribution to the Discussion upon the Age of the Earth". Il est intéressant de consulter les notes que l'auteur a ajoutées en 1906 à ce texte, lorsqu'il l'a revu pour publication dans un volume d'essais (E.B. POULTON, *Essays on Evolution 1889-1907*, 1980). Dans ces notes, Poulton indique que la prise en compte de la radioactivité dans le soleil, et dans la terre, conduit à multiplier par mille les estimations de Kelvin, et laisse au naturaliste toute responsabilité d'établir la chronologie de son propre objet. D'où il conclut : "Nous sommes maintenant en position de dire que le physicien ne peut calculer ni l'âge probable ni l'âge possible de la vie sur la terre. 8 Novembre 1906" (*op. cit.*, p. 15).

[14] ↑ F. JENKIN, "The Origin of Species", pp. 279-286.

[15] ↑ *Ibid.*, pp. 279-280.

[16] ↑ Il n'est guère qu'un texte, nous semble-t-il, où Darwin ait clairement affirmé que la variation, en tant que telle, n'a pas de limite. Il s'agit d'une remarque conclusive dans la *Variation*. Le texte est postérieur d'un an à l'article de Jenkin, et il est difficile de ne pas y voir une réponse directe (quoique non nominale) à celui-ci ; "Quelques auteurs ont hardiment soutenu que l'étendue de la variation [the amount of variation] dont nos productions domestiques sont susceptibles est strictement limitée ; mais c'est là une assertion qui ne repose sur aucune preuve. Que l'étendue [amount] du changement dans une direction particulière soit ou non limitée, la tendance à la variabilité générale est, autant que nous en pouvons juger, illimitée.

Le bétail, les moutons, les porcs ont varié à l'état domestique depuis les périodes les plus reculées, comme l'ont montré les recherches de Rütimeyer et d'autres ; pourtant ces animaux ont été améliorés à un degré inégalé très récemment, et ceci implique qu'il y ait eu une variabilité continue de la structure". (*Variation*, 1896, p. 411 ; trad. fr., 1868, p. 414. Voir aussi pp. 228-230 ; trad. fr., pp. 256-258).

[17] ↑ F. JENKIN, "The Origin of Species" (1867), p. 282.

[18] ↑ Cf *supra*, Chap. I, section III, §3, particulièrement n. 128.

[19] ↑ F. JENKIN, "The Origin of Species" (1867), p. 285.

[20] ↑ *Ibid.*, pp. 286-294.

[21] ↑ *Ibid.*, p. 286.

[22] ↑ Cette question n'apparaît explicitement que dans la troisième phase de l'argumentation (pp. 291 sqq). Avant, Jenkin raisonne comme s'il allait de soi que les caractères hérités fussent ordinairement "intermédiaires".

[23] ↑ F. JENKIN, *ibid.*, p. 291.

[24] ↑ *Ibid.*, p. 292.

[25] ↑ Voir C. DARWIN, *Variation.*, cit. in *The Works of Charles Darwin* [1896], Vol. II, p. 40.

[26] ↑ F. JENKIN, *ibid.*, p. 293.

[27] ↑ Lettre de Huxley à Darwin, 23 Novembre 1859 (in F. DARWIN, *Life and Letters of Charles Darwin*, vol. 2). En toute rigueur, Darwin ne nie pas l'existence de variations héréditaires de grande ampleur, rares et abruptes. Il voit très bien que les éleveurs, et surtout les horticulteurs s'en sont souvent saisis pour sélectionner (Voir *Origine*, ch. 1), mais il estime que le processus est très peu plausible dans la nature (Voir *Origine*, ch. 2, début). En outre, on sait l'aversion philosophique viscérale de Darwin pour les catégories et les entités discrètes. Qu'il s'en présente une quelconque dans son champ d'investigation, Darwin n'a de cesse, en toute occasion, de pointer la série des gradations intermédiaires. Darwin est en cela un esprit qui demeure ancré dans la rationalité des lumières.

[28] ↑ Pour un point de vue opposé à celui défendu ici, voir S. SCHWEBER ("The origin of the *Origin* revisited", 1977).

[29] ↑ F. JENKIN, "The Origin of Species" (1867), p. 287-288.

[30] ↑ F. JENKIN, "The Origin of Species" (1867), p. 286.

[31] ↑ *Ibid.*, p. 291.

[32] ↑ *Ibid.*, p. 289.

[33] ↑ Le texte dit : “*The chances are fifty to one against the gifted individuals being one of the hundred survivors*”. Comme Jenkin vient de parler de dix-mille survivants sur un million, il faut supposer qu’il y a une erreur dans le texte, et qu’il a voulu parler de la fraction des individus qui survivent, soit, en rectifiant : “one of the 1 % survivors”.

[34] ↑ *Ibid.*, p. 288-289.

[35] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (6ème éd., 1872), ch. 4 ; trad. fr., p. 98.

[36] ↑ F. JENKIN, “The Origin of Species” (1867), p. 289.

[37] ↑ *Ibid.*, p. 294.

[38] ↑ R.A. FISHER a fourni en 1930 une élaboration rigoureuse de cette objection. Si l’on raisonne sur des caractères à variation continue, et sous hypothèse d’hérédité par mélange, la variance génétique de tout caractère sera réduite de moitié à chaque génération. Il faut alors concevoir une source de variation nouvelle surabondante pour qu’une quelconque modification s’accomplisse. A la limite, chaque individu devra être un mutant pour le caractère considéré (R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930-1958, ch. 1, pp. 4-5).

[39] ↑ Lettre de Darwin à Wallace du 22 Janvier 1869, in J. MARCHANT, *Alfred Russel Wallace Letters and Reminiscences* (1916), p. 191.

[40] ↑ Lettre de Wallace à Darwin du 30 Janvier 1869, *ibid.*, p. 192.

[41] ↑ Lettre de Darwin à Wallace du 2 Février 1869, *ibid.*, p. 192.

[42] ↑ Argument bien résumé par Wallace dans sa lettre du 30 Janvier 1869, *ibid.*, p. 192.

[43] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (5è ed., 1869), M. PECKHAM ed. (1959), p. 178 ; trad. fr., p. 98.

[44] ↑ *Ibid.*, M. PECKHAM (1959), p. 178 ; trad., pp. 97-98.

[45] ↑ Voir R. OLBY, *Origins of Mendelism* (2ème éd., 1985), pp. 84-86.

[46] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. II, pp. 349-369 ; trad. fr. (1868), Vol. II, pp. 380-398.

[47] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 370 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 399.

[48] ↑ Voir C. ZIRKLE, “The Early History of the Idea of acquired Characteristics and of Pangenesis” (1946).

[49] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 5è éd. (1869), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 178.

[50] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 5è éd. (1869), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 179.

**Deuxième partie. La
sélection sous les fourches
caudines de l'hérédité :
soixante ans de crise
principielle**

Présentation

La théorie de la sélection naturelle a eu son *Caudium*. À la manière dont les armées romaines durent passer “sous les fourches” durant la seconde guerre samnite, elle a dû passer “sous le joug” des théories de l’hérédité et de la variabilité. Juste retour des choses en un sens : Darwin exigeait qu’il y eût de la variabilité et de l’hérédité pour qu’il y ait sélection. Il n’imaginait sans doute pas que ces concepts, qu’il fit tant pour établir sur le devant de la scène biologique, viendraient à menacer le principe de sélection lui-même. Le problème qui domine la théorie de la sélection après Darwin se ramène pendant plus d’un demi-siècle à celui-ci : dans quelle mesure l’hypothèse darwinienne est-elle compatible avec les faits d’hérédité ?

Galton est sans doute le premier à avoir formulé explicitement cette exigence de compatibilité, en 1877, dans un texte où l’on voit pour la première fois s’organiser le projet d’une théorie statistique de l’hérédité, mais aussi celui d’une théorie statistique de la sélection.^[1] Plus tard, il a soutenu que la sélection naturelle ne pouvait agir efficacement sur les “différences individuelles” (autrement dit la variation continue), et pris parti pour une représentation saltationniste de l’évolution, par sélection de variations discontinues. Cette thèse est l’épicentre de la crise interne qui a ébranlé le principe darwinien pendant près d’un siècle.

Dans le sillage de la statistique galtonienne s’est organisée

l'école biométrique anglaise, autour du mathématicien K. Pearson, et du naturaliste W.F.R. Weldon. Tous deux s'appliquèrent avec une rigueur sans précédent à rétablir la possibilité du principe de sélection naturelle dans l'esprit même où Darwin l'avait pensé, c'est-à-dire comme agissant de manière graduelle sur un spectre de variation continue. Pearson s'attacha plus particulièrement à établir la possibilité théorique de la sélection naturelle, en mobilisant une complexe argumentation de statistique mathématique. Dans le même temps, le naturaliste Weldon, utilisant des outils statistiques conçus par Galton et par Pearson s'efforçait d'établir de manière non équivoque au moins un fait de sélection naturelle. Mais la conception phénoménaliste de la science à laquelle adhéraient les biométriciens, leur méfiance pour les hypothèses causales, et aussi leur controverse avec le mendélisme, ont beaucoup fait pour disqualifier le principe darwinien aux alentours de 1900.

L'ultime assaut est venu des théories physiologiques et expérimentales de l'hérédité dans les années 1890-1910. Les mutationnistes (De Vries, Bateson, Johannsen, Cuénot, etc.), bientôt convertis au mendélisme, récusèrent la plausibilité de la sélection darwinienne au nom de l'argument des "lignées pures dans d'authentiques lignées pures, il y a une variabilité apparente (ou "phénotypique") qui ressemble beaucoup à la variabilité "flottante" de Darwin, mais qui n'est pas héritable ; de là l'affirmation que la sélection darwinienne des différences individuelles n'avait tout simplement *aucun* effet modificateur. C'est ainsi que la génétique mendélienne est d'abord apparue comme le coup de grâce apporté au darwinisme.

C'est cependant du mendélisme qu'est venu le renouvellement du darwinisme. De sa confrontation avec le mendélisme, le darwinisme a émergé comme une théorie bicéphale, capable d'exprimer la modification des espèces dans un double langage de la diffusion d'atomes héréditaires (les gènes) au sein des populations, et de la modification graduelle des caractères quantitatifs héréditaires. La théorie génétique de la sélection s'est construite à la fois comme une cinétique de l'accumulation de mutations favorables, et comme une réhabilitation de l'idée darwinienne selon laquelle la modification des espèces repose sur la "variabilité flottante" (ou continue).

Tel est le scénario de résolution de la crise de l'hypothèse sélectionniste, dans les six ou sept décennies qui ont suivi la publication de *l'Origine des espèces*. Les figures historiques intervenant dans ce scénario sont bien connues des historiens qui ont travaillé soit sur l'histoire des statistiques, soit sur les origines de la génétique, et tout particulièrement de la génétique des populations. Nous ne saurions à cet égard assez marquer notre dette à l'égard du remarquable travail pionnier de W.B. Provine.^[2] Notre enquête se distingue de ces travaux par son parti-pris de reconstruire l'histoire spécifique du concept de sélection, plutôt qu'une histoire des disciplines qui y ont été associées.

Dans le scénario proposé, il est trois dominantes conceptuelles qu'il est indispensable de noter d'emblée, car elles confèrent une unité discursive à une période incroyablement compliquée, polémique et souvent confuse dans ses rationalisations. La première est l'intime subordination de la

thématique de la sélection à celle de l'hérédité. C'est là la source d'une difficulté pour l'historien qui veut se concentrer spécifiquement sur la sélection : les post-darwiniens, prosélytes et critiques confondus, se sont d'abord intéressés à l'hérédité, en sorte que le problème de la sélection n'est souvent traité que comme une conséquence de la théorie de l'hérédité. Cette inversion des priorités théoriques est caractéristique de la période post-darwinienne. - Ce n'est plus chez eux la question de l'origine de la variation qui est en "position subordonnée, "comme aimait à le dire Darwin,^[3] c'est celle de la sélection. On ne s'étonnera donc point qu'il soit beaucoup question d'hérédité dans cette partie du livre.

La seconde dominante conceptuelle consiste dans une interrogation omniprésente sur les forces de retour dans l'évolution. Cette interrogation est polymorphe, équivoque, confuse, mais la thématique est là : réversion, retour, régression (statistique ou anatomique), atavisme, hérédité ancestrale, récessivité. L'omniprésence de ce vocabulaire chez *tous* les naturalistes post-darwiniens ne peut passer inaperçue. Le biologiste contemporain a tout à fait raison de se méfier de cette vieille terminologie : il sait, ou bien souvent ne sait plus, à quel point il fut difficile de se dégager des multiples pièges d'un tel langage. Le philosophe-historien se doit au contraire d'affronter la confusion du passé et d'en restituer l'équivoque unité.

Nous ne manquerons pas enfin d'indiquer en temps opportun quelques aspects anthropologiques susceptibles d'éclairer l'ensemble de cette période. Nous ne partageons pas l'idée que l'on rendrait suffisamment compte de la confusion post-

darwinienne en pointant simplement ses expressions idéologiques. Mais on ne saurait passer celles-ci sous silence. Pour le dire en une formule, il serait bien étonnant que les controverses qui opposèrent les partisans du darwinisme social à ceux de l'eugénisme, autrement dit, les points de vue de la sélection naturelle et de la sélection artificielle dans les sociétés humaines, n'aient pas laissé de trace dans la théorie de la sélection.

Dans cette partie, nous analysons d'abord la réflexion galtonienne sur l'hérédité et sur la sélection. C'est en elle qu'il convient d'identifier la double source de la rationalisation biométricienne de la sélection et de sa récusation mutationniste. C'est en Galton par ailleurs que se rencontrent toutes les thématiques polymorphes de la régression (Chapitres IV et V). Nous examinerons ensuite en quel sens et dans quelles formes les post-darwiniens ont établi la possibilité et la réalité de l'hypothèse darwinienne (Chap. VI-VIII).

Notes

[1] ↑ F. GALTON, "Typical Laws of Heredity" (1877), p. 512.

[2] ↑ W.B. PROVIN, *The Origin of Theoretical Population Genetics* (1971). Sur Galton, l'école biométrique anglaise et son conflit avec le mendélisme des origines, les travaux les plus marquants nous semblent avoir été R.S. COWAN, "Sir Francis Galton and the Continuity of Germplasm : a Biological Idea with Political Roots" (1968), "Francis Galton's Contributions to Genetics" (1972), "Francis Galton's Statistical Ideas : the Influence of Eugenics" (1972), "Nature and Nurture" (1977) ; P. FROGATT & N.C. NEVIN, "The 'Law of Ancestral Heredity' and the Mendelian-Ancestral Controversy in England, 1899-1906" (1971) ; D.A. MACKENZIE, *Statistics in Britain 1865-1930* (1981) ; B.J. NORTON, *Theories of Evolution of the Biometric School* (1971, Chap. 3), "The Biometric Defense of Darwinism" (1973) Karl Pearson

and the Galtonian Tradition : Studies in the Rise of Quantitative Social Biology (1978) ; R.C. OLBY, *Origins of Mendelism*.(1966, 1985). En langue française, voir J. PIQUEMAL, “Quelques distinctions à propos de l’informe et à propos de sa mathématisation” (1972) ; Ph. SENTIS, La Naissance de la génétique au début du 20ème siècle (1970), et la thèse non publiée de C. LENAY, Enquête sur le hasard dans les grandes théories biologiques de la deuxième moitié du dix-neuvième siècle (1989).

[3] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), pp. 426-427, et 236 ; trad. fr. (1868), pp. 460-461 et 264-265.

Chapitre IV. Galton : “hérédité”

Il est particulièrement difficile d’apprécier l’œuvre de Francis Galton (1822-1911) dans la perspective de l’histoire des sciences, et plus encore dans la perspective de l’histoire de la biologie. Grande est la tentation d’ironiser sur l’invraisemblable arrogance sociale de cet aristocrate victorien, sur l’idéologie transparente qui traverse ses spéculations sur l’hérédité, sur la confusion moliéresque de ses efforts pour mathématiser toutes sortes de données populationnelles, enfin sur la douteuse anthropologie bio-statistique vers laquelle convergent tous les aspects de son œuvre. Qu’il s’agisse des développements modernes de la science de l’hérédité ou de l’issue tragique de la propagande eugéniste, l’histoire du vingtième siècle a rendu désuète et suspecte la pensée héréditariste de Galton.

Il faut toutefois aller au-delà du procès. “L’hérédité” est devenue au vingtième siècle une affaire théorique et pratique assez importante pour que l’on s’efforce de comprendre rigoureusement la genèse du concept. On ne peut plus en particulier faire débiter l’histoire des théories de l’hérédité avec la redécouverte des lois de Mendel en 1900, en rejetant dans les ténèbres de l’archaïsme tout ce qui ne s’y rapporte pas. Le mendélisme a sans aucun doute représenté une rupture méthodologique capitale ; mais on doit interpréter celle-ci en rapport avec l’idée, bien installée dès les années 1870, que l’hérédité constituait désormais un enjeu primordial

pour la théorie biologique. Or dans cette histoire, le rôle de Galton fut fondamental, pour des raisons qui relèvent inextricablement de la spéculation théorique et de l'idéologie sociale.

Par ailleurs, la pensée de Galton a exercé une influence déterminante sur les deux traditions de pensée qui, autour de 1900, se sont affrontées sur le problème de la possibilité d'une modification des espèces par sélection darwinienne. L'école biométrique anglaise s'est réclamée de Galton en tant qu'inventeur des outils statistiques sur lesquels elle s'est appuyée pour justifier l'hypothèse darwinienne de sélection naturelle. Mais son influence n'a pas été moins grande sur ceux qui, mutationnistes puis mendéliens de la première heure (e.g. Bateson, De Vries, Johannsen) ont revendiqué son héritage conceptuel et ses méthodes pour prouver l'inefficacité de la sélection darwinienne. C'est pourquoi il nous a semblé indispensable de comprendre la singulière figure de ce théoricien qui, n'étant ni naturaliste, ni mathématicien, ni biologiste de laboratoire, n'en a pas moins imposé le premier un concept dur de l'hérédité, et posé la nécessité de repenser le concept de variation héréditaire dans un langage statistique.

Dans ce chapitre, nous montrons comment, parti d'un préjugé darwinien, Galton a peu à peu bâti un schéma théorique dans lequel le problème de l'hérédité a pris le pas sur celui de la sélection naturelle. L'apport théorique majeur de Galton fut sans doute de poser clairement le problème du rapport entre hérédité et population. Quels que soient les motifs pour lesquels Galton a affronté ce problème, on peut le créditer, pour reprendre une heureuse formule de R.C. Olby, d'avoir

établi qu'hérédité, variabilité, et retour à des caractères ancestraux sont des aspects d'un même phénomène, et non comme on le croyait en général au dix-neuvième siècle, des forces distinctes.^[1] Cette idée, Galton l'a inlassablement creusée, en cherchant d'abord dans une théorie physiologique de l'hérédité, puis dans une théorie statistique de l'hérédité. La première le conduisit à refuser la pangenèse darwinienne ; la seconde, à donner une interprétation quantitative de ce que Darwin appelait les "petites différences individuelles" ; l'ensemble devait enfin aboutir à une généralisation abstruse connue sous le nom de "loi d'hérédité ancestrale". Nous décrivons dans ce chapitre ces trois aspects successifs de la réflexion galtonienne sur l'hérédité, réservant pour le suivant la critique directe de la conception darwinienne de la sélection naturelle.

I - Physiologie spéculative de l'hérédité

La réflexion de Galton sur l'hérédité s'étend sur un peu plus de trente ans. On en trouve le premier indice dans un article de 1865 sur "le talent et le caractère héréditaires",^[2] et l'un des derniers avatars dans un "diagramme d'hérédité" publié en 1898 pour illustrer la "loi d'hérédité ancestrale".^[3] Au-delà, tout particulièrement après la redécouverte des lois de Mendel et la dispute entre biométriciens et mendéliens, Galton délaissa le débat théorique pour ne plus guère s'intéresser qu'aux implications eugénistes de sa pensée héréditariste.^[4]

Il est important de noter que la réflexion de Galton fut contemporaine de beaucoup d'autres tentatives pour produire une théorie de l'hérédité. Toutes ces théories se donnaient comme physiologiques, et proposaient à ce titre quelque hypothèse sur les causes des phénomènes d'hérédité. L'originalité de Galton, comme l'a bien noté R. Swinburne,^[5] fut d'élaborer une théorie quantitative et prédictive, très précisément une théorie *statistique*, fondée sur les données les plus ordinaires de l'hérédité, à savoir : -les enfants ressemblent à leurs parents, mais pas complètement ; -les enfants de parents exceptionnels sont en général plus "médiocres" ; -il arrive souvent que les caractères sautent une ou plusieurs générations. En procédant ainsi, Galton, et à sa suite l'école biométrique, a voulu réagir à la dispersion des spéculations physiologiques, et construire une théorie de l'hérédité libre autant que possible de préjugé causal. Il est toutefois remarquable que Galton ait dans un premier temps exprimé ses vues sur l'hérédité dans un contexte indépendant de la statistique mathématique.

Quoique petit-fils d'Erasmus Darwin, et cousin de Charles Darwin, Francis Galton (1822-1911) n'est pas non plus venu à l'hérédité par la voie naturaliste. Avant 1865, date du premier texte sur l'hérédité, on ne trouve dans la liste exhaustive de ses écrits que des textes géographiques ou météorologiques, largement inspirés par une expédition en Afrique du Sud dans les années 1850-52. L'article de 1865 paraît six ans après *L'origine des espèces*. Divers témoignages indiquent que la lecture du livre de son cousin a joué un rôle décisif dans l'orientation de Galton vers "l'hérédité" [heredity], ce mot qui faisait "français", inusuel, et fantaisiste.^[6] Dans cet article,

intitulé “le talent et le caractère héréditaires”,^[7] Galton s’emploie à montrer que les caractères mentaux et moraux de l’homme résultent de l’action combinée de la sélection naturelle et de l’hérédité. Dans la liste des aptitudes et traits comportementaux que Galton considère comme héréditaires, on relève : les capacités intellectuelles, la prédisposition aux passions impulsives, l’amour parental, le caractère plus ou moins domestique (“Le nègre est remarquablement domestique”), le sens du péché originel et l’aptitude à la prière. Galton n’a jamais caché - au contraire - que sa conviction de l’hérédité des attributs mentaux et moraux était l’origine et le motif dominant de toute sa pensée.

Dans la discussion de cette question se dessinent les contours d’une réflexion générale sur “l’hérédité”. On reconnaît dans l’article de 1865 l’ébauche de trois doctrines qui n’ont cessé de s’affirmer davantage dans l’œuvre de Galton.

La première doctrine est très proche de ce que Weismann a appelé une vingtaine d’années plus tard la doctrine de l’indépendance et de la continuité du plasma germinal. Il faut, explique Galton, aller au bout de l’affirmation que “tout ce que nous possédons à notre naissance est un héritage de nos ancêtres”. Il faut admettre l’hypothèse que nous ne soyons les uns et les autres que “des transmetteurs passifs d’une *nature* que nous avons reçue, et que nous n’avons pas le pouvoir de modifier”. Curieusement, Galton attribue cette hypothèse à Darwin, et la formule dans un langage de la descendance commune :

“Nous aurons une conception approximativement correcte de l’origine de notre vie, si nous considérons que nos

propres embryons proviennent immédiatement des embryons à partir desquels nos parents se sont développés, que ceux-ci proviennent des embryons de *leurs* parents, et qu'il en est ainsi de suite indéfiniment. De la sorte, nous devrions voir la nature de l'humanité, et peut-être celle de la création animée dans sa totalité, comme un unique système continu, développant sans cesse des branches nouvelles dans toutes les directions, ces branches s'entrelaçant en diverses manières, et bourgeonnant des vies séparées à chaque point d'entrelacement." ^[8]

On remarque dans ces propos comment le principe darwinien de descendance commune est sollicité d'une manière qui préfigure un refus de l'hérédité des caractères acquis.

La seconde doctrine générale contenue dans l'article de 1865 porte sur le rapport entre hérédité raciale et hérédité familiale. Galton se refuse à limiter les phénomènes d'hérédité aux caractères raciaux, autrement dit, aux caractères invariablement transmis des parents aux enfants. Il insiste sur l'existence d'une transmission héréditaire des qualités individuelles, précisément caractérisée par la variabilité des enfants au sein d'une même famille, et une tendance à la réversion vers des types "plus moyens" [meaner] que ceux de leurs parents. ^[9] Bien que le texte demeure très allusif, on discerne une première esquisse de la grande idée-force de Galton selon laquelle la variabilité familiale, la variabilité raciale et la "réversion" ne sont que des points de vue sur un même grand phénomène, qu'il convient d'appeler "hérédité". Galton explique en effet que, s'il est vrai que les enfants de parents exceptionnels sont "plus moyens" que leurs parents, ils

leur ressemblent cependant davantage que les individus moyens de la population. C'est au demeurant sur cette observation qu'il s'appuie pour donner une première formulation de ce qu'il appellera plus tard le projet eugénique : l'homme, s'il le désire, devrait être capable de "produire une race humaine hautement améliorée, et qui n'ait pas tendance à faire retour [revert] aux types plus moyens [meaner], en tout cas pas davantage que ne le font nos races bien fixées de chevaux de course et de chiens de chasse". ^[10]

L'on voit enfin apparaître dès l'article de 1865 une première forme de ce qui deviendra à la fin des années 1890 la "loi d'hérédité ancestrale" :

"La part qu'un homme retient dans sa constitution de ses ascendants éloignés est inconcevablement petite. Le père transmet, en moyenne la moitié de sa nature, le grand-père un quart, l'arrière-grand-père un huitième ; la part décroît selon une progression géométrique avec une grande rapidité." ^[11]

Galton ne donne aucune justification de cette assertion, et ne s'y attarde pas. Elle ne mériterait guère que nous y prêtions attention si elle ne constituait la première formulation d'une idée qui devait avoir une grande importance dans les controverses sur l'hérédité et sur la sélection autour de 1900. À première vue, la série géométrique évoquée par Galton ($1/2$, $1/4$, $1/8$,... $1/2^n$) fait beaucoup penser à la vieille notion de dilution du sang et au langage du "pur-sang", "demi-sang", "quart-sang", etc. Sans doute ce langage d'éleveur est-il repris par Galton, mais celui-ci le détourne vers tout autre chose. Le langage de la dilution du sang était utilisé par les éleveurs dans

le contexte du métissage des races : tel cheval -disait-on- ne retient plus à la deuxième génération, qu'un quart du sang de telle "race pure" qu'on a métissée. Or Galton ne s'intéresse pas à cela, mais à une formule ou loi d'hérédité décrivant la contribution de chacun des ancêtres individuels à "l'héritage" de la progéniture. La spéculation a donc trait à l'hérédité intraraciale. Elle enveloppe l'idée que dans sa constitution héréditaire, un individu "hérite" autant de ses ancêtres que de ses parents immédiats, et qu'il y a là une sorte d'inertie de la race en tant que telle qui est la cause de la tendance des enfants à faire partiellement retour vers la moyenne de la population.

La configuration conceptuelle de la pensée galtonienne de l'hérédité nous semble donc être assez clairement préfigurée dès le texte de 1865 sur "le talent et le caractère héréditaire". Dès ce texte apparaissent les trois éléments caractéristiques de la théorie générale de "l'hérédité" que Galton s'appliquera, trente ans durant, à construire : 1) un postulat physiologique : continuité de la lignée germinale ; 2) l'exigence d'une théorie articulant ressemblance et variabilité aux deux niveaux de la parenté et de la race ; 3) la notion d'hérédité ancestrale.

Après la parution de son article sur le talent et le caractère héréditaire, Galton s'est de plus en plus franchement engagé dans une recherche centrée sur le thème de l'hérédité. En un sens, l'inspiration anthropologique initiale ne s'est jamais démentie : la question de l'hérédité des qualités mentales fit l'objet de nombreuses publications. Au début Galton se contenta de dresser d'interminables généalogies d'hommes célèbres. ^[12] Puis, à mesure qu'il s'engageait dans l'aventure

statisticienne, Galton en vint à théoriser l'hérédité de l'intelligence dans un langage psychométrique,^[13] en même temps qu'il développait une propagande eugéniste de plus en plus efficace et organisée. À la fin du dix-neuvième siècle, la configuration eugéniste telle que nous la connaissons était solidement en place, tant dans sa structure méthodologique (la triade hérédité-statistique-psychométrie), que dans ses moyens institutionnels (laboratoires, sociétés savantes, maison d'édition, et bientôt revues spécialisées).

Nous laisserons toutefois de côté cet aspect bien connu de l'industrie galtonienne pour nous concentrer sur quelques moments épistémologiquement importants de l'élaboration du concept général d'hérédité. Dans les dix années qui ont suivi l'article de 1865, cette élaboration s'est cherchée du côté d'une sorte de physiologie spéculative, à l'occasion de laquelle Galton a exploré les implications paradoxales du rejet de l'hérédité des caractères acquis.

On ne trouve pas à vrai dire dans les textes précoces de cette période un rejet de l'hérédité de l'acquis aussi radical que celui dont Weismann s'est fait ultérieurement l'avocat dans les années 1880.^[14] Mais on y trouve assurément une doctrine de la continuité des cellules germinales, dans le contexte d'une contestation ouverte de l'hypothèse darwinienne de pangenèse. L'histoire est à ses débuts assez étrange. En 1865, Galton avait attribué à Darwin l'idée que les habitudes d'un individu ne sont transmises à sa descendance qu'à un très petit degré, si jamais elles le sont. D'où il avait lui-même tiré la conclusion que "nos propres embryons proviennent immédiatement des embryons à partir desquels nos parents se

sont développés”.^[15] Il y avait là une certaine préfiguration assez claire de la notion de continuité de la lignée germinale. Or en 1868 Darwin exposait sa fameuse hypothèse “provisionnelle” de la pangenèse, hypothèse qui consistait à dire que “ce ne sont ni les organes reproducteurs ni les bourgeons qui engendrent l’organisme, mais les unités dont chaque individu est composé”.^[16] Les “unités” en question étaient les cellules, dont Darwin supposait qu’elles bourgeonnaient en permanence des “gemmules” capables de circuler dans l’ensemble du corps et de se réunir dans les éléments sexuels.^[17] L’une des implications de l’hypothèse de la pangenèse était que toute modification de structure induite dans la “matière” des cellules par l’usage ou le non-usage, la nourriture, ou toute circonstance externe, se retrouvait dans la matière des gemmules qui s’en détachaient.^[18]

On imagine aisément le trouble de Galton lorsqu’il prit connaissance de cette hypothèse. La pangenèse était incompatible avec l’idée d’une consécution immédiate des “embryons” d’une génération à l’autre”. Dans *Le génie héréditaire* (1869), l’idée de continuité des éléments embryonnaires est reléguée dans le paragraphe conclusif, sous une forme allusive, poétique et assez équivoque, quoiqu’intéressante du point de vue des croyances métaphysiques de Galton :

“On peut considérer chaque individu comme quelque chose qui n’est pas pleinement détaché de sa source parentale - comme une vague soulevée et configurée par des conditions normales dans un océan inconnu et illimité. Il y a véritablement une solidarité, aussi bien qu’une séparation,

en tout être humain, et probablement dans toute vie quelle qu'elle soit. J'assume assez cette croyance pour assumer que la constitution de l'univers est un pur théisme, et que la forme de son activité peut être décrite comme étant coopérative." ^[19]

Par ailleurs, dans ce même chapitre, Galton adopte l'hypothèse de la pangenèse et l'expose en admettant que les gemmules "circulent dans le sang", ^[20] précision que Darwin s'était gardé de donner dans la *Variation*, mais se garda bien aussi de démentir dans un premier temps.

Galton n'était en fait guère convaincu par l'hypothèse de pangenèse. Dès après la parution du *Génie héréditaire*, il entreprit de la tester. L'expérience portait sur des lapins, et consistait à réaliser des transfusions sanguines massives entre des animaux de robe diversement pigmentée. Les lapins transfusés étaient soigneusement isolés des donneurs, puis autorisés à se reproduire avec des animaux de même type. S'il apparaissait des métis dans la progéniture, l'hypothèse de pangenèse trouvait une confirmation expérimentale. L'expérience fut menée de fin 1869 à 1871, suscitant un intérêt certain chez Darwin, comme le montre sa correspondance avec Galton. ^[21] En 1871, Galton en publiait le résultat :

"J'ai élevé quatre-vingt-huit lapins correspondant à treize portées, et il n'y a pas eu dans un seul cas la moindre preuve d'une altération du type (...). La conclusion de cette large série d'expériences ne peut-être évitée : la doctrine de la Pangenèse, telle que je l'ai interprétée est purement et simplement incorrecte." ^[22]

Darwin réagit immédiatement à l'article de Galton. Dans une lettre adressée au journal *Nature*, il expliqua qu'il n'a jamais dit que les gemmules dussent circuler "dans le sang". D'abord parce qu'une telle formulation n'aurait eu aucun sens pour des protozoaires ou des plantes. Mais aussi parce qu'on pouvait concevoir que les gemmules diffusent "au travers des tissus, de cellule à cellule, et indépendamment de la présence de vaisseaux".^[23] La réponse ressemblait beaucoup à une escapade, sur laquelle Galton ne manqua d'ironiser dans la réponse qu'il fit quelques jours plus tard dans les colonnes du même journal.^[24] Darwin ne déclarait-il pas, dans la *Variation*, que les gemmules sont "des petits granules (...) qui circulent librement dans l'ensemble du système",^[25] et qui "doivent être totalement diffusées dans l'organisme"^[26] Courtoisement, Galton admit cependant qu'il s'était mépris sur le sens de l'hypothèse, et sur l'intérêt manifesté par Darwin pour l'expérience de transfusion (la correspondance montre qu'il a aidé Galton à choisir et à se procurer les lapins, et qu'il en a lui-même élevé un certain nombre). En vérité, concluait Galton, il avait été "conduit sur une fausse piste par un langage ambigu". Mais après tout, son travail "n'avait pas été vain".

De ses expériences de transfusion, Galton tira la conclusion prudente que les éléments reproducteurs (les gemmules) n'avaient pas une résidence indépendante dans le sang. Deux interprétations étaient en fait possibles : ou bien les gemmules résidaient dans les seuls organes sexuels ; ou bien elles existaient aussi dans le sang, mais elles périssaient si rapidement qu'elles n'avaient pas le temps d'arriver aux organes sexuels. L'hypothèse forte sur l'hérédité était évidemment la première ; c'est celle que Galton ne cessa de

renforcer, bientôt suivi par un nombre croissant de cytologistes. Ceux-ci lui apportèrent au demeurant de nouveaux arguments contre la pangenèse : par exemple l'argument de la barrière placentaire,^[27] ou encore celui de l'incompatibilité de la notion darwinienne de gemmule avec les dogmes de la théorie cellulaire (Les cellules sexuelles, comme toute cellule, ne viennent jamais que d'autres cellules, pas de "gemmules").

Un an après sa controverse avec Darwin, Galton s'aventurait enfin à un article entièrement consacré à l'hérédité en général, sans égard particulier pour les aptitudes mentales. De manière délibérément provocative, l'article était intitulé "Des liens de sang".^[28] Comme tous les textes fondamentaux et novateurs de Galton, il est passablement abstrus, mais fascinant par les conclusions paradoxales qu'il dégage quant au rapport entre "parenté" et "hérédité". La difficulté du texte vient de ce que Galton formule dans un langage physiologique des problèmes qui appelaient en fait une théorie statistique de l'hérédité. L'article s'ouvre sur ces mots :

"Dans ce mémoire, je me propose de déduire une notion de la "parenté" mieux définie que celle qui existe actuellement, en raisonnant sur des faits reconnus. Mon but est d'analyser et de décrire le rapport compliqué qui lie héréditairement un individu à ses parents, à ses frères et sœurs, et par extension de liens semblables, à ses parents plus éloignés. J'espère de la sorte exposer les doctrines de l'hérédité d'une manière plus ordonnée et plus explicite qu'on ne le peut autrement"^[29]

L'hypothèse fondamentale de Galton est qu'il faut concevoir

chaque individu comme constitué de deux parties : -l'une est latente, et "ne nous est connue que par ses effets sur la postériorité de l'individu" ; -l'autre est "patente" et constitue "la personne manifeste à nos sens".^[30] Les deux parties consistent en éléments discrets, largement indépendants les uns des autres. Galton demeure évasif quant à la nature anatomique de ces éléments, mais tous sont issus de lignées qui divergent à partir d'un groupe commun d'éléments contenus dans l'œuf fécondé. Certains de ces éléments originels se développent en "unités organiques", ou cellules, dont l'agrégat organisé forme le corps différencié, tandis que d'autres demeurent à l'état "latent" dans les organes de la reproduction. Ces éléments latents ne sont pas des "unités organiques" (des cellules), mais des "germes" susceptibles de se développer en unités organiques.

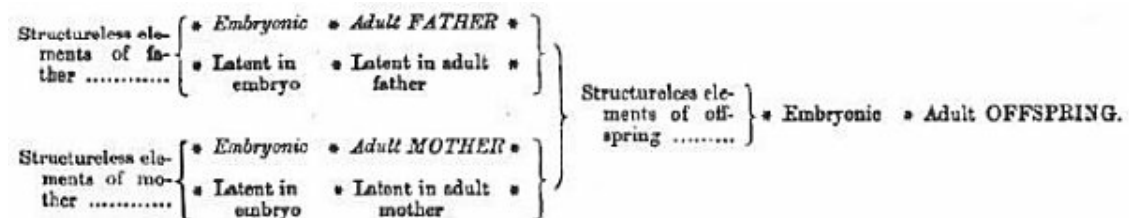
La distinction des éléments "patents" et des éléments "latents" est tout entière déduite de l'existence de faits de "réversion", c'est-à-dire de caractères qui disparaissent pendant une ou plusieurs générations pour réapparaître ensuite. On se souvient que Darwin voyait dans la réversion un fait d'hérédité marginal, mais extrêmement significatif, car il permet de distinguer clairement les faits de "développement" de ceux de transmission héréditaire. Galton reprend cette idée, et la généralise. La réversion devient pour lui la manifestation la plus ordinaire de l'hérédité. Elle se confond en vérité avec la variabilité que l'on observe dans les enfants issus de mêmes parents : chaque parent transmet à ses descendants des qualités qu'il ne manifeste pas dans sa personne visible, mais susceptibles de se manifester dans tel ou tel de ses enfants, ou dans un descendant plus éloigné. Ainsi la réversion et la

variabilité sont-elles deux aspects d'un même phénomène, qui n'est rien d'autre que "l'hérédité". La réversion prouve qu'il y a en chaque individu une variabilité "latente" qui excède largement celle des éléments qui font la personne visible. ^[31] Ainsi "la grande variation qui est parmi les individus issus de mêmes parents n'est pas incompatible avec la stricte doctrine de l'hérédité". ^[32]

Il convient malgré tout de ne pas indûment attribuer à la spéculation galtonienne plus qu'elle ne dit. Jusqu'où la théorie de l'hérédité exposée dans l'article de 1872 sur "les liens de sang" anticipe-t-elle la distinction weismannienne du "soma" et du "germen" ? ^[33] La doctrine exposée par Weismann en 1883 affirme que la "lignée germinale" est continue, indépendante, et virtuellement immortelle. Cette doctrine est exprimée dans le langage de la théorie cellulaire, et implique un refus intransigeant d'un quelconque effet en retour des lignées cellulaires somatiques sur la lignée germinale : c'est là la signification précise que Weismann donne à son refus de l'hérédité de l'acquis. Galton, il est vrai n'était pas aussi radical. Il n'excluait pas en 1872 que les "éléments patents" aient un faible pouvoir de transmission héréditaire, comme le montre le schéma reproduit ci-dessous (fig. 1). Sur ce schéma, les éléments figurés en italiques sont ceux du corps visible, et indiquent de "faibles lignes d'hérédité", ce qui revient à admettre que les tissus somatiques peuvent exceptionnellement former des "germes" entrant dans la constitution des cellules sexuelles. Toutefois, trois ans plus tard, dans "Une théorie de l'hérédité" (1875), le ton se durcit très nettement à l'égard de la théorie de la pangenèse : les germes "développés" (ceux qui donnent les tissus différenciés)

sont cette fois stériles, et la fécondité n'appartient qu'aux éléments non développés, dont le siège est dans les organes sexuels. ^[34]

Fig. 1



Représentation schématique d'une hypothèse physiologique sur l'hérédité (F. GALTON, "On Blood-Relationship", 1872). Les "éléments instrutturés" sont les éléments contenus dans l'œuf fécondé, avant toute différenciation embryonnaire. Les éléments désignés en italiques indiquent de "faibles lignes d'hérédité".

Ces réserves faites, on ne peut qu'être frappé par la représentation identique que Galton et Weismann ont des éléments germinaux. Tous deux voient dans l'ontogenèse un processus au cours duquel les cellules, en se différenciant, ne retiennent que certains des éléments du plasma germinal ovulaire : les éléments "patents" de Galton résultent d'un échantillonnage des éléments "latents", ^[35] tout comme l'idioplasma germinal de Weismann. Sur ce terrain, les deux auteurs partagent une même vision archaïque du rapport entre développement et hérédité. Le patrimoine héréditaire est représenté comme une sorte de stolon qui chemine indéfiniment dans le temps, bourgeonnant à chaque "génération" des individus par une opération de différenciation diminutive. ^[36]

La spéculation physiologique de Galton sur l'hérédité enveloppait donc une intuition très proche de la doctrine de la

continuité et de l'indépendance de la lignée germinale. Cependant le caractère le plus remarquable de la spéculation physiologique de Galton était en fait ailleurs, dans l'interrogation statistique qu'elle suggérait. Si en effet l'hérédité consiste en éléments "latents" qui débordent largement les caractères apparents de l'individu, alors on ne peut plus admettre que l'hérédité soit simplement une relation de ressemblance entre les *personnes* des parents et des enfants. C'est pourquoi Galton invite en 1872 à considérer la formation d'un enfant comme un échantillonnage aléatoire des caractères latents dans les deux parents. À cette occasion, il utilise très explicitement l'image de l'urne. Du point de vue de l'hérédité, les parents peuvent être représentés comme deux "urnes" pleines de boules : -l'enfant est un échantillon tiré au hasard dans une urne commune rassemblant toutes les boules parentales. De là résulte que la manifestation la plus fondamentale de l'hérédité est l'écart de l'enfant par rapport aux deux parents, ou mieux, par rapport à leur moyenne. ^[37] L'hérédité s'exprime donc d'abord dans la variabilité : par ses caractères latents, chaque parent est comme un réservoir de caractères qui, débordant largement sa personne, tisse un lien entre la progéniture et la population. L'hérédité du biologiste, tout autant et peut-être davantage que la parenté de l'anthropologue, n'est ainsi ni individuelle ni raciale : elle est entre les deux.

Laissons Galton conclure lui-même sur la signification de sa spéculation physiologique sur l'hérédité :

"On ne peut manquer d'être impressionné par la manière fallacieuse dont on estime l'hérédité, lorsqu'on la pense

couramment comme allant des parents aux enfants, en usant de ces derniers mots au sens populaire de personnalités visibles. Le vrai lien héréditaire relie (...) non le parent à l'enfant, mais les éléments primaires des deux, tels qu'ils existaient dans les œufs nouvellement fécondés à partir desquels ils se sont respectivement développés. Il n'y a aucune excuse à ne pas tenir compte de ce fait, en alléguant notre ignorance de la diversité et des valeurs proportionnelles des éléments primaires : (...) nous ajoutons gratuitement de la confusion à notre ignorance, lorsque nous traitons les faits d'hérédité sur le plan des pedigrees ordinaires -autrement dit en allant des *personnes* des parents à celles de leurs enfants." ^[38] (italiques dans le texte)

La déclaration ne manque pas de charme, si l'on se souvient de l'acharnement avec lequel Galton a lui-même rassemblé des "pedigrees" d'hommes célèbres, dans *Le génie héréditaire* (1869) et dans son livre sur *Les hommes de science anglais* (1874). Mais elle indique le genre de réalité difficile qu'il s'efforçait de discerner dans l'interminable examen des "pedigrees" et de la "descendance". En dépit du langage physiologique dans lequel il s'est d'abord exprimé, c'est à la variabilité des individus dans une population que Galton s'intéressait. Aussi bien la spéculation physiologique initiale ne lui fut-elle qu'une médiation imagée pour aborder le grand problème sur lequel il a véritablement manifesté son talent inventif, à savoir celui de la description populationnelle de l'hérédité.

II - De la théorie statistique de l'hérédité à l'hérédité ancestrale

La réflexion statistique de Galton sur l'hérédité s'est tout entière construite comme l'approfondissement d'un paradoxe, qui naît du rapprochement de deux observations populaires : 1°) les enfants ressemblent à leurs parents, mais ils sont en même temps très différents les uns des autres ; 2°) les parents "exceptionnels" (de quelque point de vue que ce soit) ont en général des enfants plus "médiocres" qu'eux-mêmes. À partir de ces données de sens commun, le paradoxe s'énonce ainsi : les enfants ne "tendent" pas à ressembler à leurs parents, mais au type moyen de la race.

Ce paradoxe est le leitmotiv de *tous* les écrits de Galton sur l'hérédité. Il n'en est aucun dans lequel il n'apparaisse pas. Le thème se prêtait à une élaboration dans le langage de la statistique, dont précisément les outils commençaient à être largement connus. Exprimée dans le langage de la statistique, l'hérédité telle que la voit Galton se meut entre deux pôles : celui de la famille, avec sa "moyenne" et sa "variabilité" propres, et celui de la population générale, elle aussi avec sa moyenne et sa variabilité. Entre ces deux pôles, un étrange mouvement se produit à chaque génération : dans une famille donnée, la moyenne des enfants pour un caractère ne coïncide pas avec celle des parents, ni avec la moyenne de la population, mais elle se rapproche de celle-ci. Comme le dit déjà le texte de 1865 sur le talent héréditaire, les enfants sont "plus moyens" que leurs parents. Galton a très tôt appelé

réversion cette tendance centripète, en référence au terme que Darwin, à la suite de bien d'autres naturalistes, avait utilisé pour désigner le retour à des caractères ancestraux. Plus tard, Galton abandonna ce terme pour celui de *régression*, terme qui lui-même s'est assez vite affranchi de tout lien conceptuel avec l'hérédité, et s'est maintenu comme le nom d'un outil fondamental en statistique mathématique.

Dans cette section, nous montrerons comment Galton a construit le concept statistique d'hérédité comme synthèse de la variabilité familiale, de la variabilité sociale, et de la régression, et comment ce concept s'est dégradé finalement en 1887 en "hérédité ancestrale". L'histoire de la statistique mathématique ne sera évoquée que dans la mesure où elle interfère avec celle des théories de l'hérédité et de la sélection. Il nous a semblé utile dans cette partie de notre enquête de recourir largement à la figure. Les schémas sont en effet souvent chez Galton bien davantage que des illustrations ; ce sont des moyens explicites de l'invention des hypothèses et parfois de leur preuve. Tantôt ils se substituent à l'analyse mathématique trop difficile, tantôt ils la prolongent en faisant apparaître sa signification conceptuelle.

1 - Statistique mathématique et hérédité

Une nouvelle fois, il convient de partir de Darwin. Celui-ci estimait que l'essentiel de la variation héréditaire consistait

dans les “différences individuelles”. Ces dernières étaient conçues comme des variations en degré, d’ampleur “infinitésimale”. Ces “différences individuelles” ou “gradations insensibles” ressemblent beaucoup à ce que les biométriciens ont appelé plus tard la “variation continue” dans une population. Toutefois, Darwin n’avait pas une représentation claire de ce que les statisticiens appellent une “population”. Il n’emploie pas le mot en son sens moderne, et ne parle jamais à propos des animaux et des plantes que de “races” ou de “variétés”. Il semble qu’il ait eu connaissance de la *Physique sociale* de Quételet (1835) de très bonne heure,^[39] mais le langage typologique de Quételet (“l’homme moyen” comme “type”) a tout pour l’éloigner de ce vocabulaire. Par ailleurs le mode de raisonnement utilisé dans l’*Origine des espèces* montre que le naturaliste ne se représente pas vraiment une “race” comme un spectre de variation continue. Il localise la variation insensible dans certains individus qui s’écartent du caractère moyen, et transmettent l’écart à leur progéniture ; celle-ci l’amplifie, et le processus se renouvelant au cours des temps, une variété nouvelle vient à se former (Cf *supra* Chap. III). Autrement dit, Darwin ne raisonne pas en termes de distribution statistique d’un attribut mesurable dans une population. C’est pourquoi il pense toujours l’hérédité et la sélection dans le vocabulaire de “l’individu”, car c’est tout ce qu’il sait opposer au “type”. Sa correspondance avec Galton dans les années 1870 montre d’ailleurs qu’il a beaucoup de mal à comprendre une argumentation exprimée dans un vocabulaire statistique.

Galton au contraire voit d’emblée “les différences individuelles” de Darwin dans un langage et une imagerie qui

sont ceux de la statistique sociale de Quételet. Dès le texte de 1865 sur “le talent et le caractère héréditaires”, il est clair que “l’hérédité” ne doit pas être pensée dans la seule perspective de l’individu, mais bien plutôt dans celle de la famille et de la race, considérée chacune dans leur variabilité. Aussi bien Galton brise-t-il d’entrée de jeu la thématique “individualiste” de l’hérédité qui était celle de Darwin. En 1889, il récapitulera d’une formule lapidaire le parti-pris qui a animé toutes ses recherches : “La science de l’hérédité a affaire aux phratries [fraternities] et aux grandes populations plutôt qu’aux individus, et elle doit traiter celles-là comme des unités”. ^[40]

Cela dit, il n’allait pas de soi d’appliquer à l’hérédité les concepts et les méthodes de la mathématique statistique. Dans son autobiographie, ^[41] Galton a indiqué que son premier contact avec la méthodologie statistique de Quételet remontait à 1863, soit deux ans avant la publication de son tout premier texte sur l’hérédité. Ce qui l’a immédiatement fasciné dans Quételet, c’est “la loi des écarts à la moyenne”, dont il prit connaissance en lisant la traduction anglaise (1849) des *Lettres à Son Altesse Royale le Duc Régnant de Saxe-Cobourg et Gotha sur la théorie des probabilités, appliquée aux sciences morales et politiques* (1846). Il ne sera donc pas inutile de rappeler ce qu’était l’intention conceptuelle de Quételet dans l’usage qu’il fait de la fameuse loi. ^[42]

La “loi des écarts à la moyenne” est aussi connue sous le nom de “loi de fréquence de l’erreur”, ou encore de “loi normale”. Mais cette dernière dénomination est absente des textes de Quételet, de même que des premiers écrits statistiques de Galton. L’expression de “courbe normale” est en fait

tardive.^[43] Nous l'utiliserons cependant par commodité de langage. La "loi des écarts à la moyenne" a son origine dans une longue tradition de recherche sur la meilleure estimation de la position d'un point à partir d'observations qui comportent toutes un élément d'erreur. La question était classique dans la statistique mathématique du début du dix-neuvième siècle, et intéressait tout particulièrement les astronomes, les ingénieurs militaires (artillerie), et les géographes (géodésie).

On connaît l'apport capital de Laplace à la formulation de ce problème. Dans une série de mémoires publiés dans les années 1810, Laplace avait montré que si les mesures individuelles d'un phénomène sont chacune une moyenne d'un grand nombre de composantes (observations) indépendantes, ces mesures devaient se distribuer approximativement selon une loi de Gauss. Laplace présentait cette distribution sous le nom de courbe de "l'erreur possible".

Quételet, dans les *Lettres* de 1846, reprend cet outil mathématique, et décide de l'utiliser pour l'interprétation des données anthropométriques. Mais ce faisant, il lui confère une signification méthodologique inédite, qui a été bien caractérisée par S. Stigler.^[44] Quételet utilise en effet le théorème de Laplace pour déterminer si un ensemble d'objets réels (et pas seulement de mesures) peut être considéré comme homogène. Le théorème de Laplace impliquait qu'une collection de mesures affectées par les mêmes causes dominantes, et ne variant qu'en vertu de causes mineures accidentelles et nombreuses, devait se distribuer selon une loi de Gauss. La proposition de Quételet est d'utiliser la

distribution gaussienne comme un instrument pour détecter des ensembles d'*objets* réels homogènes. Quételet transforme ainsi en équivalence ce qui n'était chez Laplace qu'une implication : une distribution gaussienne (ou "normale") est la condition nécessaire et suffisante de l'homogénéité. La loi de Laplace-Gauss quitte alors le domaine subtil de l'estimation de l'erreur (dans la mesure d'un même objet) pour devenir un instrument de reconnaissance de l'homogénéité dans des groupes réels d'objets. Elle devient en particulier un outil pour identifier des "populations" comme des entités objectives. Si par exemple, le tour de poitrine ou la taille, dans une armée, se distribue approximativement selon une loi de Gauss, ce sera le signe qu'on a affaire à une véritable population, où la variation n'est qu'accidentelle. Dans l'optique de Quételet, une distribution gaussienne révèle ainsi un ordre dans le chaos apparent, et révèle un type idéal sous-jacent que la nature s'efforce d'atteindre. Il en résulte que la variation n'a pas de signification réelle. On comprend au passage que Darwin, s'il a vraiment lu et compris Quételet, ne se soit guère senti attiré par son concept de "population".

Galton à son tour s'est approprié les idées de Quételet. Comme nous l'avons indiqué, il fut immédiatement impressionné par les propriétés étranges de la "loi d'écart par rapport à la moyenne", et par son applicabilité à un grand nombre de données anthropologiques, physiques aussi bien que sociales (propension au crime par exemple). Son admiration pour une loi qui révèle l'ordre dans le chaos ne se démentira jamais. Ainsi déclare-t-il dans *L'hérédité naturelle* (1889) :

"Je connais peu de choses capables d'impressionner

l'imagination autant que la merveilleuse forme d'ordre cosmique exprimée dans la "loi de fréquence de l'erreur". La loi eût été personnifiée et déifiée par les Grecs, s'ils l'avaient connue. Plus grande est la cohue, plus grande est l'apparente anarchie, plus parfait est son empire. C'est la loi suprême de la Dérison. Partout où un grand échantillon d'éléments chaotiques sont disposés selon l'ordre de leur grandeur, une forme insoupçonnable et très belle de régularité se révèle avoir été latente depuis longtemps." ^[45]

La première allusion de Galton à la "loi de l'écart par rapport à une moyenne" apparaît dans *Le génie héréditaire* (1869). L'ouvrage donne en appendice un exposé précis de la méthode de Quételet, et admet avec lui qu'une distribution ayant l'allure de la courbe de fréquence de l'erreur est un indice suffisant d'uniformité dans une population. Il donne au passage une représentation imagée tout à fait inédite de la loi des écarts. Dans cette illustration (voir fig.2), la distribution des tailles dans une population hypothétique est représentée par un ensemble de points qui sont comme autant d'impacts sur une cible. Très fidèle jusque-là à l'esprit de la méthodologie de Quételet, il explique que si l'on représentait deux "races" de la même manière, l'œil le moins entraîné reconnaîtrait probablement deux taches différentes. Cette métaphore de la cible est conforme à l'idée de Quételet que la nature "vise des types idéaux". Mais on peut voir aussi dans cette illustration une première ébauche de la représentation d'une population comme d'un "nuage". L'origine de l'image du nuage mérite d'être notée, en raison de l'importance qu'elle a pris par la suite tant en statistique que dans la biologie des populations. Les premiers textes scientifiques de Galton étaient presque

tous consacrés à la météorologie. Or dans ce contexte le nuage est une image suggestive d'un agrégat qui conserve ses caractéristiques alors même que ses éléments sont constamment renouvelés. Ce qui est typiquement le cas d'une "population" vivante :

"Une population peut être comparée à un nuage qui semble reposer calmement au sommet d'un plateau montagneux, tandis qu'un vent fort souffle sur lui. Le contour du nuage demeure inchangé bien que ses éléments soient en mouvement et soumis à une destruction et un remplacement perpétuels." [\[46\]](#)

Fig. 2

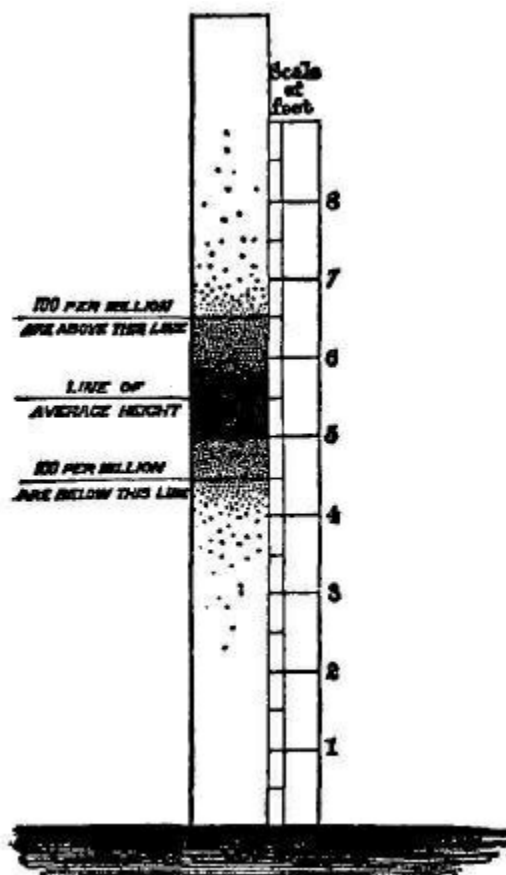


Illustration de la "loi à l'écart à la moyenne" dans le premier texte où Galton y fait allusion (F. GALTON, *Hereditary Genius*, 1869)

Bien que cette citation soit tardive, elle indique où se dirigeait Galton lorsqu'il représentait la population comme un nuage de points. Une population vivante n'est pas une distribution d'objets immobiles : elle est en perpétuel renouvellement, et il faut comprendre comment son allure générale se maintient au fil des générations.

Or c'est en ce point que les conceptions de Galton entrent en conflit avec celles de Quételet. On sent poindre le malaise dès *Le génie héréditaire* (1869). Le livre est en effet un plaidoyer en faveur de l'hérédité des facultés mentales dans les lignées familiales. Or la courbe de Quételet, appliquée à des caractères comme la taille, va dans le sens de l'homogénéité objective des populations ; autrement dit les caractères qui se distribuent de manière gaussienne ne semblent devoir leur différence qu'à une foule de causes accidentelles et indépendantes. Aussi la distribution normale semble-t-elle récuser la possibilité même de l'hérédité individuelle des caractères. Or on imagine mal Galton admettre que les processus de l'hérédité se réduisent à n'être que des influences accidentelles des parents sur les enfants. Aussi bien l'objectif théorique majeur, au-delà de *Le génie héréditaire* (1869), était-il fixé : il fallait chercher à concilier la loi des écarts à la moyenne avec l'hérédité.

Comment était-il possible de concilier les phénomènes d'hérédité avec le constat que de nombreux caractères mesurables se distribuent de manière approximativement gaussienne dans les populations naturelles (par exemple, la taille) ? La solution est exposée dans un texte remarquable de 1877 sur "les lois typiques d'hérédité". Il s'agit là d'un grand moment conceptuel, tant du point de vue de l'histoire générale

de la statistique mathématique, que de celle de la biologie des populations. Cette fois, Galton prend clairement ses distances par rapport à Quételet et à tous ceux qui ont appliqué la loi des écarts aux données anthropométriques ou biométriques :

“Je veux mentionner un fait que Quételet et tous ceux qui ont marché dans ses traces ont bizarrement négligé. C’est que, bien que les caractéristiques des plantes et des animaux se conforment à la loi, la raison de ce comportement est totalement inexpliquée. L’essence de la loi est que les différences doivent être dues à l’action collective d’une multitude d’influences *insignifiantes* dans des combinaisons diverses.” ^[47] (en italiques dans le texte)

Or les processus de l’hérédité ne peuvent être guère considérés comme des “influences insignifiantes”. D’où Galton tire une leçon dont il faut peser tous les termes :

“Les processus de l’hérédité doivent travailler en harmonie avec la loi des écarts, et se conformer à elle *en quelque manière*.” ^[48] (Nous soulignons)

L’établissement de cette conformité “en quelque manière” fut l’aboutissement de deux démarches complémentaires. L’une était théorique, et a consisté dans une réflexion critique sur la signification de la loi des écarts. L’autre était empirique : -il s’agit des célèbres expériences sur les pois de senteur. Par ces deux voies, Galton a modifié la perception usuelle de la loi normale et celle de l’hérédité, et accompli ainsi l’authentique conciliation qu’il recherchait.

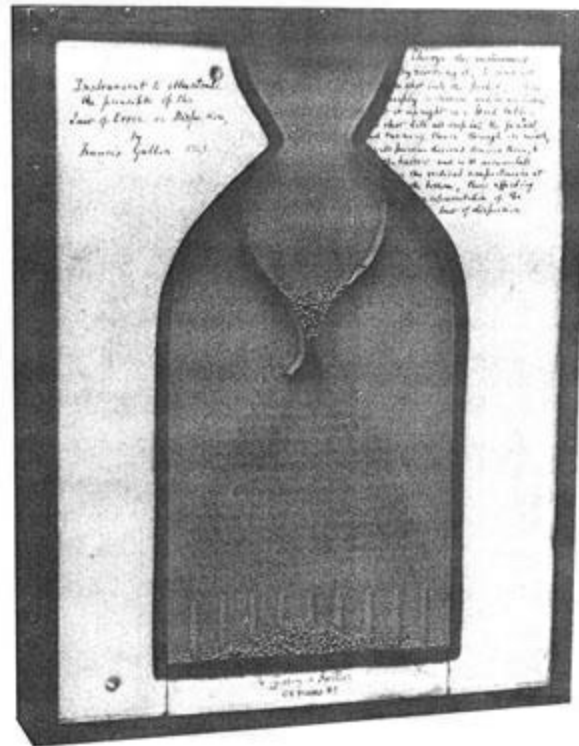
Le moment proprement mathématique et statisticien de la

synthèse est typique de l'habileté galtonienne à faire bouger un problème théorique par une imagerie, laissant à d'autres le travail de formalisation algébrique.^[49] Le problème était le suivant. Laplace avait énoncé plusieurs conditions de validité de la loi de fréquence de l'erreur. Parmi ces conditions, Galton note que les influences qui se combinent pour produire l'erreur doivent être : 1°) indépendantes dans leurs effets ; 2°) toutes égales ; 3°) traitables comme l'alternative simple entre “être au-dessus de la moyenne” et “être au-dessous de la moyenne” ; 4°) infiniment nombreuses. Or ces conditions, note-t-il en 1875 dans “Statistique par intercomparaison”, sont hautement artificielles.^[50] En particulier, les trois premières n'ont guère de sens dans les phénomènes vitaux et sociaux. Il faut donc en conclure que, si les données vitales et sociales se conforment à la loi des erreurs, c'est pour des raisons qui ne correspondent pas à celles que l'on invoque dans la théorie de l'erreur.^[51] Mais Galton n'était pas mathématiquement capable de porter la réflexion sur le terrain analytique qui était celui de Laplace, et l'objection a dans un premier temps l'allure d'un vœu pieux. C'est pourquoi il entreprit très vite de défier les hypothèses restrictives de Laplace en construisant un dispositif technique visant à illustrer le genre de processus capable de produire une distribution normale.

Ce dispositif est connu sous le nom de “quinconce”. Il est mentionné pour la première fois dans l'article de 1877 sur “Les lois typiques de l'hérédité”, mais si l'on en croit ce texte, la fabrication et l'utilisation de l'appareil sont antérieures de plusieurs années.^[52] La quinconce est donnée par Galton comme “une illustration mécanique de la cause de la courbe de fréquence”.^[53] Elle se présente comme une boîte plate et

vitree disposée de manière verticale. À la partie supérieure, une sorte d'entonnoir reçoit des billes de plomb et les concentre en un point central. Dessous, des rangées alternées de petites barres horizontales font obstacle à la chute des billes et les dévient de leur trajectoire. On suppose qu'à chaque fois qu'une bille heurte une barre, elle a une chance égale de partir à droite ou à gauche. Les billes sont finalement recueillies au bas de l'appareil dans des compartiments de taille égale (voir fig. 3). Le dispositif illustre manifestement le principe d'une distribution binomiale, ce qui correspond d'ailleurs à la manière dont Quételet considérait la courbe de l'erreur. Si le nombre de billes est grand, et si les rangées de barres sont nombreuses, on peut s'attendre à une distribution approximativement gaussienne. On comprend que plus les billes de plomb rencontrent d'obstacles, plus leur dispersion sera grande dans les compartiments inférieurs (la "courbe" sera plus étalée). La quinconce est ainsi un modèle de la loi des écarts. ^[54]

Fig. 3



Exemplaire original de la quinconce (1873), déposée en musée. Les inscriptions manuscrites sont de Galton. En haut, à gauche on lit, “Instrument pour illustrer le principe de la loi de l’erreur ou dispersion, par Francis Galton F.R.S.”. On “recharge l’instrument” en le renversant. Reproduit dans : S.M. STIGLER, *The History of Statistics* (1986)

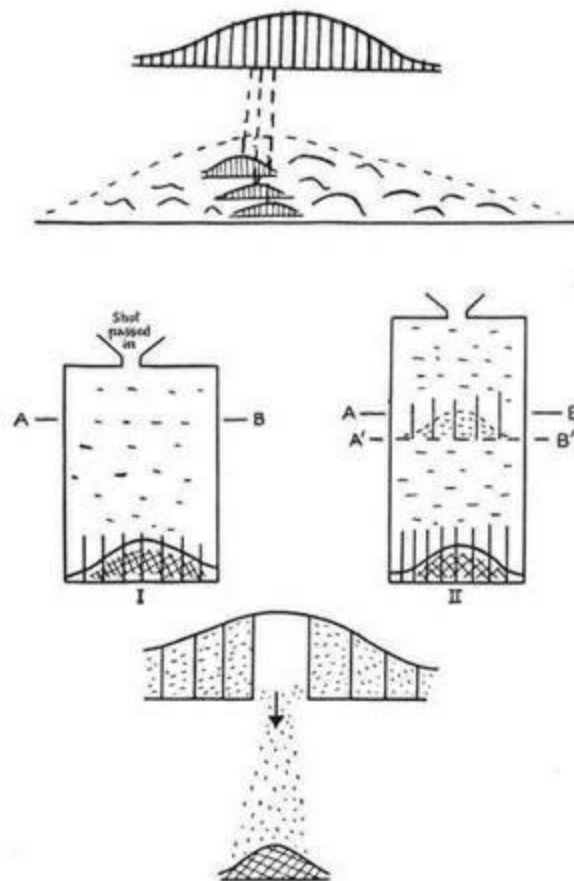
Cela étant, la quinconce n’est pas seulement un outil didactique pour convertir à la loi des écarts un public peu enclin à la mathématisation. C’est véritablement un instrument de démonstration, mais d’une nature très particulière. Galton en effet n’expérimente pas à proprement parler sur la quinconce, il s’appuie sur son image pour construire des expériences de pensée. La fécondité inventive et démonstrative de la quinconce se révèle moins dans son utilisation matérielle que dans des schémas dessinés. L’utilisation la plus remarquable de la quinconce peut être située dans les années 1876-77, époque où Galton entreprend de montrer que la loi des écarts peut s’appliquer à une

population composée de sous-populations hétérogènes. Le texte crucial est une lettre à George Darwin du 12 Janvier 1877, reproduite et commentée dans la biographie de Galton par Karl Pearson. ^[55] Cette lettre est extrêmement intéressante, car elle représente en dessins ce que les textes publiés ne donnent que dans une description verbale.

Dans ces dessins (fig. 4), on voit qu'un dispositif nouveau est introduit dans la quinconce. Il semble bien que ce dispositif n'existe que sur le papier, mais on sait que Galton était habile à découper des modèles en carton pour toutes sortes d'usages. Rien n'empêche donc de penser qu'il ait effectivement matérialisé l'idée. Sur le dessin numéroté "II", on aperçoit à mi-hauteur des compartiments analogues à ceux de la partie inférieure. Chacun de ces compartiments est fermé à sa base par une trappe individuelle que l'on peut ouvrir indépendamment des autres. Supposons les trappes fermées, et versons dans la quinconce une poignée de plombs. Les billes s'accumulent dans les compartiments médians, et leur distribution est approximativement gaussienne. Si l'on ouvre alors la trappe de l'un des compartiments, les billes se dispersent à nouveau, et l'on obtient à la base un petit tas qui aura lui-même une allure normale. L'expérience peut être renouvelée pour chacun des compartiments médians : si le nombre des billes est assez grand, et si les rangées d'obstacles sont assez nombreuses, chacun des compartiments médians s'éparpille et donne une petite courbe normale. Chacune des petites distributions a une moyenne propre (idéalement : la valeur du compartiment médian dont proviennent les billes). Mais au total, l'ensemble des billes utilisées se distribue au bas de la quinconce de manière normale. On voit que cette distribution

globale est exactement semblable à celle qu'on aurait obtenue sans utiliser les compartiments intermédiaires. ^[56]

Fig. 4



Représentation schématique du principe de la quinconce à deux étages, d'après une lettre manuscrite de Galton à son cousin George Darwin (1877). La figure montre comment une distribution normale peut être partitionnée en plusieurs autres. La mise au propre des dessins (bâclés) de Galton est de Pearson (K. PEARSON, *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, 1914-1930, vol. 3 B)

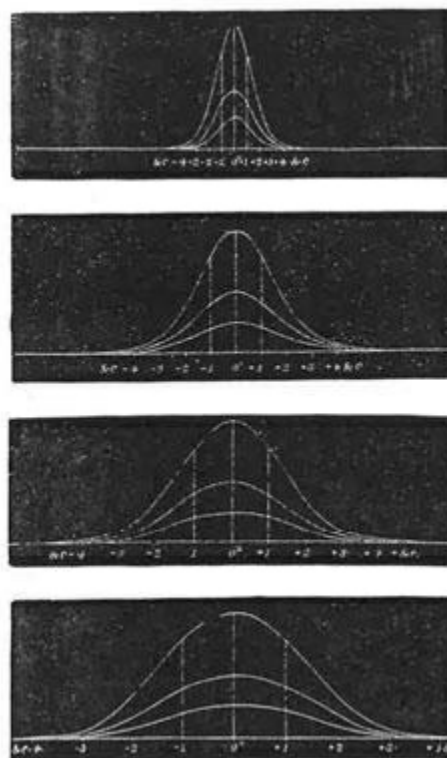
Bien que le raisonnement soit exempt de tout allusion à l'hérédité, l'application à celle-ci est évidente : deux générations successives sont interprétables comme deux étages de compartiments dans une quinconce. Les enfants de parents donnés (ayant par exemple telle taille, avec telle fréquence dans la population générale) sont comparables aux

petites distributions normales que l'on obtient en ouvrant l'un des compartiments supérieurs. Ces enfants sont variables par rapport à leurs parents, mais l'influence des parents se manifeste dans la moyenne des enfants, qui n'est pas la même que celle d'enfants issus de parents appartenant à un autre compartiment (une autre classe de fréquence).

Toutefois, parallèlement à sa réflexion abstraite sur l'interprétation de la "loi des écarts" (ou loi normale), Galton avait entrepris en 1875 une expérience sur le pois de senteur (*Lathyrus odoratus*). L'expérience visait à isoler l'effet pur et simple de "l'hérédité" dans une population, indépendamment de toute autre considération (en particulier indépendamment de la sélection naturelle). Le caractère considéré était le poids des graines. Sur une large population, ce caractère se distribue de manière raisonnablement conforme à la loi des écarts. Une fois ce point établi, Galton constituait sept ensembles de graines de poids différent. Chaque ensemble contenait des graines de poids rigoureusement identique. Chacun des ensembles de graines correspondait à l'un des "degrés" de l'échelle statistique utilisée pour ranger les graines. Par "degré d'écart", Galton entendait une unité de dispersion équivalente à "l'erreur probable" : un degré d'écart en valeur absolue est la valeur telle que la moitié des mesures se trouvent au-dessus, et l'autre moitié en dessous. Pris en valeur relative (+1°, +2°, etc.), le degré d'écart partage l'une des moitiés de la courbe normale en deux zones de surface égale. En partageant à nouveau le résidu, on obtient le deuxième degré d'écart, et ainsi de suite. La figure 5 illustre la procédure. Les sept groupes de graines isolées par Galton correspondaient aux sept degrés compris entre -3° et +3° inclus (Soit les classes de valeur M-3Q, M-2Q, M-

Q, M, M+Q, M+2Q, M+3Q, avec M : Moyenne générale, Q : Erreur probable). Ainsi, furent constitués sept lots contenant chacun sept paquets de dix graines (7x7x10), que Galton confia à divers amis pour les faire pousser en divers endroits du Royaume-Uni. L'objectif était de comparer les graines-filles aux graines-mères. La multiplication de l'expérience visait à réduire autant que possible l'effet direct des conditions extérieures et celui de la sélection naturelle, pour mettre en évidence l'effet pur et simple de "l'hérédité". Galton espérait parvenir à interpréter cet effet au moyen du modèle de la quinconce, et de montrer "en quelle manière" l'hérédité se conformait à la "loi des écarts", si elle s'y conformait.

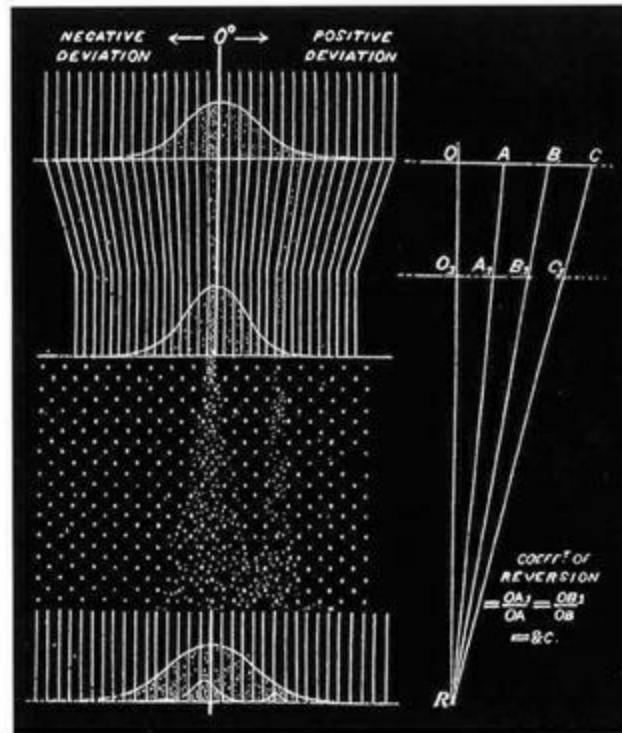
Fig. 5



Les "degrés" de la courbe de fréquence. Cette figure illustre le principe théorique du procédé utilisé par Galton pour répartir ses pois de senteur en classe de poids. (F. GALTON, "Typical Laws of Heredity", 1877)

Les résultats de l'expérience se résument en deux conclusions remarquables, exposées dans le même article que le modèle de la quinconce (1877). ^[57] La première conclusion porte sur la "variabilité familiale" : la variabilité des graines-filles est la même, quelle que soit la forme parentale. Dans chacun des cas, la distribution des graines-filles est en outre conforme à la loi des écarts (exactement comme des plombs lâchés à partir d'un compartiment déterminé dans la quinconce). Enfin, les moyennes des sept catégories filiales gardent le même "rang" que les souches parentales. La seconde conclusion est que la progéniture tend à s'écarter du type parental et à se rapprocher de la moyenne générale, car les moyennes des groupes filiaux sont plus concentrées que celles des sept catégories parentales. Ce fait, Galton le nomme "réversion", exprimant par là que la progéniture tend à faire retour vers "le type ancestral moyen". Exprimée de manière quantitative, la "réversion" est le quotient de l'écart moyen du produit filial par l'écart du type parental correspondant (ou ce qui revient au même : la valeur moyenne des enfants pour une valeur donnée des parents). Or Galton note que ce quotient est constant pour tous les groupes de graines. Aussi l'appelle-t-il "coefficient de réversion". La signification de ce coefficient apparaît bien dans la figure 6 : OA, OB, etc. sont les écarts des divers types parentaux ; OA₁, OB₁, etc. sont les écarts moyens des produits. La constance du quotient de réversion signifie que la réversion suit "la loi la plus simple qui soit", à savoir une loi linéaire. Ultérieurement, Galton abandonnera le terme de "réversion" pour celui de "régression". Il parlera alors de "coefficient" et de "droite" de régression, en un sens statistique de plus en plus détaché du problème de l'hérédité.

Fig. 6



Première apparition du coefficient de régression dans la littérature statistique.

Il est ici appelé “coefficient de réversion”. Pour la signification de la figure, voir texte. (F. GALTON, “Typical Laws of Heredity”, 1877)

Il nous est maintenant possible de donner une image générale de ce que Galton entendait en 1877 par “théorie statistique de l’hérédité”. Le vocabulaire employé indique sans doute possible qu’il entendait résoudre un problème obscur chez Darwin. L’expérience sur les pois de senteur, explique-t-il, permet de mettre au clair l’effet attribuable à la “descendance” dans une population. ^[58] La “descendance”, si on l’exprime dans son effet propre, c’est-à-dire indépendamment d’autres processus comme la sélection sexuelle ou la sélection naturelle, se manifeste par deux effets : la variabilité familiale et la réversion. L’une et l’autre vont pour ainsi dire en sens contraire : la variabilité familiale est un facteur de dispersion, la réversion est un facteur d’homogénéisation. Si la

“descendance” (l’hérédité) ne consistait que dans la variabilité familiale, la dispersion de la race augmenterait à chaque génération. ^[59] Si au contraire, la réversion était le seul effet de la descendance, les populations seraient homogènes, et il n’y aurait d’hérédité que raciale, autrement dit, pas d’hérédité des différences. En réalité, les deux processus coopèrent dans l’hérédité, et interagissent pour produire une distribution stable des caractères, reconduite à chaque génération. ^[60] Chacun des processus se conforme en outre “en quelque manière” à la loi des écarts, en ce sens qu’ils sont tous exprimables dans le langage de cette loi. Dans un appendice manifestement conçu a posteriori, Galton a donné un traitement analytique du problème. ^[61] Ce traitement s’appuie sur une utilisation triviale de la “loi de l’erreur probable”, et d’un théorème bien connu de l’additivité des erreurs (mieux connu à l’heure actuelle sous le nom d’additivité des variances, mais ce terme n’est apparu en statistique qu’en 1918). ^[62] Il ne sera pas inutile de donner une présentation simple de ce traitement algébrique, car on y voit très clairement ce que signifiait une “loi typique de l’hérédité”.

Galton prend pour acquis que les poids des graines dans la population générale se distribuent selon la classique loi de Gauss, ou loi de “l’erreur probable”. En prenant pour mesure de la dispersion le “modulus”, noté “c”, ^[63] la courbe de fréquence des écarts à la moyenne est donnée par :

$$y = \frac{1}{c\sqrt{\pi}} \cdot e^{-x^2/c^2}$$

où x désigne un écart quelconque dans le phénomène mesuré. Cette équation exprime l’état original de la population. L’état

de la génération suivante est obtenu en faisant intervenir (dans un ordre indifférent) la “réversion” et la “variabilité familiale”. Il faut bien entendu supposer qu’il n’y a ni sélection naturelle, ni mariage assorti, puisqu’il s’agit de décrire l’effet pur et simple de la “descendance”.

La réversion est exprimée par un coefficient fractionnaire qui réduit la variabilité dans la population générale. Ce coefficient est noté “r”, et la variabilité après réversion devient : “rc”. À cette étape, l’état de la population est donné par :

$$y = \frac{1}{rc\sqrt{\pi}} \cdot e^{-x^2 / r^2 \cdot c^2}$$

En clair : la courbe normale s’est contractée.

La variabilité familiale a au contraire pour effet de dilater la courbe. Si nous la mesurons par “v”, la variabilité dans la population générale devient :

$$c' = \sqrt{v^2 + r^2 \cdot c^2}$$

C’est là une application pure et simple du théorème de l’additivité des carrés des écarts. Nous pouvons désormais exprimer l’état de la population dans la génération filiale :

$$y = \frac{1}{c'\sqrt{\pi}} \cdot e^{-x^2 / c'^2}$$

Graphiquement, la courbe normale s’est cette fois dilatée.

Enfin l’expérience montre que d’une génération sur l’autre, la distribution est stable. La variabilité générale demeure donc la même, et l’on peut écrire :

$$c' = c = \sqrt{v^2 + r^2 \cdot c^2}$$

D'où

$$c^2 = \frac{v^2}{1 - r^2}$$

Cette dernière équation ^[64] était dans l'esprit de Galton la grande loi statistique de l'hérédité. C'est elle qu'il a désignée plus tard comme "loi de régression". Elle exprime manifestement un rapport simple entre "variabilité raciale", "variabilité familiale" et "réversion". Il est essentiel de noter que, bien qu'elle soit dérivée dans l'appareil théorique de la loi normale, elle n'en est pas déduite : elle ne tient que sous la condition (empirique) de la stabilité de la distribution d'une génération à l'autre.

L'ensemble du schéma conceptuel se laissait enfin présenter dans l'imagerie suggestive de la quinconce. Le schéma reproduit en figure 6 résume en un unique schéma les deux manifestations statistiques de l'hérédité dans une population : contraction (par réversion) et dilatation (du fait de la variabilité familiale). La réversion est artificiellement modélisée dans la quinconce par l'introduction de gouttières inclinées. La variabilité familiale est obtenue à partir de compartiments disposés à la partie supérieure de l'appareil (chaque compartiment supérieur représente une famille). L'ordre des deux processus est en réalité indifférent, car il ne s'agit pas d'une hypothèse physiologique mais d'un outil de description statistique. La figure 7, empruntée à *Natural Inheritance* (1889), résume enfin clairement les trois concepts que Galton demande à la quinconce d'illustrer. En 7A, on voit la quinconce simple, dans sa fonction de produire une

distribution approximativement normale. En 7B, l'adjonction de compartiments médians illustre le rapport entre hérédité et variabilité. Du point de vue du résultat, il n'y a aucune différence entre cette quinconce modifiée et la précédente. Mais on comprend ainsi comment une population normale peut être en réalité composée de sous-populations hétérogènes, avec leur moyenne propre. Si l'hérédité ne consistait qu'en cela, chaque génération serait plus variable que la précédente, autrement dit, la courbe normale n'en finirait pas de s'élargir et de s'aplatir. La figure 7C, illustre enfin le processus antagoniste de la "réversion". Le modèle, comme on le voit, laisse dans l'ombre la signification physiologique des phénomènes.

Fig. 7

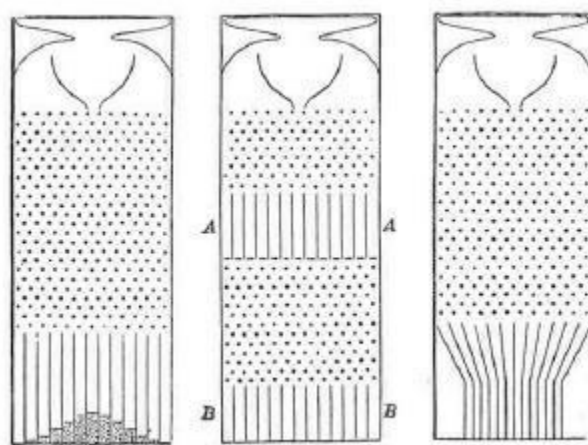


Illustration "mécanique" de la "cause de la courbe de fréquence" (7A). 7B et 7C illustrent les deux processus antagonistes de la "variabilité" et de la "régression". (Galton, *Natural Inheritance*, 1889)

Quelles que soient les difficultés latentes de l'analyse, on ne saurait sous-estimer l'effet qu'elle a produit sur les naturalistes, en particulier chez tous ceux qui à la suite de Galton ont engagé le darwinisme dans la voie d'une approche biométrique. La spéculation statistique de Galton avait en effet

pour intérêt majeur de donner un sens quantitatif et opératoire à des concepts qui étaient fort mystérieux chez Darwin : “différences individuelles”, “hérédité”, “variabilité”, “réversion”. Non seulement Galton indiquait une manière possible de mesurer de tels phénomènes, mais aussi montrait-il qu’on pouvait les concevoir comme des manifestations complémentaires de la “descendance”, considérée dans son effet “pur et simple”. Mentionnons enfin, mais pour y revenir plus tard, que le texte de 1877 est *aussi* le premier dans lequel on ait tenté une présentation du processus de sélection naturelle dans le langage de la statistique mathématique.

2 - Hérédité *ancestrale*

L’aboutissement de la théorie statistique de l’hérédité dans la pensée de Galton est bien connu : il s’agit de la trop fameuse “loi d’hérédité ancestrale”. L’histoire en a souvent été reconstituée, ^[65] mais l’épisode semble dérober indéfiniment à l’analyse. Il s’agit là d’une histoire maudite, qui a concentré en elle les équivoques majeures des rationalisations post-darwiniennes de l’hérédité et de la sélection.

L’ambition fondamentale de la loi d’hérédité ancestrale, ou de ce que Pearson a nommé a posteriori ainsi, ^[66] était l’intégration de *tous* les phénomènes d’hérédité dans un cadre conceptuel -et à vrai dire un énoncé-unique. Cette intention théorique est repérable dans tous les textes galtoniens sur l’hérédité, de 1865 à 1898. Elle s’appuyait sur une intuition simple, naïve et passablement archaïque, que Galton n’a

jamais abandonnée, en dépit de l'abstrusion croissante de ses tentatives pour en donner une formulation "statistique". L'idée-pivot est qu'un individu n'hérite pas seulement de ses parents, mais aussi de ses ancêtres. Il eût été possible de construire cette notion dans l'esprit d'une statistique purement descriptive, sans faire d'hypothèse causale sur la nature de l'hérédité. C'est ainsi que certains biométriciens (comme Pearson) ont compris et repris la "loi d'hérédité ancestrale". Cependant Galton, en dépit de quelques indices allant dans ce sens, visait une idée beaucoup plus archaïque ; l'hérédité ancestrale l'a conduit en fait à réintroduire une notion de l'hérédité comme force agissant à distance, et à s'opposer ainsi à la conception darwinienne de l'hérédité comme influence strictement directe et actuelle des parents sur les enfants. La notion d'hérédité *ancestrale* était en fait une manière de restaurer le concept d'une hérédité proprement raciale.

En filigrane de cet enjeu manifeste, le concept d'hérédité ancestrale est lié à une réflexion critique sur la pertinence de l'hypothèse darwinienne de sélection naturelle. Galton s'est en effet peu à peu convaincu que la sélection naturelle était dépourvue d'efficacité si elle consistait à agir sur une variation continue et transmise par hérédité mélangée. Pour une telle variation, il estimait que le retour au type ancestral moyen (celui postulé dans la loi de "régression") devait l'emporter, et rendait illusoire l'idée d'une transformation graduelle des populations.

On voit par là le double débat fondamental que "l'hérédité ancestrale" en est venu à cristalliser à la fin du dix-neuvième siècle : d'une part, elle se donnait comme le point culminant

d'une théorie purement "statistique", mais passablement confuse de l'hérédité ; d'autre part, elle recélait une opposition franche à la théorie darwinienne de la sélection naturelle, opposition d'autant plus remarquable qu'elle émanait de l'un des zélateurs les plus précoces de cette théorie. Nous examinons dans ce chapitre le premier aspect ; l'aspect proprement évolutionniste sera traité au chapitre V.

En première analyse, l'idée d'une loi d'hérédité ancestrale a émergé dans la pensée de Galton comme un approfondissement de la loi de "réversion". Il convient donc dans un premier temps de comprendre comment le passage de l'une à l'autre s'est effectué.

Dans son ambition d'établir une loi générale de l'hérédité, le mémoire de 1877 sur les pois de senteur présentait de très sérieuses limites : - il laissait de côté le rôle de la sexualité dans l'hérédité (le pois de senteur avait précisément été choisi pour son comportement autofécondateur) ; -il portait sur des classes arbitrairement isolées de graines parentales, alors que la distribution réelle de celles-ci est continue ; -enfin l'expérience portait sur une espèce à générations séparées. Aussi Galton entreprit-il d'appliquer à un caractère humain mesurable la méthodologie qu'il avait conçue pour le pois de senteur, dans l'espoir de généraliser la loi de réversion établie dans le cas du pois de senteur, et sans doute aussi de mieux la comprendre dans sa signification conceptuelle. Il était en effet particulièrement énigmatique que la "réversion" vers le type moyen de la population soit rigoureusement proportionnée à la variabilité dans ses effets.

La figure 8 reproduit le tableau de données sur lequel la

généralisation de la loi de réversion est fondée. Ce tableau, publié en 1885, présente des données sur la distribution de la taille d'enfants issus de parents d'une taille donnée.^[67] Il aide à comprendre le remarquable changement de perspective que le nouvel objet d'étude a induit dans la vision galtonienne de l'hérédité. Notons d'abord ce que signifie "mid-parent". J. Piquemal a proposé de rendre en français par "inter-parent" plutôt que "parent moyen".^[68] Nous utiliserons indifféremment les deux expressions. L'inter-parent ou parent moyen est un progéniteur imaginaire de sexe composite, dont le caractère est mesuré par la moyenne des deux parents, après que le caractère de la mère ait été ramené à l'échelle paternelle (dans le cas de la taille par exemple, on multiplie la taille maternelle par 1,08).^[69] Cette fiction permet de raisonner sur une population sexuée comme si elle était asexuée. Elle n'a de sens que si l'enfant ne ressemble pas en moyenne à l'un des parents plus qu'à l'autre, c'est-à-dire s'il n'y a pas prépondérance de transmission au profit de l'un des sexes. Cela étant, il est aisé de comprendre ce que Galton tirait de son tableau de données. Chaque ligne de la table donne la distribution des tailles des enfants issus de parents d'une taille donnée (par exemple 72,5 pouces). Ces distributions suggèrent une interprétation en termes de loi normale. En outre, la valeur médiane de chacune de ces distributions est manifestement plus proche de la moyenne générale que ne l'est la taille des inter-parents dont les enfants sont issus. L'examen numérique des données montre que les écarts des enfants par rapport à la moyenne sont dans tous les cas approximativement égaux à 2/3 des écarts des parents. La figure 9 illustre bien cette situation. Ainsi se trouvait confirmé sur la taille humaine ce qui avait été établi en 1877 sur les

graines de pois de senteur : “la régression filiale moyenne vers la médiocrité est directement proportionnelle à l’écart parental”.^[70] La taille humaine allait donc clairement dans le sens d’une généralisation de ce que Galton appelait désormais “la loi de régression”, et non plus “réversion”.^[71]

Fig. 8

TABLE I.
NUMBER OF ADULT CHILDREN OF VARIOUS STATURES BORN OF 205 MID-PARENTS OF VARIOUS STATURES.
(All Female heights have been multiplied by 1.08).

Heights of the Mid-parents in inches.	Heights of the Adult Children.														Total Number of		Medians.
	Below	62.2	63.2	64.2	65.2	66.2	67.2	68.2	69.2	70.2	71.2	72.2	73.2	Above	Adult Children.	Mid-parents.	
Above ..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	4	5	..
72.5	..	..	..	..	..	..	..	1	2	1	3	7	2	4	19	6	72.2
71.5	..	..	..	..	1	3	4	2	5	10	4	8	2	2	42	11	69.9
70.5	1	..	1	..	1	1	3	12	18	14	7	4	3	3	68	22	69.5
69.5	..	..	1	16	4	17	27	37	33	25	20	11	4	5	183	41	68.9
68.5	1	..	7	11	16	25	31	34	45	21	19	9	3	..	219	40	68.2
67.5	..	..	3	6	14	19	30	39	29	19	11	4	..	..	215	38	67.6
66.5	..	..	3	8	6	3	17	17	14	13	4	..	..	..	78	20	67.2
65.5	1	..	9	5	7	11	11	7	7	5	2	1	..	..	66	13	66.7
64.5	1	1	4	4	1	5	5	..	2	..	..	..	..	..	23	5	65.8
Below ..	1	..	8	4	1	2	3	1	1	..	..	..	..	..	14	1	..
Totals ..	5	7	32	59	48	117	138	130	167	93	64	41	17	14	928	205	..
Medians ..	..	..	60.3	67.8	67.9	67.7	67.9	68.3	68.5	69.0	69.0	70.0	..	..	..	..	..

NOTE.—In calculating the Medians, the entries have been taken as referring to the middle of the squares in which they stand. The reason why the headings run 62.2, 63.2, &c., instead of 62.5, 63.5, &c., is that the observations are unequally distributed between 62 and 63, 63 and 64, &c., there being a strong bias in favour of integral inches. After careful consideration, I concluded that the headings, as adopted, best matched the conditions. This inequality was not apparent in the case of the Mid-parents.

Tableau à double entrée sur lequel Galton a découvert la signification statistique générale de régression. (F. GALTON, “Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature”, 1885)

Fig. 9

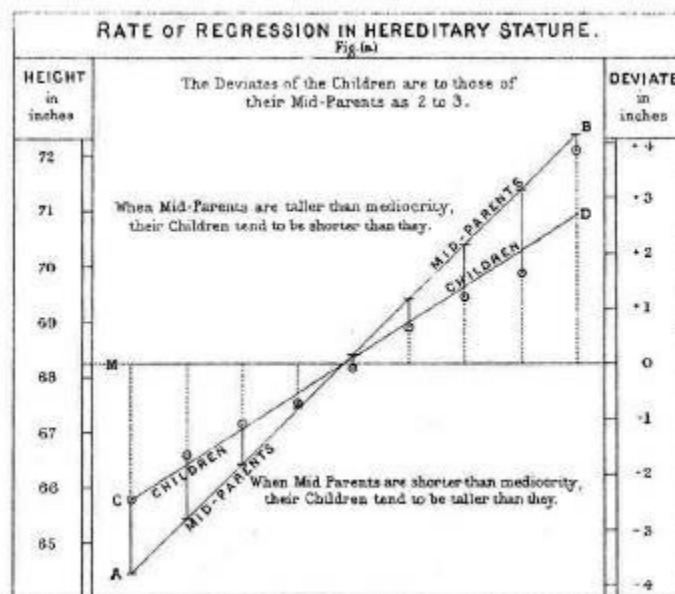


Diagramme illustrant le caractère réciproque de la régression statistique liant enfants et parents. Plus les parents sont “exceptionnels”, plus les enfants sont (proportionnellement) “médiocres”, mais la réciproque est tout aussi vraie. (F. GALTON, “Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature”, 1885)

On peut se demander pourquoi Galton a abandonné “réversion” pour “régression”. Les textes ne donnent pas de justification explicite, mais le glissement terminologique était sans doute lié à une difficulté fondamentale du concept de “réversion”, précisément révélée par la même table. Il est en effet tentant d’appliquer aux *colonnes* le traitement qui réussit si bien aux *lignes*. Les colonnes donnent la distribution de fréquence des “inter-parents” (ou parents moyens) pour des enfants de taille donnée. Or ces distributions, tout autant que celles des lignes horizontales, sont des distributions approximativement normales. En outre, la valeur médiane de chacune de ces distributions parentales est plus proche de la moyenne générale de la population que la catégorie de taille des enfants à la quelle elles correspondent respectivement. Autrement dit, d’un point de vue strictement descriptif et statistique, le phénomène de retour vers la moyenne ne s’observe pas seulement chez les enfants issus de parents d’une certaine catégorie de taille, mais aussi chez les parents d’enfants appartenant à une certaine catégorie de taille. Ou, pour exprimer les choses de manière plus crue : ce ne sont pas seulement les parents qui ont des enfants plus “médiocres” qu’eux, les enfants ont toujours aussi des parents plus “médiocres” qu’eux en moyenne (voir fig. 9). ^[72] Il serait évidemment absurde de parler pour ce second phénomène d’un “retour” ou d’une “réversion” : il n’y a aucun sens à parler de retour (reversion) *chez les parents* d’un caractère *des* enfants. C’est sans doute pourquoi Galton a choisi d’utiliser la

formule conventionnelle de “régression vers la moyenne”, ou “régression statistique”, en lui conférant un sens purement descriptif. En un sens purement descriptif, il y a “régression” des tailles des parents sur celles d’enfants donnés, et cette régression se mesure aussi par un coefficient constant (dans le cas présent : $1/3$). Il serait de la même manière possible de calculer un coefficient de “régression”, pour tout rapport de parenté, et dans le deux sens, ce que n’a pas manqué de faire Galton. ^[73]

Dans ces conditions, la “régression à la moyenne” prenait une tout autre signification que la “loi de réversion” où Galton avait précédemment vu la loi générale de l’hérédité. C’était une donnée empirique certes, mais une donnée étroitement dépendante du mode de regroupement des données. Elle se manifestait des enfants *vers* les parents aussi bien que des parents *vers* les enfants, de frère à frère, d’oncle à neveu et de neveu à oncle. Autrement dit, la contraction de la distribution était une propriété de la méthodologie statistique utilisée, et non spécifiquement de “l’hérédité”, ou d’un quelconque rapport de parenté.

Galton était donc conduit à émanciper l’outil statistique de la régression par rapport au contexte dans lequel il avait été d’abord conçu, et à reconnaître que cet outil s’applique dans tous les cas où il y a un certain degré de concomitance entre deux ensembles de données. Aussi, évoquant les analyses de 1877 consacrées à la “réversion” chez le pois de senteur, écrit-il :

“J’étais alors aveugle sur ce que je perçois maintenant comme l’explication simple du phénomène...” ^[74]

C'était en fait l'outil statistique qui était en cause, et non la théorie de l'hérédité, fût-elle "statistique". Ainsi Galton voyait-il la "loi générale de l'hérédité" lui échapper, au moment même où il croyait la saisir : la "régression" était bien un ingrédient universel de l'hérédité, mais son concept dépassait si largement l'hérédité qu'on ne pouvait y voir la loi générale de celle-ci. C'est pourquoi, réalisant que la "régression" n'était qu'un instrument formel pour évaluer le degré de variation concomitante de deux variables quelconques, l'aristocrate victorien a cherché ailleurs la loi d'hérédité, très précisément dans l'idée d'une "régression" authentiquement biologique, capable d'expliquer la "régression statistique" observée des enfants sur les parents. C'est cette spéculation qu'il a désignée du nom d'"hérédité ancestrale".

En tout rigueur, Galton n'a pas lui-même utilisé l'expression de "loi d'hérédité ancestrale". C'est Karl Pearson qui a attribué ladite loi à Galton, non sans la réinterpréter de manière à lui conférer un sens qu'elle n'avait pas chez Galton.^[75] Galton a néanmoins parlé d'une "loi générale de l'hérédité", de nature "statistique", et définissant "la contribution moyenne de chacun des multiples ancêtres à l'héritage total de la progéniture".^[76] Cette loi n'apparaît comme telle qu'en 1897, mais on en trouve une ébauche explicite dans l'article de 1885 sur la "régression", en particulier dans un appendice^[77] qui est repris mot pour mot dans un autre article de 1886,^[78] et dans un paragraphe du livre de 1889 sur *L'hérédité naturelle*.^[79]

Nous ne rentrerons pas dans le dédale des multiples remaniements et des multiples inconsistances de la "loi", et nous nous contenterons d'en caractériser les enjeux en

examinant la première formulation du concept d’“hérédité ancestrale” (en 1885), et la dernière, dans le texte de 1897 où ce concept donne lieu à une “loi générale de l’hérédité”.

Considérons d’abord la version primitive de la notion d’“hérédité ancestrale”. Galton l’introduit en ces termes dans le texte de 1885 consacré à l’hérédité de la taille chez l’homme :

“Quand nous disons que l’inter-parent [mid-parent] contribue à la taille de l’enfant dans la proportion de deux-tiers de sa propre particularité, on suppose que l’on ne connaît rien de l’ancêtre antérieur. Nous voyons maintenant que, bien que rien ne soit connu, quelque chose est impliqué, et ce quelque chose doit être éliminé si nous désirons connaître le montant du legs parental, pur et simple.” ^[80]

Le problème ainsi posé avait en fait deux aspects. Le premier aspect concerne la théorie statistique de l’hérédité en tant qu’outil purement descriptif. Lorsqu’on raisonne en masse sur les enfants de parents d’une taille donnée, on raisonne comme si tous les parents de cette catégorie contribuaient de la même manière au caractère observé chez les enfants. Or Galton ne pensait pas qu’il en soit ainsi. Marqué par ses interminables analyses de généalogies familiales, il était au contraire persuadé que la connaissance du caractère des ancêtres pouvait affiner la prédiction du caractère attendu chez les enfants. Envisagée de cette manière, l’idée d’hérédité ancestrale invitait à étendre l’analyse de régression statistique en incluant des informations sur les générations antérieures à celle des parents dans la formule de prédiction (l’équation de régression) du caractère des enfants. C’est ainsi que l’on peut

comprendre l'idée de "contribution" des générations antérieures au caractère observé de l'enfant. Autrement dit Galton avait un pressentiment de ce que l'on a désigné plus tard sous le nom d'équation de régression multiple. Dans un tel schéma, sans doute pressenti par Galton, les coefficients de régression des enfants sur les diverses générations d'ancêtres ne sont pas fixés *a priori*, ce sont des paramètres statistiques et descriptifs, sans signification causale particulière. Cette interprétation était sans doute la seule susceptible de donner un sens opératoire précis à l'hérédité ancestrale.

Toutefois, ce n'est manifestement pas ce sens purement descriptif de l'hérédité ancestrale auquel s'attache le texte de 1885. Bien au contraire, ce texte montre que Galton cherchait dans l'hérédité ancestrale une *explication* de la régression filiale observée à chaque génération :

"L'explication est la suivante. L'enfant hérite partiellement de ses parents, et partiellement de ses ancêtres [his ancestry]. Généralement parlant, plus on remonte la généalogie, plus nombreux et variés sont les ancêtres, jusqu'à ce qu'ils cessent de se distinguer d'un échantillon quelconque de même taille et pris au hasard dans la race prise dans son ensemble. La taille moyenne de ces ancêtres sera alors la même que celle de la race ; en d'autres termes, elle sera médiocre. Ou, pour mettre les choses sous une autre forme, la valeur la plus probable des écarts inter-ancestraux [mid-ancestral deviates] en toute génération éloignée est zéro." ^[81]

Cet aspect de l'hérédité ancestrale sert un propos très différent du premier. Il ramène en fait sur le devant de la scène l'idée

d'une hérédité ou inertie proprement raciale. Dans cette perspective, la régression filiale apparaît comme une manifestation d'un grand mouvement qui ramène indéfiniment les individus vers "le type ancestral moyen", ou type de la race, lui-même confondu avec la moyenne actuelle de la population. En d'autres termes, l'hérédité ancestrale est la justification de la tendance à la régression vers la moyenne. On doit noter qu'un tel schéma repose sur le postulat (tacite) que la moyenne de la population ne change pas. Nous verrons dans le chap. V que c'est ce postulat (sans fondement empirique) qui conduit Galton à contester l'efficacité de la sélection darwinienne.

Quoi qu'il en soit, voyons comment Galton calculait en 1885 la "contribution séparée de chaque ancêtre à l'héritage de la progéniture". Le raisonnement a souvent été présenté, à juste titre, comme un exemple de la plus effroyable confusion "mathématique" qui soit. Galton s'exprime dans un langage de notaire : il considère la personne visible de l'enfant comme une somme de "morceaux de propriété" qui constituent "l'héritage effectif" de l'enfant.^[82] Chaque génération d'ancêtre transmet quelque chose, et l'enfant est la somme (égale à 1) de diverses fractions d'héritage. Toutes transitent évidemment par les parents, mais ceux-ci ne "contribuent" par leur caractère propre que partiellement au caractère de l'enfant. Quant au calcul, il repose sur des coefficients de régression estimés ou putatifs des diverses générations les unes sur les autres. L'unité de mesure est l'écart "D" (pour "deviation") du parent moyen par rapport à la moyenne. Le caractère des autres générations (la génération filiale et les générations ancestrales) est exprimé comme une fraction de cet écart. La

seule information empirique dont disposait Galton consistait dans l'estimation qu'il avait trouvée pour la régression des enfants sur leur parent moyen dans le cas de la taille (soit $2/3$), et pour la régression converse des parents moyens sur les enfants (soit $1/3$).^[83] Si l'écart du parent moyen était D , "l'héritage" escompté de l'enfant devait donc être estimé à $2/3 D$. Par ailleurs, extrapolant aux générations ancestrales le coefficient $1/3$ trouvé pour la régression du parent moyen sur les enfants, Galton estimait que les écarts probables des ancêtres moyens [mid-ancestors] de rang $2, 3, \dots, n$, devaient être $1/3D$, $1/3 \times 1/3D$, etc., soit : $1/3$, $1/9$, .. $1/3^n$. D'où il tirait que la somme des écarts de toutes les inter-génération [mid-generations] contribuant à l'héritage de la progéniture est :^[84]

$$D (1 + 1/3 + 1/9 + \&c.) = D \ 3/2$$

Ce calcul supposait (à tort) que les coefficients de régression inconnus pouvaient être obtenus par multiplication de ceux que l'on connaît. Quoi qu'il en soit, le chiffre obtenu pour "l'héritage" de la progéniture ($3/2D$) était très supérieur à la valeur observée du caractère ($2/3D$). Pour mettre l'hypothèse en accord avec les faits, il fallait donc envisager un coefficient de perte à chaque génération, que Galton qualifie comme "une taxe de succession" (sic). Or si cette "taxe" est la même à chaque génération, il faut qu'elle soit égale à $4/9$, ce qui correspond au passage arithmétique de la somme des écarts ancestraux ($3/2D$) à l'écart observé chez les enfants ($2/3D$), car $3/2 \times 4/9 = 2/3$. Ce chiffre de $4/9$ est la proportion dans laquelle l'héritage ancestral est transmis d'une génération à l'autre. Une autre estimation, reposant sur l'hypothèse que la "taxe" sur une part ancestrale à chaque génération, conduit par un calcul arbitraire et confus à la valeur de $6/11$. Notant la

proximité des deux valeurs ($4/9$ et $6/11$), Galton conclut :

“Les résultats de nos deux hypothèses limitantes (...) sont donc que : (1) L'écart inter-parental, pur et simple, influence la progéniture dans la proportion de $4/9$; (2) il l'influence dans la proportion de $6/11$. Ces valeurs sont peu différentes de $1/2$, et leur moyenne est proche de $1/2$, en sorte que nous pouvons raisonnablement admettre cette valeur. Il en résulte que l'influence, pure et simple de l'inter-parent est égale à $1/2$, celle de l'inter-grand-parent $1/4$, celle de l'inter-arrière-parent $1/8$ et ainsi de suite. L'influence du parent individuel sera donc de $1/4$, celle du grand parent individuel $1/16$, celle d'un individu de la génération suivante $1/64$, et ainsi de suite.” ^[85]

Nous n'épiloguerons pas sur les multiples inconsistances du raisonnement. Notons l'essentiel : -il est vicié à la base par le postulat implicite que les coefficients de régression inconnus peuvent être obtenus par multiplication de ceux que l'on connaît. ^[86] Sans ce postulat, Galton ne pourrait pas parvenir, *même approximativement*, à la série géométrique à laquelle il arrive. Le seul point qui émerge clairement de cette spéculation statistiquement et conceptuellement confuse est la série géométrique simple à laquelle Galton *veut* aboutir. Comme nous l'avons déjà indiqué à propos des conceptions physiologiques précoces de Galton, celui-ci s'était en fait très vite fixé, dès son premier texte sur l'hérédité (1865) sur l'idée que les contributions ancestrales se répartissent selon une série géométrique dont la somme est égale à un. ^[87]

Portons-nous maintenant vers la formulation terminale que Galton a donnée de la notion d'hérédité ancestrale. Nous avons

déjà indiqué que si cette idée traversait l'ensemble de l'œuvre des écrits sur l'hérédité, ce n'est qu'en 1897 que Galton s'est aventuré à la présenter comme une "loi générale d'hérédité". Dans ce texte la série géométrique 1/2, 1/4, 1/8, &c., a désormais l'allure d'une évidence. Mais, comme l'ont bien noté plusieurs commentateurs, ^[88] on trouve deux formulations très différentes de la "loi" à quelques lignes d'intervalles.

L'une des formulations est une reprise de l'idée exposée dans les textes des années 1880. Elle se présente ainsi :

"Soit M la valeur moyenne à partir de laquelle tous les écarts sont calculés, et D₁, D₂, &c., les moyennes des écarts des ancêtres de 1^{er}, 2^{ème}, &c, degré, en tenant compte du signe de l'écart. On a :

$$\frac{1}{2}(M+D_1) + \frac{1}{4}(M + D_2) + \&c. = M + \frac{1}{2}D_1 + \frac{1}{4}D_2 + \&c."$$

^[89]

Dans cette équation, chacun des membres de l'équation exprime la constitution de "l'héritage" de la progéniture. Autrement dit, si D₀ est l'écart d'un individu par rapport à la moyenne, cette propriété peut s'analyser comme une somme de "contributions" ancestrales telles que :

$$D_0 = \frac{1}{2} D_1 + \frac{1}{4} D_2 + \frac{1}{8} D_3 + \dots + \frac{1}{2^n} D_n$$

Le point important dans cette formulation est que chaque ancêtre moyen (inter-parent, inter-grand-parent, etc) lègue une fraction (1/2, 1/4, &c..) de *sa propre* particularité (ce qu'indique bien le symbolisme D₁, D₂,...):

“l’occupant de chaque place ancestrale peut contribuer par sa propre particularité personnelle, indépendamment de toutes les autres, à l’héritage de la progéniture. Ainsi il existe bien quelque chose comme une contribution appropriée à chaque place ancestrale, qui requiert une évaluation statistique, si petite soit-elle.” (nous soulignons) ^[90]

L’autre formulation de la loi d’hérédité ancestrale, à une page d’intervalle, est celle-ci :

“Les deux parents contribuent à eux deux à la moitié, soit (0,5) de l’héritage total de l’enfant, les quatre grand-parents contribuent au quart, soit $(0,5)^2$; les huit arrière-grand-parents contribuent à un huitième, soit $(0,5)^4$, et ainsi de suite. Ainsi la somme des contributions ancestrales est exprimée par la série $[(0,5) + (0,5)^2 + (0,5)^3 + \&c.]$, série qui, étant égale à 1, rend compte de la totalité de l’héritage.” ^[91]
(nous soulignons)

Bien que Galton s’exprime comme s’il n’y avait pas de différence avec l’autre énoncé, celui-ci signifie tout autre chose. Il signifie que chaque ancêtre moyen contribue à proportion de $1/2$, $1/4$, $\&c.$, à la particularité de l’enfant. Ce qui peut s’exprimer, en utilisant les mêmes conventions que précédemment :

$$D_0 = \frac{1}{2} D_0 + \frac{1}{4} D_0 + \frac{1}{8} D_0 + \dots + \frac{1}{2^n} D_0$$

Les deux formulations de la loi relèvent d’univers théoriques très différents. La première formulation établit une relation entre les caractères effectivement observables de l’enfant (D_0) et des diverses générations d’ancêtres (D_1 , D_2 , ...), autrement

dit entre des paramètres dont aucun n'est connaissable *a priori*. Aussi fait-elle penser à une équation de régression multiple de forme générale :

$$y = b_1 x_1 + b_2 x_2 + \dots + b_n x_n$$

où $x_1, x_2, \dots, x_n$, sont les valeurs d'ancêtres donnés ;

où $b_1, b_2, \dots, b_n$, sont les coefficients de régression partielle de y en $x_1, x_2, \dots, x_n$;

et où y est la valeur prédite d'un enfant d'ancêtres donnés.

Cette interprétation de la loi d'hérédité ancestrale est celle de Pearson. Dans cette interprétation, la notion de “contribution” d'un ancêtre peut prendre un sens opératoire rigoureux : il ne s'agit de rien d'autre que de “la contribution de l'ancêtre à la formule de prédiction” de la valeur probable d'un individu, connaissant le caractère de ses ancêtres. ^[92] Selon Pearson, Galton n'aurait visé qu'à étendre les possibilités de l'analyse de régression, de manière à mieux utiliser l'information disponible sur les ascendants, n'y a de fait des indications de Galton qui vont dans ce sens. C'est le cas par exemple lorsqu'il se demande comment il pourrait utiliser les coefficients de régression des enfants sur leurs collatéraux (qui ne sont manifestement pas leurs ancêtres), pour mieux prédire la valeur des enfants, ou encore lorsqu'il hésite à étendre la loi d'hérédité ancestrale au-delà des grand-parents, faute de données. ^[93] Bref, l'enjeu de la loi d'hérédité ancestrale aurait été purement méthodologique. Le langage de la “contribution”, de “l'influence”, du “legs”, de la “taxation”, ne devrait être pris que comme une série d'images pour illustrer la notion

nouvelle et difficile de “régression multiple”. Simplement, Galton aurait eu tort de croire que les coefficients de régression partielle devaient s’ordonner selon la série $1/2$, $1/4$, $1/8$, &c. Pearson n’avait au demeurant aucune illusion quant à la pertinence de la série géométrique chère à Galton. Dès la parution du texte de 1897, il s’est mis au travail et a entrepris de construire l’équation que Galton ne savait pas élaborer. L’analyse de Pearson, très raffinée, est fondée sur l’utilisation de la corrélation multiple. Elle conduit, sur les données mêmes qui étaient celles de Galton (taille humaine) à une série de coefficient fractionnaires qui n’est pas la série géométrique $1/2$, $1/4$, $1/8$, ... et dont la somme n’est pas égale à 1. ^[94] Cette série en outre n’a aucune raison d’être la même pour tout caractère, ni constante dans le temps. Pearson estime que l’intensité plus ou moins grande de l’hérédité est une affaire empirique et qu’on ne saurait a priori légiférer sur cette intensité :

“La loi de Galton fait de l’ampleur [amount] de l’hérédité une constante absolue pour chaque paire d’apparentés. Il semblerait ainsi qu’elle ne soit pas un caractère de la race ou de l’espèce, et qu’elle ne soit pas modifiable par la sélection naturelle. Ceci me semble a priori extrêmement improbable. J’imagine plutôt que l’hérédité plus ou moins grande des qualités ancestrales puisse être un avantage ou un désavantage, et nous devrions nous attendre à ce que l’hérédité soit sujette au principe d’évolution. On pourrait venir à bout de cette difficulté en introduisant le coefficient que je propose d’appeler le coefficient d’hérédité, et que je considère comme modifiable à la fois du point de vue du caractère et de la race.” ^[95]

La “loi d’hérédité ancestrale” n’est dans ces conditions qu’un instrument formel pour disposer les données sur l’hérédité. Elle n’a en elle-même aucune signification physiologique, ce sont au contraire les hypothèses physiologiques qui doivent se conformer à ses prédictions pour être valides :

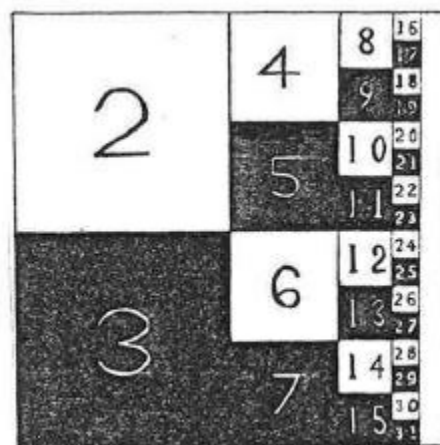
“La loi d’hérédité ancestrale dans sa forme la plus générale n’est aucunement une hypothèse biologique, c’est simplement l’énoncé d’un théorème fondamental de la théorie statistique de la corrélation multiple, appliqué à un type particulier de données statistiques. Si les statistiques de l’hérédité sont elles-mêmes correctes, alors les résultats déduits de ce théorème resteront vrais quelle que soit la théorie biologique de l’hérédité que l’on propose.” ^[96]

Cette interprétation méthodologique de la loi d’hérédité ancestrale est l’idée cruciale sur laquelle les biométriciens se sont appuyés à partir de 1900 pour contester l’universalité des lois de Mendel.

Cependant cette interprétation n’était pas fondamentalement celle de Galton, comme le montre bien l’autre formule, déjà mentionnée, et utilisée en tête de l’article de 1897 sur *La contribution moyenne de chaque ancêtre à l’héritage total de la progéniture*. Dans cette formule ($D_0 = 1/2D_0 + 1/4D_0 + \dots + 1/2^n D_0$), c’est la constitution du patrimoine actuel de l’enfant qui intéresse Galton. Cette formulation est intuitivement beaucoup plus simple et aussi beaucoup plus naïve que la précédente. Loin de toute subtilité statistique, Galton y interprète la constitution de l’individu comme un gâteau que l’on partage en parts. Tantôt il raisonne sur le “legs” d’une

génération en bloc, cas dans lequel la série est $1/2, 1/4, 1/8$, etc., tantôt il prend en compte le legs de chaque ascendant particulier, cas dans lequel la série est $1/4, 1/16, 1/64$, etc. Cette dernière interprétation de la loi semble bien être celle qui a finalement prévalu, comme le montre un diagramme publié un an plus tard dans une petite note de la revue *Nature* (Fig. 10). Intitulée “Un diagramme de l’hérédité”, ^[97] cette note peut être considérée comme la dernière réflexion générale et publique de Galton sur l’hérédité. L’aire du carré représente “l’héritage total de toute structure ou faculté particulière léguée à un individu particulier quelconque”. Cette aire est supposée égale à 1. Les deux parents (numérotés “2” et “3”), “contribuent en moyenne et à eux deux à la moitié de chaque faculté héritée, chacun d’entre eux contribuant pour un quart”. De même les grands-parents contribuent ensemble à un quart de la constitution héréditaire de l’individu, mais chacun d’eux “lègue” en moyenne un seizième. La constitution de l’individu s’analyse ainsi en une série $1/2 + 1/4 + 1/8 + 1/16 + \dots$ dont la somme est égale à 1. Le diagramme n’était pas en fait de Galton lui-même, mais une reproduction d’une figure parue dans une revue américaine d’éleveurs de chevaux. ^[98]

Fig. 10



Il est beaucoup d’autres bizarreries et inconsistances de la loi galtonienne d’hérédité ancestrale. Nous ne nous y arrêterons pas, et voudrions simplement formuler quelques conjectures sur les raisons et les motifs de l’imbroglio.

Les bizarreries de la loi d’hérédité ancestrale ne se comprennent en définitive que comme l’effet de la tension entre les deux représentations de l’hérédité que Galton s’est toujours efforcé de tenir ensemble : la représentation “statistique” et la représentation “physiologique”. Les deux formulations terminales de la loi correspondent assez clairement à ces deux perspectives. Dans la perspective “statistique”, on utilise l’information dont on dispose sur les ascendants pour prédire le caractère mesurable de la progéniture. La loi d’hérédité ancestrale tend alors à prendre la forme d’un outil général de la théorie statistique, appliqué aux données particulières de l’hérédité. Dans la perspective “physiologique”, c’est l’image du plasma germinal de l’individu qui l’emporte : à chaque génération, la formation des gamètes signifie association de deux demi plasmas germinaux, après élimination de la moitié du matériel germinal lors de la formation de chaque gamète :

“Cette loi est en accord strict avec l’observation de la subdivision binaire des cellules germinales, et avec l’extrusion et la perte concomitantes de la moitié des contributions diverses de chacun des deux parents à la cellule germinale de l’enfant. Sur cette base, l’artificialité apparente de la loi cesse d’être une raison d’en douter.” ^[99]

Dans cette perspective physiologique, inspirée par la théorie cellulaire, et maintes fois reprise par Galton,^[100] la loi d'hérédité ancestrale apparaît comme une sorte de vérité a priori “qui semble être universellement applicable à la descendance des êtres bisexués”.^[101] Assez curieusement, Galton était persuadé que les deux points de vue ne pouvaient que s'accorder. La loi d'hérédité ancestrale était une “loi statistique”,^[102] mais elle pouvait aussi “être inférée avec une considérable assurance a priori”.^[103] Ces deux déclarations se trouvent dans un même texte de 1897, à deux pages d'intervalle.

En toute rigueur, les origines de la loi d'hérédité ancestrale seraient à rechercher dans une terminologie que les éleveurs utilisaient depuis bien longtemps pour exprimer l'effet des croisements raciaux. Il était courant dans ce contexte de parler de mélange des “sangs” et de dilution progressive de l'apport étranger. Ainsi disait-on qu'un pur-sang avait un “sang” homogène, qu'un demi-sang conservait la moitié du sang noble, un quart-sang le quart. De même disait-on, en matière de métissage humain, que le “mulâtre” était $\frac{1}{2}$ blanc et $\frac{1}{2}$ noir, le “terceron” $\frac{3}{4}$ blanc et $\frac{1}{4}$ noir, le “quarteron” $\frac{7}{8}$ blanc et $\frac{1}{8}$ noir, le “quinteron” $\frac{15}{16}$ blanc et $\frac{1}{16}$ noir. L'idée que la “contribution” en “sang” est réduite de moitié à chaque génération n'était donc guère nouvelle. Elle était codifiée et quantifiée depuis longtemps, dans le double contexte de l'élevage animal et de la discrimination raciale humaine. Il n'y a guère de doute que c'est dans ce langage-là que Galton a d'abord trouvé l'idée de sa série géométrique. Toutefois le concept même d'hérédité *ancestrale* n'avait rien à voir avec les lois de l'hybridisme, car loin de s'appliquer aux phénomènes

de métissage, il visait au contraire à exprimer l'effet de l'hérédité à l'intérieur d'une même population homogène.

Aussi bien la notion galtonienne d'hérédité ancestrale n'avait-elle pas *une* origine clairement assignable, dans la mesure où elle concernait exclusivement l'hérédité par mélange (blending inheritance), ^[104] elle s'accordait bien avec l'idée de dilution progressive des caractères ancestraux. Mais la théorisation statistique de cette même hérédité n'imposait nullement de concevoir "l'influence" des ancêtres sur un descendant dans les termes d'une série géométrique. Au contraire, la méthodologie statistique invitait plutôt à concevoir "l'influence" comme un degré de concomitance n'ayant de valeur que descriptive et *a posteriori*. En revanche la série géométrique se prêtait bien à une justification physiologique, plus ou moins inspirée par les données de la cytologie de l'époque. En définitive, la loi d'hérédité ancestrale, dans l'obscurité même de son propos, exprimait fondamentalement une hésitation entre une théorie statistique et une théorie physiologique de l'hérédité, c'est-à-dire entre une théorie de l'hérédité comme ressemblance mesurable et une théorie de l'hérédité comme transmission matérielle de quelque chose ("l'héritage"). Cette hésitation est caractéristique de la pensée biologique de la fin du dix-neuvième siècle.

Concluons l'analyse que nous avons consacrée à "l'hérédité" dans la pensée de Galton.

La conclusion majeure de ce chapitre est qu'on doit à Galton d'avoir concilié les concepts de population et d'hérédité. Sans

doute les motifs de cette conciliation relevaient-ils d'une philosophie sociale qu'on ne peut passer sous silence : Galton n'a eu de cesse que de produire une justification naturaliste du talent individuel et racial, et de construire une science "eugénique" dont l'ambition était de protéger et d'améliorer quelque lignée supérieure dans le cheptel humain. Toutefois, l'historien ne saurait réduire la dimension épistémologique de cette pensée à l'idéologie sans s'exposer lui-même à un reproche du même genre. La philosophie sociale de Galton et des biométriciens anglais a été abondamment documentée par les historiens ; nous n'avons pas voulu recommencer ce travail. Il nous a semblé plus opportun d'aborder Galton un peu à la manière des zootechniciens et évolutionnistes américains du début du siècle : ceux-ci étaient fort peu sensibles aux lubies sociales de l'aristocrate victorien ; mais ils ont vu en lui l'inventeur des instruments modernes pour penser une "population". ^[105] L'application de l'outil statistique aux problèmes biologiques, en particulier à l'hérédité, a engendré des méthodes qui font désormais partie du patrimoine commun des sciences de la vie. Il convenait d'en comprendre la genèse.

La nature de la conciliation galtonienne entre hérédité et pensée populationnelle se comprend en référence à Darwin. On se souvient de la difficulté qu'avait celui-ci à se représenter la "variabilité" : tantôt "réversion", tantôt nouveauté capricieuse de la nature, la "variabilité" est une puissance à laquelle Darwin demandait d'être compatible avec "l'hérédité", mais sans pouvoir nous dire comment. On peut créditer Galton d'avoir présenté une vision clairement articulée du rapport entre "descendance", "hérédité", "variabilité", "réversion".

Aussi bien notre détour par la pensée héréditariste de Galton nous met-il en mesure de comprendre les avatars de la théorie de la sélection dans l'immédiat après-Darwin. Après les objections de Jenkin (1867) et la publication de la *Variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication* (1868), il était assez clair que la théorie de la sélection ne pourrait fermement s'établir, ou être réfutée, qu'au prix d'une élucidation des concepts de variation et d'hérédité. Comme nous l'avons vu dans ce chapitre, nul autant que Galton n'a exploré les multiples facettes de ces concepts avant 1900. On trouverait aisément chez tel ou tel une élaboration plus rigoureuse, plus professionnelle aussi, et sans doute moins idéologique, de tel ou tel aspect de la grande geste héréditariste. Côté "physiologique", c'est du côté de Weismann, Pflüger, Boveri, De Vries, Van Beneden, qu'il conviendrait de chercher une justification expérimentale des doctrines de la continuité et de l'indépendance de la lignée germinale, et du refus de l'hérédité de l'acquis. Côté "statistique", c'est dans l'œuvre de Pearson qu'il faudrait chercher l'exploitation mathématicienne respectable du bricolage intuitif de Galton. Mais il n'y a guère de doute que la formation discursive de l'"hérédité" s'est d'abord donnée dans l'œuvre de Galton.

Cela dit, il faut bien reconnaître que dans son effort pour dégager la rationalité du concept d'hérédité, Galton a sans cesse buté sur l'alternative entre une théorie physiologique et une théorie statistique de l'hérédité. Cette tension est fondamentale pour quiconque veut comprendre l'univers prémendélien de l'hérédité. En construisant une théorie statistique de l'hérédité, Galton s'est efforcé d'arracher la science des phénomènes de transmission héréditaire à la

multiplicité des conjectures physiologiques. Idéalement, cette théorie devait être libre de toute hypothèse causale sur l'hérédité. Mais à la différence des biométriciens, qui se sont effectivement engagés dans cette voie, la théorie statistique galtonienne de l'hérédité s'est enfoncée dans un style hybride en se cherchant dans la notion d'hérédité ancestrale, elle s'est mise au service de spéculations archaïsantes et confuses qui remettaient à l'honneur les idées de constance et d'inertie de la race.

Par là nous sommes ramenés dans le voisinage immédiat de la théorie évolutionniste. La pensée galtonienne de l'hérédité était imprégnée d'un vocabulaire aux résonnances bien décadentistes, et à tout le moins conservatrices : “retour”, “réversion”, “régression”, “hérédité ancestrale”. À se représenter ainsi “l'hérédité”, on ne pouvait qu'en faire une puissance capable de s'opposer à l'idée darwinienne de modification graduelle des races et des espèces. En filigrane des concepts de “régression à la moyenne” et d’“hérédité ancestrale”, on discerne en réalité les contours d'une opposition franche à la théorie darwinienne de la sélection naturelle.

Notes du chapitre IV

[1] ↑ R.C. OLBY, *Origins of Mendelism* (1966, 1985).

[2] ↑ F. GALTON, “Hereditary Talent and Character” (1865).

[3] ↑ F. GALTON, “A Diagram of Heredity” (1898).

[4] ↑ Voir F. GALTON, *Essays in Eugenics* (1809). Ce volume rassemble des articles

publiés de 1901 à 1908.

[5] ↑ R.G. SWINBURNE, “Gabon’s Law — Formulation and Development” (1963).

[6] ↑ “Il semble à peine crédible aujourd’hui que le mot hérédité ait été alors considéré comme fantaisiste et inusuel. Un ami cultivé m’a taquiné pour l’avoir adopté du français.” (F. GALTON, *Memories of My Life*, 1908, p. 288).

[7] ↑ F. GALTON, “Hereditary Talent and Character” (1865), p. 319.

[8] ↑ F. GALTON, “Hereditary Talent and Character” (1865), p. 322.

[9] ↑ *Ibid.*, p. 317.

[10] ↑ *Ibid.*, p. 319.

[11] ↑ *Ibid.*, p. 326.

[12] ↑ F. GALTON, *Hereditary Genius* (1869) ; *English Men of Science : their Nature and Nurture* (1874). Cet ouvrage est une réplique anglaise du livre d’Alphonse de Candolle consacré à *l’Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles* (1872).

[13] ↑ F. GALTON, *Inquiries into Human Faculty* (1883).

[14] ↑ A. WEISMANN, “De l’hérédité” (1883). Publié en français dans : *Essais sur l’hérédité et la sélection naturelle* (1892), pp. 117-156.

[15] ↑ Cf *supra* n. 8.

[16] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. II, p. 370 ; trad. fr. (1868), p. 399.

[17] ↑ *Ibid.* (1896), Vol. II, p. 379 ; trad. fr. (1868), p. 408.

[18] ↑ “Il paraît probable que tous les agents extérieurs, tels qu’un changement de nourriture, une augmentation ou diminution d’usage, etc., capables de causer une modification de structure, doivent, en même temps ou avant, agir sur les cellules, noyaux, matière germinale ou de formation, dont se développent lesdites structures, et par conséquent doivent aussi agir sur les gemmules.” Cette phrase ne figure que dans la première édition de *La Variation* (1868, Vol. II, p. 382 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p. 407). On peut suspecter que son retrait dans la seconde édition a quelque chose à voir avec les objections de Galton (Cf texte, *infra*). Noter l’utilisation de l’expression de “matière germinale” pour les cellules somatiques. Darwin désigne probablement par là ce que T.H. Huxley a nommé le “protoplasme”. Il s’agit de bien marquer que c’est la même “matière” qui forme les organes dans le corps, et bourgeonne les éléments qui, associés dans les cellules sexuelles, feront la progéniture.

[19] ↑ F. GALTON, *Hereditary Genius* (1869), p. 376.

[20] ↑ “M. Darwin soutient, dans la théorie de la pangenèse, que les gemmules

d'innombrables qualités, dérivées de sources ancestrales, circulent dans le sang, et se propagent d'elles-mêmes, génération après génération, à l'état de gemmules." (F. GALTON, *Hereditary Genius*, 1869, p. 367).

[21] ↑ Cette correspondance est reproduite dans K. PEARSON, *The life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. II, 1924, pp. 156 sqq.

[22] ↑ F. GALTON, "Experiments in Pangenesis by Breeding from Rabbits of a pure Variety, into whose Circulation Blood taken from Varieties had previously been largely transfused" (1871), p. 404.

[23] ↑ Cette lettre est reproduite dans K. PEARSON, *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. II, 1924, pp. 163-164.

[24] ↑ *Nature*, 4 Mai 1871. Cette lettre est Reproduite dans K. PEARSON, *op. cit.* n. 624, pp. 164-165.

[25] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1868), Vol. II, p. 374. Dans la seconde édition (1875), l'allusion à la circulation disparaît : les gemmules sont simplement "dispersées".

[26] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1868), Vol. II, p. 379.

[27] ↑ Cet argument est intégré dans "A Theory of Heredity" (1875) : "Je n'ai pas besoin de rappeler au lecteur que pas une goutte de sang de la mère ne pénètre dans les vaisseaux de l'embryon, mais que les deux circulations sont absolument distinctes, le placenta auquel l'embryon est attaché, et avec lequel il est en rapport vasculaire, recevant lui-même sa nourriture de la mère uniquement par imbibition".

[28] ↑ F. GALTON, "On Blood-Relationship" (1872).

[29] ↑ F. GALTON, "On Blood-Relationship" (1872), p. 394.

[30] ↑ *Ibid.*, p. 394.

[31] ↑ "Les faits observés de réversion nous permettent de prouver que les éléments latents doivent être beaucoup plus variés que ceux qui sont personnels ou patents." (*Ibid.*, p. 395).

[32] ↑ *Ibid.*, p. 402

[33] ↑ A. WEISMANN, "De l'hérédité" (1883). Publié en français dans : *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (1892), pp. 117-156.

[34] ↑ F. GALTON, "A Theory of Heredity" (1875), trad. fr. (1876), p. 202.

[35] ↑ Galton appelle ce processus "class representation", par analogie avec le vocabulaire politique. La "personne manifeste", dans tous ses tissus différenciés, est par rapport aux éléments latents comme une assemblée de députés par rapport à la nation qu'ils "représentent" ("On Blood-Relationship", 1872, p. 395 ; "Théorie de

l'hérédité", 1876, p. 201).

[36] ↑ Galton forge à cet égard un néologisme très suggestif : il parle de la "stirpe" (du latin *stirps* : racine), pour désigner la "somme des germes, gemmules -quel que soit le nom qu'on leur donne- qui selon toutes les théories des unités organiques, se trouvent dans l'œuf récemment fécondé, c'est-à-dire au début même de la phase pré-embryonnaire, moment à partir duquel l'œuf ne reçoit plus, même de la mère, autre chose que de la nourriture" ("Théorie de l'hérédité", 1876, p. 199). C'est cette "stirpe" qui donne, d'une part les éléments latents des cellules sexuelles, et les éléments développés des tissus différenciés. En un sens la "stirpe" court dans les lignées de cellules sexuelles. Mais comme les éléments "latents" ne sont que le "résidu" du développement, il y a des pertes, et l'image est équivoque.

[37] ↑ *Ibid.*, p. 400.

[38] ↑ F. GALTON, "On Blood Relationship", (1872), pp. 400-401.

[39] ↑ Voir S. SCHWEBER, "The Origin of the Origin revisited" (1977).

[40] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), p. 35.

[41] ↑ F. GALTON, *Memories of my Life* (1908), p. 304.

[42] ↑ Nous nous appuyons ici sur les belles analyses de S. STIGLER, *The History of Statistics* (1986), pp. 203-220, et de D.A. MACKENZIE, *Statistics in Britain* (1981), pp. 51-72. Voir aussi : H. WALKER, *Studies in the History of Statistical Method* (1929).

[43] ↑ Son origine semble devoir être cherchée dans les travaux de W. LEXIS (1837-1914). Dans une représentation qu'il donne en 1877 de la distribution de la fréquence de mortalité en fonction de l'âge, Lexis distingue "les morts normales", qui se distribuent de manière gaussienne, des "morts infantiles" et des "morts prématurées", qui ne se distribuent pas de manière gaussienne. La distribution "normale" est celle qui se laisse analyser comme résultant d'un grand nombre de causes hétérogènes. (Voir S. STIGLER, *The History of Statistics*, 1986, pp. 222-225 et 229-233).

[44] ↑ S. STIGLER, *op. cit.*, pp. 203-229.

[45] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), p. 66.

[46] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), p. 164. L'image est fondée sur une considération météorologique précise : d'un côté de la montagne, les vents ascendants chauds élèvent une vapeur invisible qui se condense au sommet ; de l'autre côté, les particules sont entraînées vers le bas, et retournent à l'état invisible lorsqu'elles rencontrent des couches d'air assez chaudes. Le nuage est bien alors un système traversé par un flux de particules.

[47] ↑ F. GALTON, "Typical Laws of Heredity" (1877), p. 512, col. 2.

[48] ↑ *Ibid.*

[49] ↑ Galton a toujours eu soin de s'entourer de mathématiciens professionnels, capables de construire l'interprétation analytique de ses intuitions statistiques.

[50] ↑ F. GALTON, "Statistics by Intercomparison" (1875), p. 38. Sur les aspects proprement mathématiques de cet épisode, voir l'analyse pénétrante de S. STIGLER, *op. cit.*).

[51] ↑ *Ibid.*, p. 40.

[52] ↑ F. GALTON, "Typical Laws of Heredity" (1877), p. 493, col. 2. Dans ce passage, Galton affirme avoir utilisé la quinconce en public dès 1874, dans une conférence devant la "Royal Institution". Le modèle original, toujours exposé aux Laboratoires Galton, fut semble-t-il fabriqué en 1873 (S. STIGLER, *op. cit.*, pp. 276-277).

[53] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), p. 63.

[54] ↑ Le mot est employé dans "Typical Laws of Heredity" (1877), p. 532, col. 1. "Modèle" y est pris au sens technique, mais il est clair que ce modèle illustre mécaniquement les propriétés générales de la loi des écarts (*Ibid.*, p. 495, col. 1).

[55] ↑ K. PEARSON. *The Life. Letters and Labours of Francis Galton* (1914-1930), vol. III B. pp. 465-466.

[56] ↑ F. GALTON, "Typical Laws of Heredity" (1877), p. 513, col. 2

[57] ↑ F. GALTON, "Typical Laws of Heredity" (1877). Toutefois les données numériques des expériences sur le pois-de-senteur sont en fait fournies dans un appendice de "Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature" (1885), pp. 258-260.

[58] ↑ F. GALTON, "Typical Laws of Heredity" (1877), p. 513, col. 1.

[59] ↑ *Ibid.*, p. 513, col. 1.

[60] ↑ *Ibid.*, p. 513, col. 2.

[61] ↑ *Ibid.*, pp. 532-533.

[62] ↑ Le terme de "variance" est dû à R.A. FISHER, "The Correlation of Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance" (1918). Galton emprunte le théorème de l'additivité des carrés de deux erreurs probables à G. AIRY, *On the Algebraic and Numerical Theory of Errors of Observations and the Combination of Observations* (1861), § 43.

[63] ↑ Le "modulus" est l'une des nombreuses mesures de la dispersion qui ont été utilisées à la fin du dix-neuvième siècle, avant la banalisation des notions de variance et d'écart-type. Le modulus "c" est égal à 2,097 fois "l'erreur probable" (c'est-à-dire la valeur telle que la moitié des "erreurs" excède cette valeur, et l'autre

moitié se trouve en deçà).

[64] ↑ L'équation est explicitement donnée dans "Typical Laws of Heredity" (1877), p. 533. A la différence de la formule donnée dans "Regression towards Mediocrity..." (1885), p. 256, celle de 1877 est mathématiquement claire.

[65] ↑ Voir la liste des études répertoriées dans la note 2 de l'introduction à cette partie, tout particulièrement : SWINBURNE (1963), OLBY (1966 & 1985), FROGGATT & NEVIN (1971), PROVINE (1971), COWAN (1971 & 1972), NORTON (1971).

[66] ↑ K. PEARSON, "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity" (1898). Galton n'emploie pas l'expression.

[67] ↑ F. GALTON, "Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature" (1885). Voir aussi "Inheritance and Regression" (1885) ; "Family Likeness in Stature" (1886) ; *Natural Inheritance* (1889).

[68] ↑ J. PIQUEMAL, "Distinctions à propos de l'informe et de sa mathématisation" (1972), p. 169.

[69] ↑ F. GALTON, "Regression towards Mediocrity..." (1885), pp. 247-249 ; "Family Likeness in Stature" (1886), p. 53 ; *Natural Inheritance* (1889), p. 87.

[70] ↑ F. GALTON, "Regression towards Mediocrity...", (1885), pp. 246-247.

[71] ↑ *Ibid.*, pp. 252 et 253.

[72] ↑ "Il est plus fréquent qu'un homme exceptionnel soit le fils exceptionnel de parents plutôt médiocres, plutôt que le fils moyen de parents très exceptionnels." (*Ibid.*, p. 254).

[73] ↑ F. GALTON, "Family Likeness in Stature" (1886), pp. 54-57.

[74] ↑ F. GALTON, "Regression towards Mediocrity" (1885), p. 247.

[75] ↑ K. PEARSON, "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity" (1898).

[76] ↑ F. GALTON, "The Average Contribution of each several Ancestor to the total Heritage of the Offspring" (1897), p. 401.

[77] ↑ F. GALTON, "Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature" (1885), pp. 260-261. L'appendice s'intitule : "Separate Contribution of each Ancestor to the Heritage of the Offspring".

[78] ↑ F. GALTON, "Family Likeness in Stature" (1886), pp. 61-62 : "Separate Contribution of each Ancestor".

[79] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), pp. 134-136 : "Separate Contribution of each Ancestor".

[80] ↑ F. GALTON, “Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature”, 1885, p. 260.

[81] ↑ F. GALTON, *Ibid.*, pp. 252-253.

[82] ↑ F. GALTON, “Regression towards Mediocrity...” (1885), p. 261.

[83] ↑ Ce qui signifie, dans l'ordre : valeur probable des enfants pour des parents de taille donnée, et valeur probable des parents pour des enfants de taille donnée. La dissymétrie des deux régressions ($2/3$ et $1/3$) vient de ce que l'on raisonne sur l'interparent, qui est une fiction statistique enveloppant implicitement la variance des deux parents. Si l'on raisonnait sur un seul parent, on trouverait $1/3$ dans les deux sens. L'artefact, dont Galton n'était pas clairement conscient en 1885, provient de ce que la courbe de distribution des “interparents” (ou parents moyens) est plus contractée que celle des parents individuels.

[84] ↑ F. GALTON, “Regression towards Mediocrity...” (1885), pp. 261. Pour la commodité de l'exposé, nous remplaçons “a” par “D”.

[85] ↑ *Ibid.*

[86] ↑ Cette erreur méthodologique a été pointée par Pearson. Voir K. PEARSON, *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 3 (1930). Voir aussi le récapitulatif critique de R.G. SWINBURNE, “Galton's Law - Formulation and Development” (1963).

[87] ↑ “Le père transmet, en moyenne, une moitié de sa nature, le grand-père un quart, l'arrière-grand-père un huitième ; la contribution décroît étape par étape selon une raison géométrique, avec grande rapidité” (F. GALTON, “Hereditary Talent and Character”, 1865, p. 326).

[88] ↑ W.B. PROVINE, *The Origins of Theoretical Population Genetics*. (1971) ; B.J. NORTON, *Theory of Evolution of the Biometric School*. (1971).

[89] ↑ F. GALTON, “The Average Contribution of each several Ancestor to the Total Heritage of the Offspring” (1897), p. 402.

[90] ↑ *Ibid.*, p. 403.

[91] ↑ *Ibid.*, p. 402.

[92] ↑ K. PEARSON, *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, Vol. 3 A (1930), p. 60.

[93] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), p. 136.

[94] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity” (1898) ; “Mathematical Contribution.... On die Law of Reversion” (1900) ; “The Law of Ancestral Heredity” (1903) ; “The Theory of Ancestral Contributions in Heredity” (1909) ; *The Life, Letters and Labours of Francis*

Galton, vol. 3 A (1930). Sur l'ensemble de la question, l'analyse de référence est celle de B.J. NORTON, *Theories of Evolution of the Biometric School* (1971), ch. 2 & 5.

[95] ↑ K. PEARSON, "Mathematical Contribution to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral heredity", 1898, pp. 411-412.

[96] ↑ K. PEARSON, "The Law of Ancestral Heredity", 1903, p. 226.

[97] ↑ F. GALTON, "A Diagram of Heredity" (1898).

[98] ↑ *Horseman*, Chicago, 28 Décembre 1897.

[99] ↑ F. GALTON, "The Average Contribution..." (1897), p. 403.

[100] ↑ F. GALTON, *Hereditary Genius* (1869) ; "On Blood-Relationship" (1872) ; "A Theory of hereditary" (1879) ; "The Average Contribution..." (1897).

[101] ↑ F. GALTON, "The Average Contribution of each several Ancestor to the total Heritage of the Offspring" (1897), p. 401.

[102] ↑ *Ibid.*, p. 401.

[103] ↑ *Ibid.*, p. 403.

[104] ↑ F. GALTON, "Family Likeness in Stature" (1886), p. 63. Il n'est qu'un seul texte dans lequel Galton ait tenté d'appliquer la notion d'hérédité ancestrale à la variation héréditaire discontinue. C'est dans le texte de 1897 où il a précisément présenté l'hérédité ancestrale comme l'objet d'une "loi générale". Toutefois, dans les cas d'hérédité "exclusive" (par exemple le fait pour un petit pois d'être ridé ou lisse), il n'y pas à proprement parler de régression des caractères vers la moyenne. La loi d'hérédité ancestrale se manifeste par la conservation de la variabilité d'une génération sur l'autre. Il est tout à fait remarquable que ce soit sur un caractère de ce genre que Galton ait trouvé la seule confirmation empirique sérieuse de sa loi d'hérédité ancestrale.

[105] ↑ Voir par exemple, l'attitude de S. WRIGHT dans *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. I, "Genetics and Biometric Foundation" (1968).

Chapitre V. Sélection et régression chez les post-darwiniens

Il y aurait matière à des livres entiers pour l'historien des sciences qui voudrait explorer les facettes multiples du pessimisme décadentiste dans l'évolutionnisme postdarwinien. On imagine sans peine comment les grandes alternatives doctrinaires au darwinisme de la fin du dix-neuvième siècle ont pu trouver dans la notion d'un progrès indéfini de l'adaptation un axe de critique privilégié. Nous nous en tiendrons cependant à quelques remarquables occurrences du thème de la régression dans la tradition darwinienne elle-même. Or parmi les héritiers les plus influents de Darwin, il en est au moins deux qui, non seulement ont théorisé la "régression", mais en ont fait un concept central dans leur vision de la sélection naturelle : August Weismann (1834-1914) et Francis Galton (1822-1911). Il est particulièrement instructif pour l'historien et pour l'épistémologue que ces deux assimilations darwiniennes de la régression soient conceptuellement incompatibles entre elles.

Darwin avait fait de la sélection la puissance, non pas exclusive, mais prédominante, dans la modification des espèces. Les deux réflexions antithétiques de Weismann et de Galton sur la "régression" se comprennent fondamentalement par rapport à cette thèse. Si en effet la sélection (naturelle ou

artificielle) est le facteur dominant de modification, c'est une question fondamentale que de déterminer les effets d'une suspension de la sélection. À cette question, Weismann a répondu par l'idée d'une nécessaire régression anatomique, qu'il a théorisée dans le concept de "panmixie". Cette réponse était solidaire d'un postulat de suffisance explicative du principe de sélection dans la théorie évolutionniste, et par là d'une radicalisation des positions darwiniennes. C'est au demeurant la raison pour laquelle le courant de pensée issu de Weismann a été désigné comme un "ultra-darwinisme", et plus tard comme "néo-darwinisme".

Sur la même question, Galton s'est aussi exprimé dans un vocabulaire de la "régression", mais en un sens extrêmement différent de celui de Weismann : en l'absence de sélection, toute "race" fait retour au type qui la caractérise, le "type" étant en l'occurrence pensé dans une perspective statistique. La "régression statistique" de Galton est, à l'inverse de Weismann, solidaire de la conviction qu'il y a des limites au pouvoir de la sélection. Galton a purement et simplement contesté que la sélection naturelle telle que la concevait Darwin ait quelque efficacité que ce soit : la sélection ne peut rien sur "les petites différences individuelles", car celles-ci sont fondamentalement dominées par la loi de "régression" à la moyenne. De là résulte que seule la variation abrupte et discontinue peut efficacement donner prise à la sélection, comme l'avait suggéré Fleeming Jenkin. En d'autres termes, Galton a récusé l'idée de sélection graduelle au nom de la représentation qu'il avait de l'hérédité. Ceci explique qu'il ait eu une égale influence à la fois sur les premiers mendéliens, tous fermement mutationnistes et anti-darwiniens, et sur les

darwinien orthodoxes de l'école biométrique, car la représentation statistique de la variation fournissait l'image la plus suggestive qui soit des "petites différences" de Darwin.

Bref, chez Weismann, les concepts complices de régression et de "panmixie" allaient dans le sens d'une plus grande fidélité à Darwin, tandis que la régression galtonienne avait les allures d'une contestation ouverte de l'interprétation proprement darwinienne de la sélection naturelle. Toutefois, à la fin du siècle, la "panmixie" de Weismann en est venue assez curieusement à voisiner avec la régression de Galton. Nous considérerons d'abord le concept weismannien de panmixie, puis les réflexions de Galton sur la sélection.

I - *Panmixie* : évolution régressive et sélection naturelle chez August Weismann

Zoologiste majeur de la fin du dix-neuvième siècle, August Weismann est connu comme le fondateur de cette tradition évolutionniste connue sous le nom de "néo-darwinisme", ou, comme on préférerait dire autour des années 1900, "ultra-darwinisme". L'esprit du "darwinisme nouveau" tenait en deux thèses radicales et étroitement associées : d'une part un refus intransigeant de la notion d'hérédité des caractères acquis ; ^[1] d'autre part l'idée de la suffisance explicative de la sélection naturelle. ^[2] Par ces deux thèses, toutes deux avancées au nom du principe heuristique de l'économie des

hypothèses, Weismann accomplissait simultanément un durcissement de la théorie de l'hérédité (en récusant tout effet lamarckien, en particulier l'hypothèse darwinienne de pangenèse), et un durcissement de la théorie de l'évolution (il n'y a pas deux principes fondamentaux de l'évolution sélection et hérédité mais un seul : la sélection). Les expressions de "néo-" et "ultra-darwinisme" ont leur origine dans la critique, par G. Romanes, de la déviation inacceptable selon lui que Weismann faisait subir à la pensée darwinienne. ^[3]

C'est dans ce contexte qu'il faut apprécier les réflexions de Weismann sur la "panmixie", néologisme que le naturaliste emploie souvent comme équivalent d'"évolution dégénérative", ou "régression", au sens anatomique du terme. Par ces derniers termes, les zoologistes désignent classiquement la dégénérescence des organes qui n'ont plus d'utilité vitale ; la réduction du membre postérieur chez les cétacés, l'atrophie de l'aile chez certains oiseaux qui ne volent pas (*Hesperornis*), ou la dégénérescence de l'œil chez les espèces cavernicoles sont des illustrations classiques du phénomène. Cela étant, le choix weismannien du terme "panmixie" peut surprendre pour désigner de tels phénomènes. Étymologiquement, le mot signifie en effet "croisement de tous avec tous", et semble donc relever de la terminologie du système de croisement (s'opposant par exemple à endogamie, exogamie, homogamie, etc.). Mais il n'en est pas ainsi, car Weismann raisonne dans l'hypothèse où il n'y a pas de choix du conjoint, et le système de croisement n'est de toute façon pas sa préoccupation principale. Le mot de "panmixie" est en réalité de ceux qui, ayant l'apparence d'une simple description phénoménale, enveloppent en réalité une

hypothèse théorique fondamentale. Laissons parler l'inventeur du néologisme :

"On peut désigner le phénomène qui réalise le retour en arrière d'un organe inutile, par le mot grec, que je crois très approprié, de *panmixie*, ou de *croisement général*, parce qu'il consiste essentiellement en ce qu'on voit arriver à la reproduction non seulement les individus chez lesquels l'organe en question a atteint la plus grande perfection, mais tous les individus, que cet organe soit chez eux plus ou moins bien constitué." ^[4]

La notion impliquée dans l'idée de panmixie est fondamentalement celle de cessation de la sélection sur un caractère donné : un arrêt de la sélection signifie que tous les individus peuvent arriver à l'âge reproducteur, eu égard au caractère considéré, et se croisent donc librement. En d'autres termes, toutes les variations affectant le caractère affectent également la chance de survie et de reproduction. Toute cette variabilité non contrôlée par la sélection signifie à terme dégénérescence, atrophie, et éventuellement disparition complète de l'organe. Cet enchaînement causal apparaît bien dans le tout premier usage du mot "panmixie", en 1883 :

"On pourrait désigner sous le nom de *Panmixie* cette interruption dans l'influence conservatrice de la sélection, car *tous* les individus peuvent arriver à l'époque reproductrice, et de la sorte, se mélanger, sans que la reproduction soit le privilège de ceux-là seuls qui sont les plus aptes, en ce qui concerne un seul organe, ou tous les organes. Il me paraît que la plus grande partie des variations qui sont attribuées à l'action directe des

circonstances extérieures, doivent être attribuées à cette Panmixie : c'est d'elle, par exemple, que dépend la variabilité de la plupart des animaux domestiques." ^[5]

Le terme de "panmixie" désigne ainsi au moins trois choses dans le langage de Weismann : 1) Suspension de sélection ; 2) Croisement libre ; 3) Régression anatomique (ou "évolution régressive"). Weismann emploie délibérément le mot en ces trois sens, car ils représentent pour lui les trois chaînons d'une même série causale. À la fin du dix-neuvième siècle, et pendant une bonne partie du vingtième, le mot a été systématiquement employé tantôt comme expression abrégée de l'hypothèse selon laquelle une suspension de la sélection naturelle entraîne une "évolution régressive", ^[6] tantôt plus prudemment comme synonyme de "cessation de sélection".

Cela dit, il importe de comprendre le contexte dans lequel Weismann élabore son interprétation de l'évolution dégénérative par panmixie. Le concept de panmixie a émergé dans le cadre d'une réflexion subtile sur Darwin. D'une certaine manière en effet, la notion de panmixie, à défaut du terme était déjà présente chez Darwin, dans le contexte d'une réflexion sur la dégénérescence. Il vaut la peine de rappeler les grandes lignes de celle-ci, car elle éclaire la méditation propre de Weismann.

Dans *L'origine des espèces*, Darwin envisageait très explicitement les effets d'un relâchement de la sélection :

"Si, chez nos animaux domestiques, on néglige une partie quelconque, ou l'animal entier, et si l'on n'applique aucune sélection, la partie négligée (la crête par exemple chez la

poule Dorking), ou la race entière, cesse d'avoir un caractère à peu près uniforme. On pourra dire alors que la race dégénère. Or le cas est presque identique dans les organes rudimentaires, dans ceux qui n'ont pas été spécialisés en vue d'un but particulier, et peut-être aussi dans les groupes polymorphes, et ainsi l'organisation est abandonnée à un état fluctuant" ^[7]

Considérées isolément, ces lignes semblent indiquer que Darwin attribuait la dégénérescence à une suspension de la sélection, et la constance de la race à une sélection continue. ^[8] Les passages correspondants de la *Variation* confirmeraient cette impression. Darwin y parle même d'une dégénérescence due au "libre-entrecroisement sans sélection". ^[9] L'emprunt de Weismann peut donc être situé avec précision.

Toutefois, l'on ne peut attribuer à Darwin la thèse de la panmixie, pour deux raisons fondamentales. D'abord Darwin n'a pas soutenu qu'un arrêt de sélection (artificielle ou naturelle) dût entraîner une régression indéfinie. Bien au contraire, dans le schéma darwinien, le principe de sélection marche toujours main dans la main avec le "principe d'hérédité" : la sélection n'agit que de manière intermittente, et l'hérédité conserve en gros les acquis de la sélection. Dans les passages mêmes que nous venons de citer, Darwin a eu soin de rappeler que, de manière générale, les races domestiques comme les races naturelles conservent les caractères qu'elles ont acquis à l'issue d'une période de sélection prolongée. ^[10] Ce n'est que dans les périodes de sélection intense que le relâchement de la sélection a des effets dégénératifs. Dans de telles périodes, les races sont plus

instables, et perdent plus facilement le “type” vers lequel la sélection les a orientées.^[11] Mais de manière générale, l’hérédité *conserve*. L’autre raison pour laquelle la thèse de la panmixie ne peut être attribuée à Darwin est que celui-ci a soutenu une autre explication de l’évolution dégénérative.

En premier lieu, on le voit admettre dans certains cas l’explication lamarckienne par “l’effet de non-usage” :

“Des faits exposés au premier chapitre, on peut tirer, je crois, qu’il n’y a guère de doute sur le point suivant : l’usage, chez nos animaux domestiques, renforce et développe certaines parties, tandis que le non-usage les diminue ; et de telles modifications sont héréditaires. À l’état de nature (...), beaucoup d’animaux présentent une structure telle que l’on ne peut l’expliquer que par les effets du non-usage.”^[12]

Ce type d’explication est par exemple invoqué pour la réduction ou le défaut d’ailes chez les grands oiseaux qui se nourrissent sur le sol.^[13]

Mais d’autre part, Darwin estimait que dans beaucoup de cas la régression anatomique était activement causée par la sélection naturelle. Par exemple, la perte des ailes chez de nombreuses espèces d’insectes des côtes océaniques s’explique bien si l’on admet que les insectes qui restent au sol ont une plus grande chance de survie que ceux qui s’exposent aux vents marins.^[14] Ou encore, dans le cas des animaux fouisseurs (taupes), on conçoit que les yeux, non seulement deviennent inutiles, mais peuvent être la source d’infections. Par conséquent, loin d’expliquer la dégénérescence par un

arrêt de sélection, Darwin l'attribuait à l'effet cumulé du non-usage et d'une sélection *active*. Dans ce modèle explicatif, la sélection n'est pas l'unique facteur d'évolution ; elle intervient comme un facteur qui "contrôle" les autres (en particulier l'effet lamarckien).^[15] Quoi qu'il en soit, Darwin répugnait à l'idée d'une dégénérescence spontanée. Aussi l'évolution dégénérative était-elle pour lui adaptative, comme toute évolution organique.

La perspective de Weismann est très sensiblement différente. Weismann affirme en effet que la sélection naturelle n'est pas seulement une force de changement, mais aussi une force de conservation. Cette doctrine est très explicitement revendiquée dans le texte même où la notion de "panmixie" est invoquée pour la première fois :

"Ici se présente -ce me semble- un côté très important de la sélection naturelle : je veux parler de sa force de conservation. La survivance du plus apte opère, non seulement la sélection, mais la survivance du meilleur ; la lutte pour l'existence ne s'arrête pas après avoir établi un nouveau type spécifique, ou après avoir établi la meilleure adaptation possible aux conditions d'existence internes : elle prend au contraire une forme plus aiguë, de telle sorte que des différences infinitésimales de structure dépendent de la vie ou de la mort"^[16]

Une telle conception de la sélection naturelle revient à en radicaliser la portée dans la théorie biologique. Chez Weismann, la sélection naturelle ne se contente pas de modifier les structures et les instincts, elle est à tout moment la force qui les maintient. Une espèce stable en un point du temps

doit donc être vue comme une mosaïque de caractères tous soumis à l'action constante et normalisante de la sélection naturelle. Que la sélection vienne à se relâcher sur l'un d'entre eux, c'est aussitôt le chaos qui s'instaure, et à terme la disparition de l'organe. La panmixie est ainsi le concept du désordre qui résulte nécessairement du retrait de la sélection naturelle. On voit ainsi que Weismann demande à la fois moins et davantage que Darwin à la sélection naturelle. Il ne lui demande pas d'expliquer positivement la dégénérescence (elle est un désordre) ; mais il lui demande de conserver, donc de jouer un rôle que Darwin réserverait plutôt à l'hérédité pure et simple.

Le contexte dans lequel Weismann a construit le concept de panmixie mérite d'être relevé. Ce contexte est celui de la célèbre conférence de Fribourg au cours de laquelle il a engagé sa grande croisade contre l'hérédité des caractères acquis ("De l'hérédité", 1883). Ce texte, en raison même de son titre, et de la forte thèse qui l'anime, a été classiquement envisagé dans la perspective exclusive de l'histoire des théories de l'hérédité, considérées en l'occurrence comme un secteur autonome de recherche biologique. C'est là nous semble-t-il une erreur. Car l'argumentation contre l'hérédité des caractères acquis se donne de part en part comme une argumentation en faveur de la suffisance du principe de sélection naturelle.

Dans sa critique de l'hérédité de l'acquis, l'argument majeur auquel s'attaquait Weismann était celui de l'effet d'usage et de non-usage, autrement dit l'argument lamarckien :

"Il semble difficile, presque impossible même, de nier la transmission des caractères acquis, quand nous pensons à

l'influence que l'usage et la désuétude exercent sur des parties ou des organes isolés. Nul n'ignore que Lamarck a tenté d'expliquer par ce principe presque seul, la structure des organismes" ^[17]

La plus grande partie de l'essai de 1883 sur l'hérédité est consacrée à réfuter cet argument, en montrant que les effets attribués à "l'usage" (effets d'adaptation), tout comme ceux attribués au "non-usage" (effets de dégénérescence) sont en réalité suffisamment explicables par la sélection naturelle. La réflexion sur la "panmixie" est directement liée à la réfutation de l'effet du non-usage. Elle est tout entière destinée à convaincre qu'on peut expliquer les phénomènes de dégénérescence sans recourir à l'effet lamarckien du non-usage, autrement dit à l'idée d'une hérédité de l'acquis. Les faits d'évolution régressive trouvent une cause nécessaire et suffisante dans une cessation de la sélection naturelle. Réciproquement, tout fait de stabilité organique doit être expliqué par l'action constante de la sélection naturelle.

L'implication épistémologique de cette construction conceptuelle est à notre sens celle-ci : loin d'autonomiser l'étude de "l'hérédité", Weismann a subordonné celle-ci au principe de sélection naturelle. À la différence de Darwin, il s'est refusé à voir dans l'hérédité un processus capable de maintenir par lui-même les caractères d'un groupe d'organismes, lorsqu'aucune force adventice ne vient le perturber. Pour Weismann, c'est à la sélection naturelle que revient la responsabilité ultime de *conserver* aussi bien que de *modifier*.

On comprend mieux dans ces conditions l'unité des deux

thèses fondamentales de la philosophie biologique weismannienne, celle du refus intransigeant de l'hérédité des caractères acquis, et celle de la suffisance explicative du principe de sélection naturelle. En toute rigueur, la thèse de la suffisance explicative de la sélection naturelle n'a été revendiquée sous ce nom qu'en 1893, dans un article publié en anglais sous le titre "The All Sufficiency of Natural Selection". Cet article était une réponse à un article polémique de Spencer, paru sous le titre : "The Inadequacy of Natural Selection", article dans lequel Spencer soutenait que la sélection naturelle n'était qu'un principe auxiliaire pour l'évolutionniste, le facteur majeur de l'évolution étant l'hérédité des caractères acquis. ^[18] Toutefois, la polémique de Weismann avec Spencer ne fit que confirmer ce qui était déjà évident dans la célèbre conférence de 1883 sur "l'hérédité". Dès 1883, il était clair que Weismann radicalisait le principe de sélection naturelle et s'appuyait sur lui pour discréditer la notion de l'hérédité des caractères acquis

La grande geste weismannienne se profile donc sur toile de fond d'une âpre controverse post-darwinienne sur les rôles respectifs de l'hérédité et de la sélection dans la théorie de l'évolution. Dans cette controverse, la position de Weismann nous semble avoir été particulièrement franche : Weismann a subordonné la théorie de l'hérédité à la théorie de la sélection. C'est à tort que l'on a réduit les *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* à n'être que des "Essais sur l'hérédité". Que Weismann ait contribué à épurer le concept d'hérédité, c'est incontestable. Mais son engagement conceptuel fondamental était celui de la toute-puissance de la sélection naturelle. Rien n'échappe au contrôle de la sélection naturelle : ni la durée de

vie, ni l'adaptation, ni l'hérédité, bien qu'elles soient toutes trois comprises dans la déduction de l'hypothèse de sélection naturelle. Dans le cas de l'hérédité, la subordination au principe de sélection signifie simplement ceci : *sans la sélection, l'hérédité ne peut rien, pas même conserver*. Telle est la signification du concept original de "*panmixie*".

II - La critique galtonienne de la sélection darwinienne

La démarche de Galton est strictement l'inverse de celle de Weismann : Galton subordonne la théorie de la sélection à la théorie de l'hérédité. L'argumentation est variable, mais elle se déploie systématiquement sur le terrain de la régression statistique des enfants vers la moyenne de la population. L'œuvre entière de Galton a été traversée par la conviction, de plus en plus clairement affirmée, que la sélection telle que la concevait Darwin, c'est-à-dire comme agissant sur les "petites différences individuelles", était impuissante à modifier durablement le type moyen de la race : aussi longtemps que la variation est de nature continue, c'est la tendance au retour vers la moyenne qui l'emporte.

Bien que les concepts weismannien et galtonien de "régression" aient relevé de méthodologies hétérogènes, les contemporains des deux auteurs ne pouvaient manquer d'être troublés par certaines résonances remarquables. Les deux auteurs raisonnent en effet dans l'hypothèse du "croisement

libre”, et tous deux s’interrogent sur ce qui se passe en cas de suspension de la sélection appliquée à un caractère. Or dans une telle situation, Weismann voit la taille d’un organe régresser vers une valeur proche de zéro ; Galton voit au contraire une population qui “régresse” vers une moyenne stable. Les deux concepts de “régression” illustraient donc deux positions extrêmes concevables dans la controverse rampante sur le poids respectif du “principe de sélection” et du “principe d’hérédité” : la régression anatomique par “panmixie” de Weismann illustre la toute-puissance de la sélection naturelle ; la régression statistique de Galton illustre au contraire les limites de l’hypothèse darwinienne de sélection et la puissance de l’hérédité.

Dans cette section, nous examinons maintenant de front la réflexion de Galton sur la sélection. Bien que cette réflexion n’ait pas été celle d’un véritable naturaliste, ni celle d’un biologiste expérimentateur, elle a immensément influencé les manières de penser des darwiniens et celles de leurs critiques. Comme dans le cas de l’hérédité, la théorisation galtonienne de la sélection ne valait pas tant par sa rigueur démonstrative, que par les possibilités théoriques qu’elle révélait, et par le monde d’images qu’elle instaurait.

L’examen des textes montre que Galton a exploré successivement trois voies théoriques dans son analyse critique du concept de sélection. Ces trois voies correspondent très exactement aux trois explications qu’il estimait concevables pour la “régression” à la moyenne dans les races, autrement dit pour la “constance” des types raciaux. Ces trois explications possibles sont rappelées dans un texte tardif de

1894, où nous voyons une clef précieuse pour reconstituer l'évolution de la pensée sélectionniste propre de Galton :

“Il ne peut y avoir de doute quant à la réalité de la régression. Non seulement j’ai prouvé son existence dans certains cas et mesuré son ampleur, mais j’ai montré qu’aucune race ne pouvait demeurer constante dans ses caractères sans régression (...) Les causes pour lesquelles des races A et B sont des entités définies peuvent être variées. En premier lieu, chaque race présente une cohésion [solidarity] qui est due à l’existence d’ancêtres communs et à un fréquent entrecroisement En second lieu, certains peuvent penser -mais ce n’est pas mon cas- que les races ont été façonnées dans leur forme permanente par l’action longue et continue de la sélection naturelle. Enfin, j’ai depuis quelques années soutenu qu’une troisième cause existe, plus puissante que les deux autres, et suffisante pour façonner une race, à savoir l’existence d’états définis de stabilité organique.” ^[19]

Les trois éventualités théoriques formulées dans ce texte correspondent à trois explications que Galton a effectivement considérées pour rendre compte de la stabilité des “types” raciaux : sélection naturelle, hérédité ancestrale, existence de positions d’équilibre. Nous considérerons successivement ces trois axes de la critique galtonienne du concept darwinienne de sélection.

1 - La première théorisation statistique de la sélection naturelle (1877)

Galton a d'abord cru pouvoir concilier le principe de sélection naturelle avec sa théorie statistique de l'hérédité. On le voit dans le premier texte consacré à celle-ci ("Les lois typiques de l'hérédité", 1877). On se souvient que c'est dans ce texte que Galton a proposé pour la première fois les concepts de droite de régression et de coefficient de régression, quoique sous l'appellation de "réversion". Or une partie importante de ce texte portait sur la sélection naturelle, et montrait que celle-ci, tout autant que l'hérédité, était compatible avec la "loi des écarts" (la distribution normale). Il est intéressant de considérer dans son intégralité le passage dans lequel Galton annonce son intention. Nous avons déjà fait allusion à ce passage (cf *supra*, chap. 4) en gommant tout ce qui ne relevait pas strictement de "l'hérédité". En réalité, le texte est rédigé d'une manière telle que le traitement statistique de l'hérédité et celui de la sélection naturelle ne puissent être dissociés :

"Je veux mentionner un fait que Quételet et tous ceux qui ont marché dans ses traces ont bizarrement négligé. C'est que, bien que les caractéristiques des plantes et des animaux se conforment à la loi de [l'erreur], la raison de ce comportement est totalement inexpliquée. L'essence de la loi est que les différences doivent être dues à l'action collective d'une multitude d'influences insignifiantes dans des combinaisons diverses (...). Cela étant, les processus de l'hérédité qui limitent le nombre des enfants d'une classe telle que les géants, ceux qui diminuent leur ressemblance d'avec leurs pères, et ceux qui en tuent un grand nombre, ne sont pas des influences insignifiantes, mais extrêmement importantes." [\[20\]](#)

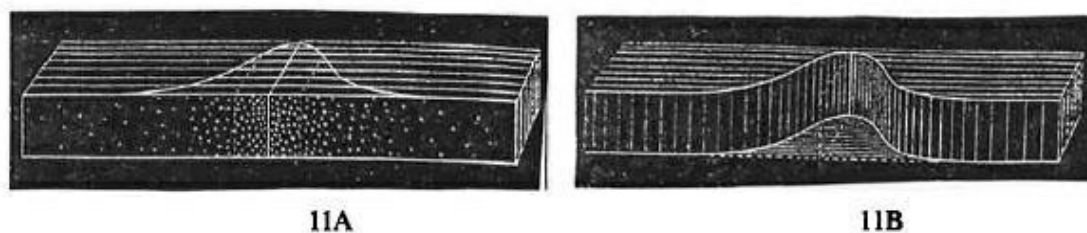
On remarque dans ces lignes un amalgame volontaire entre les phénomènes d'hérédité, de sélection et de réversion. Ceci non seulement la "réversion", mais aussi la sélection naturelle, apparaissait en 1877 à Galton comme l'une des raisons possibles de la distribution normale des caractères dans une population. Les lignes suivantes confirment cette impression et formulent le problème à résoudre :

"Toute tendance sélective est la ruine de la loi des écarts, et pourtant, parmi les processus de l'hérédité, il faut compter la grande influence de la sélection naturelle. Il convient d'en tirer une conséquence qui est de la plus grande importance pour notre problème. À savoir que les processus de l'hérédité doivent travailler harmonieusement avec la loi des écarts, et lui être conformes en quelque manière. Chacun des processus doit montrer cette conformité de manière séparée, de manière à peu près indépendante des autres. On ne peut admettre l'hypothèse que deux d'entre eux, tels que la réversion et la sélection naturelle, et éventuellement d'autres, suivent des lois si exactement opposées l'une à l'autre, que l'une refasse ce que l'autre avait défait." ^[21]

Que signifie au juste que la sélection naturelle se conforme à la "loi des écarts" ? Il s'en explique par une analogie ingénieuse. Dans une espèce donnée -explique-t-il- le caractère favorisé par la sélection naturelle n'est pas le caractère extrême, mais celui qui représente le meilleur équilibre entre l'excès et le défaut. Ainsi la sélection naturelle de la taille ne se fait jamais en faveur des géants ou des nains, mais d'une taille intermédiaire. "Aussi n'est-il pas déraisonnable de considérer

la nature comme un tireur dont l'action est sujette à la loi des écarts, tout comme les impacts disposés sur une cible de part et d'autre du point qui était visé.”^[22] Cette métaphore est exactement celle que Galton avait déjà utilisé dans *Le génie héréditaire* (1869), pour représenter la “loi de Quételet” comme un nuage de points (Cf fig. 2, et comparer avec la fig. 11, qui illustre le passage que nous commentons). Mais cette fois, ce n'est plus la population homogène qui est ainsi symbolisée, c'est la sélection naturelle comme processus de normalisation, par élagage des extrêmes et préservation du caractère moyen.

Fig. 11



En 11A et 11B, un artilleur tire de manière répétée sur un rempart. Il vise une ligne précise pour réaliser une entaille, mais il dessine en creux une courbe normale. (F. G ALTON, “Typical Laws of Heredity”, 1877)

À notre connaissance, cette représentation du processus de sélection naturelle au moyen d'une courbe de distribution est la première du genre. Galton s'est probablement inspiré des courbes de mortalité, bien connues depuis le début du dix-neuvième siècle. Une courbe de valeur sélective est en quelque sorte l'inverse, puisqu'elle représente “un pourcentage de survie”.^[23] Une autre différence avec les courbes de mortalité est que celles-ci ne distribuaient les taux de mortalité que selon l'âge ; les courbes que Galton a en vue distribuent les taux de survie en fonction de quelque caractère mesurable (par exemple la taille ou le poids).^[24] C'est là une

représentation statistique claire du processus de sélection naturelle, dont il est à peine besoin de rappeler l'immense fortune depuis plus d'un siècle. Galton était conscient du réaménagement subtil mais décisif qu'il induisait dans le concept de sélection naturelle. À penser la sélection naturelle dans le langage de la "loi des écarts", précisait-il, on comprend mieux qu'elle "n'agit pas en sculptant sur un lit de Procuste et selon un schéma défini chaque nouvelle génération sans aucun égard pour les pertes".^[25] Ou en d'autres termes, la sélection naturelle ne doit pas être pensée en termes d'élimination et de préservation d'individus, mais comme un processus qui affecte une population dans sa totalité. Le principe méthodologique de l'analyse biométrique de la sélection était ainsi posé.

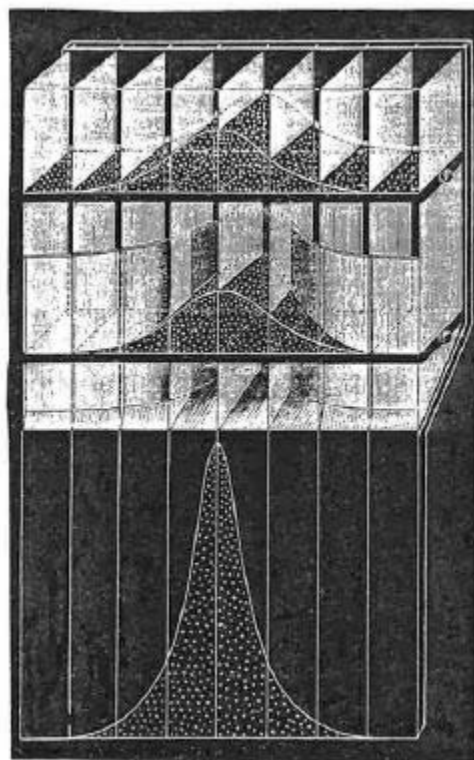
Cela dit, l'interprétation statistique que donne Galton de la sélection naturelle va au-delà d'une simple quantification du principe darwinien, et tourne vite en une critique à peine voilée de Darwin. L'ensemble du dispositif méthodologique exige que l'hérédité comme la sélection (dans ses deux composantes : survie et fertilité) se conforment à la "loi des écarts" (la loi normale). Or d'un point de vue formel, il n'y a aucune nécessité que la réversion et la sélection naturelle soient dirigées vers la moyenne de la race.^[26] On pourrait imaginer par exemple que la "réversion" tire les individus vers une taille plus petite (celle des ancêtres), tandis que la sélection naturelle favoriserait des tailles plus grandes. Mais Galton n'envisage l'hypothèse que pour l'écarter. Il demande en effet aux lois de la réversion et de la sélection d'être des "*lois typiques* de l'hérédité", c'est-à-dire des lois du "*caractère typique*" de la population. Ou encore, dans un langage

emprunté à Quételet : des lois qui rendent compte de la distribution effective du plus grand nombre de caractères selon une loi gaussienne. S'il se trouvait que réversion et sélection naturelle aient chacune une valeur centrale différente de la moyenne effective de l'hérédité, alors "aucune de ces lois ne pourrait être une loi du caractère typique". ^[27] Ce qui signifierait que l'hérédité et la sélection ne sont pour rien dans la distribution effective de la plupart des caractères observés.

C'est pourquoi Galton choisit en définitive de présenter la "réversion" et la "sélection naturelle" comme deux processus qui "coopèrent". L'une et l'autre suivent la loi des écarts ; l'une et l'autre réduisent la dispersion ; l'une et l'autre ont même valeur centrale, et cette valeur centrale est la moyenne de la génération précédente. Sous de telles hypothèses, on peut concevoir sans trop de difficultés un traitement analytique des modifications induites par les deux facteurs, puisqu'on reste dans le cadre d'une courbe symétrique dont la valeur centrale ne change pas. Seul le paramètre de dispersion est affecté : il est réduit dans les deux cas. Galton esquisse un tel traitement, et utilise une fois de plus la quinconce pour visualiser le schème qu'il a en tête. Dans cette illustration (fig. 12), l'étage supérieur figure la distribution du caractère dans la génération des parents, disposés en classes. À l'étage inférieur, la distribution s'est contractée du fait de taux de survie différentiels. À cet étage, la paroi postérieure de l'appareil est incurvée, en sorte qu'une partie des grains tombe hors des compartiments médians ; cet artifice illustre la notion de "pourcentage de survie" variable selon la valeur du caractère. L'étage situé immédiatement en dessous est conçu de la même

manière, et illustre l'effet supplémentaire d'une "productivité" (ou fécondité) différentielle. De l'ensemble du dispositif résulte bien entendu une distribution finale plus contractée que la distribution initiale. L'ensemble du dispositif pourrait être combiné avec une "quinconce", qui illustrerait le double effet de réversion et de dispersion attribuable à l'hérédité.

Fig. 12



Modèle mécanique de la sélection naturelle. L'étage supérieur représente une population "normalement" distribuée. L'étage médian figure la survie différentielle. En bas : distribution contractée de la population filiale. On peut ajouter un étage pour la fertilité différentielle. On peut aussi combiner avec la "quinconce", et représenter ainsi la variabilité et la réversion. Il n'est pas nécessaire que la valeur modale des deux sélections et du foyer de "réversion" soient confondues. Mais Galton pense qu'il en est ainsi. (F. GALTON, "Typical Laws of Heredity", 1877)

Dans un appendice qui clôt l'article de 1877 sur "les lois typiques de l'hérédité", Galton a présenté un traitement analytique du problème. ^[28] Ce traitement est parfaitement

fidèle au modèle artificiel, et se résume de la manière suivante.

Galton admet d'abord que la population des parents a une distribution gaussienne, soit :

$$y = \frac{1}{c\sqrt{\pi}} \cdot e^{-x^2/c^2}$$

ou x est l'écart d'un parent quelconque, et c le paramètre de dispersion (le "modulus", qui est égal à à peu près deux fois l'"erreur probable").

Si la variation de y (par exemple la taille) est décrite par une telle loi, alors le nombre d'individus dont l'écart est compris entre x et $x + dx$ variera comme

$$e^{-x^2/c^2} \cdot dx.$$

Introduire un processus de sélection consiste à dire que le taux de survie des enfants est variable en fonction du caractère des parents (leur écart à la moyenne). Galton admet que la distribution du taux de survie suit une loi normale : le pourcentage des survivants parmi les enfants dont l'écart est x varie comme e^{-x^2/s^2} , où s est le modulus de la loi normale de sélection. Si l'on admet que chaque enfant "ressemble absolument" à ses parents, le nombre des enfants d'écart x variera comme

$$e^{-x^2/c^2} \times e^{-x^2/s^2}$$

Soit :

$$e^{-x^2(1/c^2 + 1/s^2)}$$

Ceci signifie simplement que la dispersion de la population a

été réduite de sa valeur initiale c à une valeur c' telle que :

$$1/c' = \sqrt{1/c^2 + 1/s^2}$$

Galton développe un raisonnement exactement semblable pour la “productivité” (fécondité), qu’il distingue de la “sélection naturelle” (viabilité).

Comme on le constate aisément, cette formalisation de la sélection naturelle repose sur le postulat (implicite) que les écarts sont mesurés par rapport à la *même* moyenne chez les enfants et chez les parents. On admet donc *a priori* que la sélection naturelle ne déplace pas la moyenne du caractère.

La signification conceptuelle de l’ensemble du schème galtonien n’est donc guère difficile à apprécier. Galton exclut l’hypothèse où la sélection modifierait la moyenne de la race. Il ne prend donc en considération qu’une sélection normalisante ou conservatrice. Sans doute envisage-t-il un bref instant que la sélection naturelle pourrait favoriser des tranches de population qui ne correspondraient pas à la moyenne raciale, mais il n’y croit pas, car ceci impliquerait que la distribution observée des caractères ne soit pas normale, mais asymétrique. Pearson fera remarquer plus tard que c’est en vertu d’une approximation souvent injustifiée qu’on admet que la distribution de tel ou tel caractère biologique est normale. Aussi proposera-t-il une méthode beaucoup plus rigoureuse et plus complexe que celle de Galton pour ajuster des courbes de distribution. Toutefois, la question n’était pas fondamentalement dans la technique mathématique. Galton était en fait convaincu que les races sont des entités stables, et qu’il était légitime d’en parler comme de *types*. C’est dans cette

optique qu'il a construit sa première théorie statistique de l'hérédité et de la sélection, l'une et l'autre coopérant en vue du maintien du type.

On aurait tort cependant de rejeter cette première théorisation biométrique de la sélection naturelle dans les ténèbres d'une pensée épistémologiquement pré-darwinienne. L'idée d'une constance de la moyenne des caractères quantitatifs, et la réhabilitation contre Darwin du vocabulaire du type, ont sans doute quelque chose d'un peu désuet. Mais l'image de la sélection naturelle comme analogue du tir groupé d'un soldat sur une cible n'est pas naïve. Envisagée comme agissant sur des caractères quantitatifs (ce qui était après tout le postulat implicite de Darwin), la sélection ne doit pas être pensée comme l'opération stupide et coûteuse d'un Procuste qui coupe les pieds de tous les voyageurs dont la taille lui semble trop grande. Il est plus vraisemblable qu'elle agisse de manière économique. La dette méthodologique de la biométrie et de la génétique quantitative à l'égard de Galton nous semble à cet égard tout à fait évidente, et elle a été en général reconnue par les praticiens. Par ailleurs, il n'y avait rien d'absurde à attirer l'attention sur l'idée que la sélection naturelle a une fonction majeure de stabilisation. ^[29] Toutefois Galton est allé beaucoup plus loin. Il en est en fait venu à suggérer, puis à soutenir, que la sélection naturelle darwinienne ne pouvait aucune manière modifier les races, mais seulement les trier *a posteriori*.

2 - Hérité ancestrale, sélection naturelle et eugénique

À partir de 1885, la “réversion”, rebaptisée “régression”, se révèle être essentiellement un outil statistique. Aussi bien perd-elle le privilège d’exprimer l’essence de l’hérédité, que Galton cherche désormais dans la “loi d’hérédité ancestrale”. Corrélativement, la critique du concept darwinien se radicalise. À l’idée que la sélection naturelle travaille “typiquement” dans le même sens que la régression, se substitue la thèse négative qu’elle *ne peut pas* éloigner durablement une population de son “centre racial”. De cette thèse, Galton a donné deux justifications. L’une s’exprime dans le langage para-statistique de la “loi d’hérédité ancestrale” ; l’autre est qualitative, physiologique en son esprit, et repose sur l’idée d’états de stabilité organique.

Considérons d’abord l’argument de l’hérédité ancestrale. Comme nous l’avons déjà vu, il s’agit là sans doute de l’un des aspects les plus confus de la réflexion galtonienne. Toutefois envisagée dans la perspective de son rapport à la sélection, l’hérédité ancestrale révèle sans doute ses motifs profonds ; la critique du concept darwinien de la sélection naturelle avait - croyons-nous- une relation étroite avec le genre de sélection artificielle que Galton envisageait pour l’homme dans son “eugénique”.

La loi d’hérédité ancestrale, rappelons-le, repose sur l’idée qu’un individu n’hérite pas seulement de ses parents, mais aussi de ses ancêtres. Plus on remonte loin dans la généalogie, plus la contribution ancestrale tend à se confondre avec la moyenne de la race. Galton voit dans cette loi la raison de la régression des enfants vers la moyenne à chaque génération. Tout enfant est comme lesté d’un héritage “ancestral” qui, en

moyenne, le ramène toujours plus près du “centre racial” ^[30] ou “centre typique”. ^[31] Celui-ci peut être défini comme “une forme idéale, dont les qualités sont celles de la moyenne de tous les membres de la race”. ^[32] Galton soutient que la sélection naturelle, si elle agit bien comme le veut Darwin sur une variation continue, ne peut modifier le “centre typique”. La sélection peut bien modifier temporairement la moyenne, mais sitôt qu’elle est relâchée, la population tend à régresser à ce qui était son état originel, avant le début de la sélection. ^[33] Autrement dit, la sélection naturelle n’a pas le pouvoir de fixer la moyenne d’un caractère à une nouvelle valeur, car l’hérédité ancestrale agit comme une sorte d’élastique qui ramène toujours la population vers l’état originel de la race.

La raison invoquée est très artificielle. Galton soutient que si une sous-population sélectionnée s’écarte d’une valeur x par rapport à la moyenne de la population originelle, et si l’on relâche alors la sélection, les générations successives auront des écarts à la moyenne originelle de rx , r^2x , r^3x , etc., r étant le coefficient de régression. Ce coefficient étant inférieur à 1, la population est peu à peu ramenée au “centre racial”. ^[34] Dans le langage de l’hérédité ancestrale, ceci signifie qu’à mesure que l’on s’éloigne de la dernière génération de sélection, la contribution des ascendants *sélectionnés* se dilue, et “l’héritage ancestral” de la race se réaffirme.

Or cet argument a deux faiblesses majeures. En premier lieu, il est incompatible avec l’esprit même de la loi d’hérédité ancestrale. Selon cette loi, les parents contribuent à la constitution de l’enfant pour $1/2$, les grands parents pour $1/4$, et la génération n pour $1/2^n$. Une implication immédiate de

cette loi est que ce sont les ascendants *les plus proches* qui influencent le plus leur progéniture, l'influence des parents devenant quasi-insignifiante au-delà de trois ou quatre générations. Galton l'avait lui-même noté dans les années 1880. En toute rigueur, ceci signifie que les traces d'un processus de sélection appliqué pendant plusieurs générations devraient être plus grandes que celles subsistant de l'état de la population avant sélection.

L'autre faiblesse de l'argumentation de Galton relève d'un aveuglement d'un tout autre ordre. Galton ne justifie la régression au "centre racial" qu'en supposant un arrêt de la sélection. On a peine à concevoir ce que signifierait la régression à la moyenne à l'issue d'une sélection appliquée pendant des durées de l'ordre de milliers ou de millions de générations. Or c'est une sélection de cette sorte que Darwin avait en tête. Dans un tel cas, on voit mal ce que pourrait représenter le "foyer de régression"^[35] vers lequel reviendraient les populations en cas de suspension de la sélection. Comme l'a subtilement suggéré Pearson dans un mémoire de 1896 sur "la régression, l'hérédité et la panmixie", la "régression à la moyenne" de Galton n'est guère différente de la régression anatomique indéfinie de Weismann si on la conçoit en référence à un processus sélectif de longue durée. Or s'il en est ainsi, il faut bien en venir à s'interroger sur l'origine du "foyer de régression", et à concevoir que ce foyer de régression soit susceptible de changer de position avec le temps. En d'autres termes, il faut admettre une "progression du foyer de régression",^[36] progression dont Pearson estimait qu'elle était l'effet nécessaire de tout processus de sélection directionnelle. Mais c'est précisément ce que Galton se refusait

à envisager. Au contraire, tout son argument sur le rapport de la sélection à la régression est construit dans l'intention de montrer qu'une sélection de nature darwinienne (i.e. graduelle) n'est qu'une perturbation temporaire d'un équilibre garanti par la régression.

Pearson a par ailleurs attiré l'attention sur une inconsistance mathématique remarquable du raisonnement de Galton. On peut en effet montrer que l'une des conséquences de la loi d'hérédité ancestrale, telle que la conçoit Galton, est *qu'il ne peut pas* y avoir régression à la moyenne initiale de la population générale à l'issue d'une période de sélection. Cette conséquence est établie dans un article daté du 1er Janvier 1898 et intitulé non sans ironie "Sur la loi d'hérédité ancestrale ; vœux de Nouvel An à sir Francis Galton". [\[37\]](#)

La réfutation de l'argument anti-darwinien de Galton tient en quelques lignes. Pearson ne s'y embarrasse pas de tous les raffinements statistiques qu'il introduit lui-même dans la "loi", et la prend à la lettre, dans le langage qui est celui de Galton. On suppose que l'on part d'une population générale dont la moyenne est arbitrairement égale à zéro, pour les commodités du calcul. Dans cette population générale, on sélectionne des parents moyens (mid-parents) dont l'écart à la moyenne est K . Le processus est réitéré pendant n générations ; au-delà, la sélection est suspendue. On cherche à déterminer l'écart des générations successives après suspension de la sélection.

Appelons $k_1, k_2, k_3 \dots$ les écarts des générations ancestrales, k_1 étant l'écart de la dernière génération sélectionnée, k_n celle de la première. On a, par définition :

$k_1 = k_2 = k_3$ $= \dots = k_n =$ K	(générations sélectionnées : on retient systématiquement les individus dont l'écart est K.)
$k_{n+1} = k_{n+2} = k_{n+3} = \dots = k_{\infty} = 0$	(générations antérieures à la sélection : leur écart est en probabilité celui de la population générale, c'est-à-dire nul.)

Nous connaissons ainsi de manière exhaustive le caractère de toute l'ascendance de la progéniture obtenue à l'issue de n générations de sélection. L'écart probable k_0 de cette progéniture est prédictible par la loi de Galton. Celle-ci dit en effet que les générations ancestrales contribuent à proportion de $1/2, 1/4, \dots, 1/2^n$ de leur propre caractère sur celui de la progéniture. Ce que Pearson interprète comme une équation (simplifiée) de régression multiple :

$$k_0 = \frac{1}{2} k_1 + \frac{1}{4} k_2 + \frac{1}{8} k_3 + \dots + \frac{1}{2^n} k_n + \frac{1}{2^{n+1}} (0) + \frac{1}{2^{n+2}} (0) + \&c$$

soit :

$$k_0 = \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{4} + \frac{1}{8} + \dots + \frac{1}{2^n} \right) K = \left(1 - \frac{1}{2^n} \right) K$$

À titre d'exemple, ceci signifierait qu'au bout de six générations de sélection, l'écart de la progéniture k_0 serait égal à $(1 - 1/64) K$, soit 98,4 % de l'écart de ses parents et ancêtres sélectionnés. Autrement dit, il y a bien un début de régression vers la moyenne de la population originelle, mais cet écart est d'autant plus petit que la sélection a été appliquée plus

longtemps.

Le problème important est cependant de savoir ce qui se passe après suspension de la sélection. En conservant le mêmes conventions, c'est-à-dire en numérotant les générations à partir de celle de la progéniture, la loi d'hérédité ancestrale permet à nouveau de déduire l'écart de la première génération de progéniture après arrêt de sélection. Cet écart est la fraction de K donnée par :

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) + \frac{1}{4} + \frac{1}{8} + \dots + \frac{1}{2^{n+1}} \\ &= \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) + \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) \\ &= \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) \end{aligned}$$

Et, à la deuxième génération après rétablissement de la panmixie :

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) + \frac{1}{4} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) + \frac{1}{8} + \frac{1}{16} + \dots + \frac{1}{2^{n+2}} \\ &= \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) + \frac{1}{4} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) + \frac{1}{4} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) \\ &= \left(1 - \frac{1}{2^n}\right) \end{aligned}$$

Et ainsi de suite. La conclusion est évidente : “la progéniture aura toujours le même caractère que celui de la génération qui avait suivi la cessation de sélection”. ^[38] On ne peut donc tirer argument de la loi d'hérédité ancestrale (telle que formulée par Galton) pour discréditer l'idée darwinienne d'une sélection appliquée à une variation de nature continue.

Pearson fait en réalité d'une pierre deux coups. Car la démonstration met un sérieux coup d'arrêt à la fois aux

spéculations de Galton et à celles de Weismann sur la “régression”. La “panmixie” (la suspension de la sélection) ne signifie pas un renversement du processus de la sélection. Elle n’entraîne ni régression vers un centre racial stable, ni évolution dégénérative. La panmixie n’est donc “régression” ni au sens de Galton ni au sens de Weismann. ^[39] Bien sûr, la réfutation de Pearson ne vaut que sous l’hypothèse de la loi d’hérédité ancestrale de Galton, que de toute façon il récuse pour sa naïveté mathématique ; mais l’argument est retourné contre son auteur.

L’hérédité ancestrale était donc un bien mauvais argument dans la critique du concept darwinien de sélection naturelle. Galton en était sans doute plus ou moins conscient, car, parallèlement à cet argument, il en a élaboré un autre, très différent et beaucoup plus intéressant : celui d’états de “stabilité organique”. Nous y reviendrons bientôt. Nous ne voulons pas cependant quitter le thème de “l’hérédité ancestrale” sans indiquer en quelques mots ce qui nous semble en être le motif profond.

Galton ne croyait pas que la sélection naturelle puisse accomplir une modification graduelle des races. Mais il avait confiance dans un programme d’amélioration des races humaines, capable de faire pour l’homme, tout particulièrement pour ses facultés morales et mentales, ce que les éleveurs font pour les qualités qui les intéressent dans les animaux domestiques. Il avait donc confiance dans les pouvoirs de la sélection artificielle. C’est de ce côté qu’il faut chercher la cohérence propre de ses réflexions sur la sélection naturelle. Comme Darwin, Galton était convaincu que la

sélection artificielle et la sélection naturelle mettaient en jeu des processus fondamentaux communs. Mais la conception particulière qu'il avait de la sélection artificielle, tout particulièrement dans le cadre de son programme eugéniste, permet de comprendre sa critique du concept darwinien de sélection naturelle, et l'interprétation différente qu'il proposait de celle-ci.

Galton n'a jamais dit que la sélection naturelle ne puisse pas modifier les *espèces*. Il a seulement refusé qu'elle puisse modifier les *racés*. Il voyait les races comme des types stables, que le statisticien reconnaît à la distribution "normale" des caractères. Il pensait que, lorsqu'une telle distribution existe - ce qui est le cas le plus général - la moyenne est un caractère intrinsèque de la race, qui tend à se restaurer s'il est perturbé par quoi que ce soit. Si donc un processus sélectif a quelque espoir de réussir, ce n'est pas en déplaçant la tendance centrale de telle ou telle race, mais en agissant sur les races comme les entités mêmes qui *sont* à proprement parler sélectionnées.

Mais comment les nouveaux "centres raciaux" émergent-ils ? Galton n'est pas très explicite sur ce point. Seule la thèse négative est claire : il n'apparaissent pas par déplacement graduel de la courbe normale. Il faut donc que les nouveaux "centres typiques" se constituent abruptement et que l'évolution se fasse par sauts, la sélection naturelle n'intervenant qu'après coup : "une race produit parfois de manière abrupte des individus qui ont un centre typique distinctement différent, au sens où ces mots ont été définis". ^[40] Or si nous nous reportons justement à la définition du "centre

typique”, force est de constater que cette affirmation est énigmatique :

“Le type, ou centre typique d’une race (...) est défini comme une forme idéale, dont les qualités sont celles de la moyenne de tous les membres de la race, ou, ce qui est statistiquement la même chose, la moyenne de toute collection d’entre eux prélevée au hasard.” ^[41]

Dans cette citation, le “centre typique” est clairement une notion statistique, et n’a donc aucun sens pour un individu. C’est pourquoi Galton se replie souvent sur la notion de “sport” (les grandes anomalies de Darwin), ^[42] ou sur celle de “variation discontinue”, ^[43] en précisant parfois qu’une race nouvelle ne peut se former que sur la base de caractères à hérédité non mélangée. ^[44] C’est là en apparence une notion beaucoup plus claire, qui n’est pas sans faire penser aux “mutations” des premiers généticiens.

Mais les textes montrent que Galton ne distingue jamais clairement la notion de “sport” de celle d’écart exceptionnel sur une courbe normale. On s’en rend compte lorsqu’il développe par exemple le cas des capacités arithmétiques d’Inaudi comme exemple manifeste de “sport”. Inaudi était un paysan Piémontais analphabète, dont les prouesses en calcul mental avaient fait un sujet d’étonnement dans les cabarets parisiens et dans quelques lieux de “science positive”. En réalité, bien que Galton sût très bien ce qu’était l’hérédité “exclusive” (ou “alternative”), il semble bien qu’il n’ait pas demandé autre chose que des individus “exceptionnels” pour concevoir l’émergence d’un nouveau “centre racial”.

Mais s'il en est ainsi, on revient au point de départ : les enfants des individus "exceptionnels", à quelque degré que ce soit, doivent régresser à la moyenne typique de la race. Comment peuvent-ils donc fonder un nouveau "centre racial" ? La solution exige en fait un autre ingrédient, passablement obscur du point de vue de la théorie évolutionniste, mais fort clair dans la perspective d'une politique eugéniste. On se souvient que dans l'article de 1877 sur "les lois typiques de l'hérédité", Galton estimait que l'hérédité pouvait "coopérer" avec la sélection naturelle pour entretenir la "condition typique" de la race. Ceci signifiait simplement que la sélection naturelle, dans la mesure où elle n'affectait pas la moyenne du caractère dans la population, était compatible avec la "loi des écarts", autrement dit avec la distribution "normale" et symétrique que l'on observe pour la majorité des caractères. Or dans le même texte, Galton indiquait qu'il y avait cependant au moins un type de sélection qui ne pouvait en aucune manière s'accorder avec la "loi des écarts" : la "sélection sexuelle".

"Pour que la loi de la sélection sexuelle puisse coopérer avec les conditions d'une population typique, il est nécessaire que cette sélection soit nulle, autrement dit, qu'il n'y ait pas la moindre tendance pour les hommes grands à se marier préférentiellement à des femmes grandes plutôt qu'à des petites." ^[45]

Ce texte est étrange. On note d'abord que Galton n'entend pas le terme de "sélection sexuelle" au sens où l'entendait Darwin, à savoir comme une sélection qui "dépend de l'avantage que certains individus ont sur d'autres de même sexe (...), sous le rapport exclusif de la reproduction". ^[46] Par sélection sexuelle,

il entend ce que nous appelons aujourd'hui "homogamie", ou encore "accouplements assortis". Dans le cas le plus simple (celui envisagé par Galton), l'homogamie signifie le choix d'un partenaire sexuel de même caractère que soi. La confusion, sous un même vocable, des deux phénomènes très différents de la compétition sexuelle et de l'homogamie était courante à la fin du dix-neuvième siècle. ^[47]

Cela dit, il est d'autant plus étrange de voir Galton affirmer que la "sélection sexuelle" (entendue au sens d'homogamie) est incompatible avec le maintien d'une population dans sa "condition typique". Les travaux ultérieurs sur l'homogamie ont montré qu'elle n'affecte pratiquement pas la régression des enfants sur les parents. Galton ne disposait pas d'une théorie statistique de l'homogamie. Celle-ci n'a guère pris son essor qu'avec les travaux de K. Pearson, dans la fin des années 1890. ^[48] Cependant l'idée que l'homogamie n'affecte pas la moyenne d'un caractère dans une population relève d'une intuition assez simple : si le même s'unit au même, il est raisonnable de prévoir que la population des enfants aura une distribution très proche de celle des parents, peut-être un peu plus dispersée, mais certainement de même moyenne. Or non seulement Galton ne semble pas voir cela, mais il dit exactement le contraire : s'il existe dans une population une tendance à l'appariement d'individus semblables, la "condition typique" ne peut se maintenir, et la moyenne *doit* changer.

Il n'y a guère qu'une interprétation possible de cette attitude. Ce n'est pas sans raison que Galton utilise l'expression de *sélection* sexuelle, même s'il ne l'utilise pas au sens où l'entendait Darwin. Par "sélection sexuelle", Galton ne pense

pas vraiment à une situation ordinaire d'homogamie dans la population. Il n'envisage pas quelque chose comme un coefficient d'homogamie identique pour tous les couples, mais une situation beaucoup plus particulière. Il envisage en fait une situation dans laquelle certains des couples homogames auraient un avantage sur les autres, à raison de tel ou tel caractère. Une telle situation ressemble beaucoup à la situation objective créée par les éleveurs lorsqu'ils appliquent des procédures de sélection artificielle. Celles-ci en effet ne consistent pas en général à sacrifier des animaux (ce qui serait beaucoup trop onéreux), mais à intervenir sur la formation des paires sexuelles, en ne laissant se reproduire que les animaux présentant le caractère désiré.

Du point de vue de la théorie évolutionniste, la signification de la "sélection sexuelle" galtonienne est assez obscure : ce serait sans doute un mélange d'homogamie et de sélection sexuelle darwinienne. En revanche la notion est très claire dans le contexte de l'utopie eugéniste, dont elle constitue le fondement. Dès 1865, dans l'article sur "le talent et le caractère héréditaires", Galton avait été très explicite :

"Si l'on mariait les hommes de talent à des femmes de talent, de même caractère physique et moral qu'eux-mêmes, on pourrait, génération après génération, produire une race humaine supérieure ; cette race n'aurait pas davantage tendance à faire retour aux types ancestraux plus moyens [meaner] que ne le font nos races désormais bien établies de chevaux de course et de chiens de chasse." ^[49]

Ce schéma avait l'avantage de la franchise. Galton n'a cessé de

le répéter et de le raffiner dans tous les textes qui ont peu à peu dessiné les contours de “l’eugénique”. Celle-ci n’est rien d’autre qu’un programme de sélection artificielle appliquée à l’homme : -il faut faire en sorte que les meilleurs se reproduisent plus entre eux, et qu’ils le fassent plus vite, en se mariant plus jeunes. Dans *Kantsaywhere* (1910), la célèbre utopie non publiée,^[50] les candidats à la citoyenneté passent un examen d’aptitude générale et reçoivent une note. Au dessus de +20, il n’y a aucune restriction au nombre d’enfants qu’ils peuvent avoir ; la loi et le sentiment moral les y encouragent. Entre +10 et +20, la pression morale de la collectivité les limite à trois enfants environ. Entre 0 et +10, ils sont instamment priés de se limiter à deux enfants. Entre 0 et -10, la loi leur interdit d’avoir plus d’un enfant. En deçà de -10, il est totalement interdit d’avoir des enfants.

Cette utopie n’est en fait qu’une expression terminale et caricaturale du programme d’“amélioration de la race humaine” que Galton n’a cessé de soutenir, de son premier texte sur l’hérédité en 1865 à sa mort en 1911. Ce programme consistait en une eugénique “positive” (c’est-à-dire une politique sociale encourageant les élites à avoir des enfants), et une eugénique “négative” (c’est-à-dire une législation de restriction des mariages pour les handicapés mentaux). Longtemps, Galton a affirmé que l’eugénique positive était la plus importante, et la seule vraiment compatible avec la moralité.^[51] À la fin de sa vie, il affirmait au contraire que l’eugénique négative était “incontestablement la plus urgente”.^[52] Quoi qu’il en soit, sa conviction inaltérable était que l’on pouvait “produire une race supérieure”.

C'est dans cette conviction qu'il faut chercher la cohérence propre des réflexions critiques de Galton sur la conception darwinienne de la sélection naturelle. Cette critique avait fondamentalement pour but de faire valoir l'utilité et la possibilité d'un programme de sélection artificielle appliquée à l'homme. Dans un contexte idéologique imprégné par les doctrines du darwinisme social, c'est-à-dire par l'idée que la sélection naturelle améliore graduellement et inévitablement les populations humaines, Galton a contesté la pertinence d'une représentation statistique de la sélection comme déplacement graduel de la moyenne d'une population (fig. 13). Si en effet la sélection naturelle agit sur la variation continue, comme le pensait Darwin, la régression et l'hérédité ancestrale s'opposent à terme à la modification de la "distribution typique". Tout changement de la moyenne se réduit donc à une oscillation superficielle et temporaire (fig. 14). Corrélativement, l'action de la sélection naturelle darwinienne est normalisante : elle confirme le type aussi longtemps qu'il est en harmonie avec son environnement, et n'agit que sur la variabilité, qu'elle restreint (fig. 15). Mais elle ne déplace pas graduellement le "centre racial". Galton refuse la sélection "à petits pas".^[53] En revanche, il estime que la sélection artificielle peut induire la formation d'un nouveau type, à condition d'isoler suffisamment les individus d'exception (fig. 16), comme le font les éleveurs.

Fig. 13

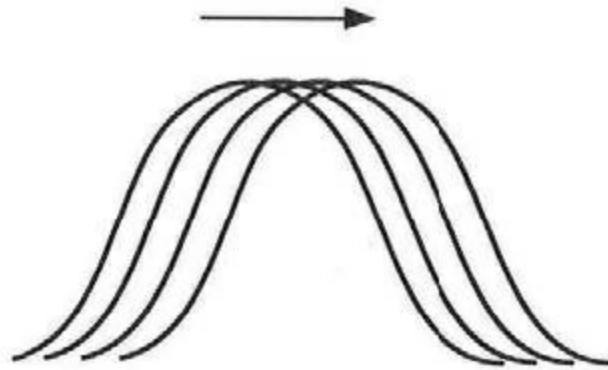


Illustration du modèle de sélection darwinienne que Galton récuse. (J. GAYON)

Fig. 14. et 15

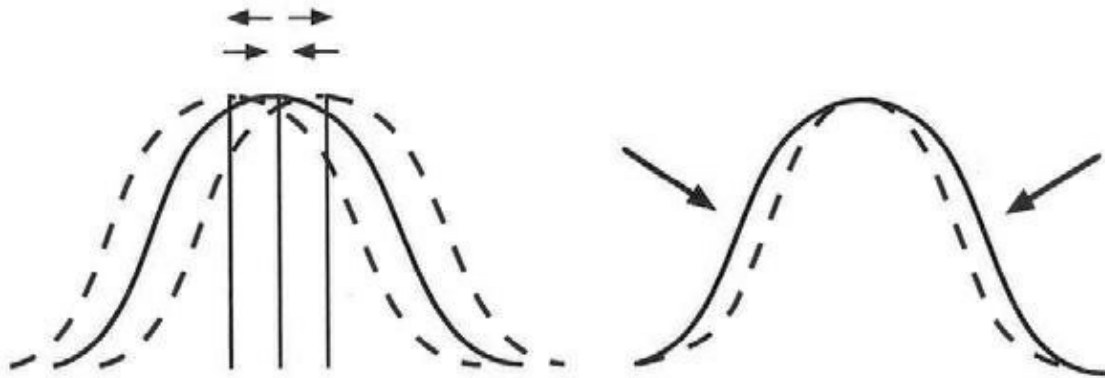
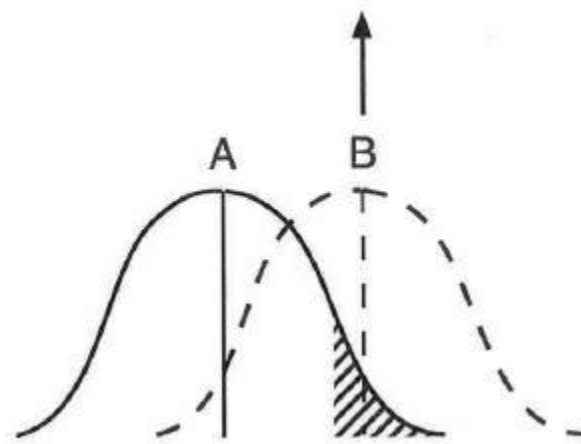


Illustration des deux effets que Galton reconnaît à la sélection darwinienne : oscillation temporaire autour d'une position d'équilibre, et normalisation (J. GAYON)

Fig. 16



Représentation de la sélection naturelle telle que Galton la conçoit : passage

brusque d'une position d'équilibre à une autre, à partir d'un échantillon extrême de la population.

La critique théorique de la sélection naturelle graduelle de Darwin était ainsi en pratique une justification de la sélection artificielle appliquée à l'homme. Galton aimait à dire que l'eugénique accomplirait plus vite, et à moindre coût pour l'humanité, ce que la sélection naturelle ne ferait que lentement et au prix d'effroyables déchirements. Car s'il ne concevait pas que la sélection naturelle fût capable de faire bouger le "type" d'une race, Galton pensait qu'elle éliminait impitoyablement les types inférieurs. Autrement dit, il admettait une sélection naturelle opérant *entre* les types raciaux.

Comment Galton concevait-il exactement le processus qu'il opposait à la sélection naturelle graduelle de Darwin ? Le seul point clair était dans l'exigence d'une discontinuité comme préalable à tout changement. ^[54] Galton espérait en fait que l'on parviendrait un jour ou l'autre à observer dans la nature des populations hétérogènes statistiquement analysables comme la superposition de deux courbes normales. Pour cette raison, les mutationnistes (en particulier De Vries), ^[55] puis les mendéliens ont vu dans Galton l'origine de la notion de "mutation". Toutefois, le genre de discontinuité que Galton avait en tête était de nature plus vague. Ce n'est en fait que dans les pratiques de sélection des éleveurs, que Galton trouve une expression de l'idée de surrection d'un nouveau "centre racial", sans trop s'interroger sur la signification expérimentale du phénomène. Dans l'imagerie de la figure 16, qui est manifestement celle à l'œuvre dans beaucoup de textes galtoniens, c'est une question ouverte que de savoir si le

nouveau “centre typique” préexiste en quelque manière au processus de sélection (artificielle ou naturelle), ou s’il en est l’effet. Cette équivoque est caractéristique de la réflexion galtonienne sur la sélection.

Les figures 13 à 16 ne sont pas des documents, mais des interprétations. Nous y avons tenté de capter l’imagerie des post-darwiniens, dans leur quête d’une représentation “statistique” du principe de sélection.

3 - Positions de stabilité organique et discontinuité de l’évolution

Galton a avancé une raison autre que l’hérédité ancestrale pour justifier ses doutes sur le concept darwinien de sélection graduelle. L’argument a eu une influence notoire sur les biologistes des années 1890-1900. Cet argument s’appuie sur la croyance que dans la nature, les changements véritables se font d’état stable à état stable. À cette idée, il oppose celle de “type”, qu’il interprète comme un état stable d’équilibre. Qu’il s’agisse de l’architecture, des glaciers, des formes de gouvernement, de la dynamique des foules, ou de n’importe quoi d’autre, il existe des combinaisons moins évanescences que d’autres, et qui constituent des “Formes temporairement stables”. [\[56\]](#)

Appliquée à l’évolution organique, cette notion implique que la modification des espèces ne se fasse pas par accumulation de différences insensibles, mais par de véritables sauts exigeant

des réorganisations profondes de l'organisme. Galton aime à s'en expliquer par des analogies techniques :

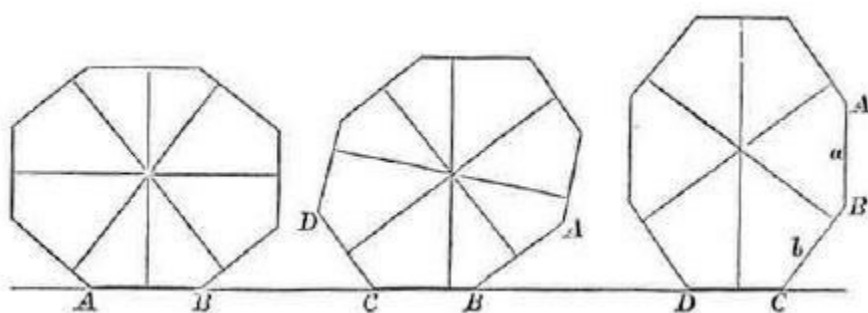
“Les organismes sont si étroitement liés dans leurs parties qu'un changement dans une direction implique du changement dans beaucoup d'autres (...) Les organismes sont comme des navires de guerre construits dans un but particulier (...) Le résultat est un compromis entre diverses exigences conflictuelles, comme le coût, la vitesse, les commodités, la stabilité, le poids des canons, l'épaisseur du blindage, la rapidité de la manœuvre, et ainsi de suite. Dans un navire d'un type établi depuis longtemps, il n'est guère possible de réaliser une amélioration sous l'un quelconque des rapports, sans sacrifier quelque chose dans les autres directions. Si l'on accroît la vitesse, il faut des machines plus grandes, plus d'espace, pour le charbon, et ceci diminue la place pour les autres aménagements. L'évolution peut produire un type totalement nouveau de bateau, plus efficace que l'ancien, mais lorsqu'un type de bateau s'est révélé adapté à ses fonctions, au cours d'une longue expérience, il n'est pas possible de produire une variété améliorée quelconque sous un certain rapport sans le faire au détriment du reste. Ainsi en est-il avec les animaux.” ^[57]

On reconnaît ici la traditionnelle notion de corrélation élaborée par Cuvier. ^[58] Darwin lui reconnaissait une certaine importance dans la théorie de la sélection, car elle lui permettait d'expliquer la fixation de variations sans utilité intrinsèque, les “variations corrélatives” constituant une suite nécessaire de toute variation accumulée par la sélection naturelle. ^[59] Toutefois, Darwin estimait aussi que les

contraintes de croissance étaient elle-mêmes dans une certaine mesure contrôlées par la sélection naturelle. ^[60]

Galton récuse ce parti-pris théorique : tout n'est pas possible. Il faut au contraire concevoir que les "positions de stabilité organique" sont toujours en nombre limité à un moment donné. En conséquence, le rôle de la sélection naturelle n'est pas de favoriser la modification indéfinie de nombreuses facultés séparées, ^[61] mais simplement de retenir ceux des états d'équilibre qui sont en harmonie avec l'environnement. ^[62] Galton a laissé un modèle mécanique célèbre de son interprétation des "types" comme "position d'équilibre stable". L'image est celle d'une pierre ayant un grand nombre de faces, chaque face définissant un équilibre stable. Cependant, comme les faces n'ont pas la même forme ni la même taille, certaines positions sont plus "stables" que d'autres. La figure 17, empruntée à l'*Hérédité naturelle*, illustre le modèle dans un espace à deux dimensions.

Fig. 17



Polygone de Galton. Les positions d'équilibre autorisent des oscillations ; les transitions d'un équilibre à un autre sont compatibles avec le "principe de continuité" (F. GALTON, *Natural Inheritance*, 1889). Dans *Hereditary Genius* (1869), Galton expose le modèle en trois dimensions, et parle d'une pierre à multiples facettes.

Le but du modèle était de convaincre que l'on peut admettre

un changement par “sauts” sans violer “la loi de continuité”. Supposons en effet que l’on pousse très légèrement la pierre ; elle va résister et revenir à sa position initiale dès que la pression sera relâchée. Avec une pression un peu plus forte, elle s’écartera davantage, mais reviendra encore à sa position originelle. Enfin, au-delà d’un certain degré, la pierre passera à une autre position de stabilité. En sorte que

“Nous voyons clairement que la pierre ne viole pas la loi de continuité dans ses mouvements -bien qu’elle ne puisse s’arrêter qu’en certaines positions largement séparées.” ^[63]

C’est au travers de ce modèle que Galton a élaboré et popularisé l’idée qu’il existe deux modalités très différentes de la variation organique, que l’on devait appeler conventionnellement par la suite “variation continue” et “variation discontinue” (Bateson, 1894). ^[64] La distinction n’était pas en soi nouvelle. Les naturalistes distinguaient depuis longtemps les variations en degré (les “différences individuelles” de Darwin), et les grandes anomalies ou monstruosité (“sports”). L’apport propre de Galton est d’avoir affermi la distinction en exprimant avec force ses implications pour l’hérédité et l’évolution.

Du point de vue de l’hérédité, Galton oppose fermement les “variations individuelles” et les “sports”. Les “variations individuelles” sont des écarts instables à la moyenne de la population ; elles sont l’objet d’une hérédité par “mélange”, ce qui signifie que la progéniture est approximativement intermédiaire entre les parents ; enfin elles sont en général distribuées selon une loi normale dans la population, et elles manifestent une tendance à la régression dans la

progéniture.^[65] La taille ou le poids en sont des cas exemplaires. La seconde sorte de variation se caractérise au contraire par sa stabilité ; son hérédité est “exclusive”, autrement dit, le caractère est totalement hérité ou ne l’est pas ; enfin la notion de régression statistique des enfants sur les parents ne s’y applique pas.^[66]

Dans un texte intitulé “Discontinuité de l’évolution” (1894), Galton a proposé d’appeler “divergente” et “transiliente” les deux sortes de variation. La variation individuelle est une variation par divergence passagère, car elle tend à régresser à chaque nouvelle génération. Elle n’est d’aucune valeur permanente pour l’évolution, à la différence de la variation “transiliente”,^[67] seule capable de modifier le centre typique d’une race :

“Aucune variation ne peut s’établir à moins d’être un ‘sport’ ; il faut qu’il y ait un saut d’une position de stabilité organique à une autre, ce que l’on pourrait nommer une variation ‘transiliente’. S’il n’y a pas un tel saut, la variation est, pour ainsi dire, une simple courbure ou divergence par rapport à la forme parentale (...) je ne peux concevoir la possibilité d’un progrès évolutif que par des transiliences, car, s’il n’y a que des divergences, chaque génération nouvelle tendra à régresser vers le centre typique, et l’avance réalisée n’aura été que temporaire.”^[68]

Galton précise par ailleurs que cette vision discontinuiste de l’évolution n’enlève rien de sa pertinence au concept de sélection naturelle. Mais elle en modifie le point d’application. La sélection naturelle peut s’appliquer aux deux types de variation, mais elle n’a d’efficacité que sur les variations par

saut, celles qui définissent une nouvelle position d'équilibre. ^[69]

Ainsi Galton allait-il sans réserve dans le sens des objections adressées par Jenkin à Darwin en 1867. La sélection naturelle ne peut pas grand chose sur des caractères à variation infinitésimale, et transmis selon une “hérédité par mélange”. Elle doit être pensée comme agissant sur des ‘sports’, sous réserve d’entendre par là des caractères discrets, non nécessairement de grande ampleur, ^[70] mais hérités de manière “exclusive”. De là résulte que la sélection naturelle ne forme pas à proprement parler les races, elle ne les façonne pas. Son rôle se limite à sanctionner les formes inadaptées, et son processus est celui d’un remplacement. Galton ne dit pas cependant qu’il faudrait désormais la sélection naturelle comme un “taux de remplacement”. Cette conception ne s’imposera que lors de la synthèse du mendélisme et du darwinisme. Mais l’idée est latente.

Il serait excessif toutefois d’identifier purement et simplement les variations saltationnelles de Galton avec les futures “mutations” des généticiens. Outre que les “sports” sont pensés de manière phénotypique, il faut noter une remarquable inconsistance de la notion. Galton tient en effet deux discours simultanés et fort différents sur elle. D’un côté, les sports sont un déplacement brutal du “centre typique”, au sens statistique que Galton donne à ce terme. ^[71] Dans cette optique, la notion de “sports” ne s’applique pas en toute rigueur à des individus, mais à une population, avec sa moyenne ou tendance centrale, *et* sa variabilité individuelle. La seule interprétation rigoureuse possible est celle d’une race nouvelle formée à

partir d'un échantillon extrême de la population générale. D'un autre côté, Galton présente les sports comme des caractères à hérédité exclusive, par opposition à l'hérédité mélangée. À ce compte, le pelage des bassets ou la couleur des yeux chez l'homme devraient être comptés pour des "sports". Mais dans ce cas, il n'y a plus lieu de parler de "centre typique", mais de plusieurs "types" qui coexistent en permanence dans la population.

Galton ne choisit pas vraiment entre les deux. Tantôt la variation saltationnelle désigne la formation d'une nouvelle race à partir d'un échantillon exceptionnel ; cette représentation est congénitalement liée au projet eugénique, et domine dans la plupart des textes. Mais les textes tardifs (à partir de 1889) font une place de plus en plus grande à l'hérédité exclusive. À ce titre, ils ont marqué bon nombre de ceux qui sont devenus les premiers mendéliens dans les années 1900. Bateson, De Vries, Johannsen, entre autres, ont sans ambage indiqué leur dette conceptuelle à Galton.

* * *

Concluons sur l'épisode post-darwinien que nous venons d'analyser. Weismann et Galton furent l'un et l'autre des acteurs majeurs dans la tradition darwinienne de la fin du dix-neuvième siècle. Tous deux ont adhéré à l'idée que la sélection naturelle est la force dominante de l'évolution organique. Tous deux se sont aussi distingués par leurs efforts pour faire valoir un concept dur de l'hérédité, fondé sur l'hypothèse de la continuité et de l'indépendance de la lignée germinale, et sur le refus de l'hérédité de l'acquis. Les deux auteurs jouent à cet égard un rôle similaire dans une entreprise de renversement

de la pangenèse de Darwin : ce n'est pas l'organisme entier qui détermine le matériel héréditaire, mais l'inverse. Weismann et Galton ont enfin l'un et l'autre repensé la théorie de la sélection dans le contexte d'une interrogation centrale sur la "régression".

Là s'arrête cependant la comparaison, car le même thème sert des intentions théoriques totalement opposées. L'évolution régressive de Weismann est la conséquence nécessaire d'une interruption du processus sélectif : elle signifie désorganisation, diminution, dépréciation inexorables. Elle signifie aussi que l'ordre biologique dépend toujours et à tout moment de la sélection naturelle. Weismann appelle "panmixie" ce chaos qui résulte de l'arrêt de la sélection. Dans ce contexte théorique, la "régression" est une illustration de la toute-puissance de la sélection naturelle. Une implication majeure de ce principe est que l'hérédité est un principe subordonné au "principe d'évolution". C'est pour cette raison que les premiers mendéliens ont tous été très distants, sinon très critiques à l'égard de "l'ultra-darwinisme" de Weismann, dont ils admettaient cependant sans réserve la critique de l'hérédité de l'acquis. La panmixie, disait Bateson en 1894, c'est cette "figure de langage" qui consiste à croire que "toute différence est due à la sélection naturelle, et qu'en dehors d'elle, il n'y a que confusion générale". ^[72]

La régression galtonienne relève d'une tout autre intention. Pour l'auteur de *L'hérédité naturelle*, le principe de sélection naturelle, s'il est vrai, doit se soumettre à la rationalité propre de "l'hérédité". Or dans la théorie galtonienne de l'hérédité, tout gravite autour de l'idée de régression statistique vers un

“centre racial”. Amplifiée en “loi d’hérédité ancestrale”, la régression se révèle bien vite être une réhabilitation de la “doctrine de la constance des races”, doctrine qui avait dominé la théorie de l’élevage dans la première moitié du dix-neuvième siècle. Assurément, Galton ne doute pas un instant qu’à l’échelle des temps géologiques, les espèces soient emportées dans un mouvement indéfini de modification. Mais à l’échelle de la race, Galton voit une forme stable, qui résiste à la sélection naturelle. C’est pourquoi il s’estime en position de récuser la signification que Darwin assignait au principe de sélection naturelle : celle-ci n’agit pas par accumulation de différences insensibles. Galton exige de la sélection naturelle qu’elle se conforme à la loi d’airain de l’identité statistique des races dans le temps. ^[73] Ce qui lui laisse la possibilité, soit de “coopérer” avec la régression, cas dans lequel elle est normalisante, soit de favoriser l’émergence d’un nouveau centre racial qu’elle sanctionne, mais ne forme pas.

On ne saurait sous-estimer l’influence de la pensée de Galton, pour le meilleur et pour le pire. Bien sûr, après Darwin, cette pensée du “type” a rétrospectivement quelque chose de désuet. La réhabilitation des schèmes typologiques, essentiellement pensée en référence à “la race”, présentait au moins trois faiblesses théoriques majeures : elle s’appuyait sur une mathématisation mal maîtrisée ; elle témoignait d’une piètre compréhension des pratiques de sélection artificielle ; enfin elle enveloppait une confusion grave, pour une pensée explicitement populationnelle, entre les notions de variation discontinue et de “type racial”. Par ailleurs l’utopie eugéniste qui animait la pensée héréditariste de Galton a débouché sur de trop sinistres errances de l’histoire pour qu’on l’absolve.

Cela étant, il est tout aussi naïf de faire de Galton un bouc émissaire : il est bien difficile de trouver un biologiste qui n'ait pas été eugéniste avant la seconde guerre mondiale. C'est un fait que les historiens de la biologie devraient davantage méditer. Quant à nous, nous baisserons le rideau sur le dandy victorien en explicitant les raisons de son extraordinaire influence théorique.

On peut en effet se demander comment cet obsédé de la courbe normale -on connaît ses démêlés avec la police anglaise pour avoir essayé de la vérifier sur la hauteur des jupes des dames...- a pu laisser une telle trace dans la théorie biologique, alors même qu'il n'était ni un naturaliste, ni un biologiste de terrain, ni un anthropologue ou un mathématicien "professionnel".

Le talent de Galton ne se reconnaît pas dans une découverte empirique ou dans une théorie particulières. Il est dans une inventivité de l'image scientifique qui lui a permis de s'orienter, et d'orienter nombre de ses contemporains dans quelques problèmes fondamentaux inextricables. Sans les intuitions fondatrices de la régression statistique et de la corrélation, on imagine mal l'essor des théorisations biométriques de l'hérédité et de la sélection. Par ailleurs, l'élaboration de la distinction entre deux types de variation, bientôt appelées "continue" et "discontinue", a préparé le terrain du mutationnisme, et au-delà, du mendélisme. Ainsi Galton a-t-il inspiré les deux écoles rivales qui autour des années 1900 se sont affrontées sur le double terrain de l'évolution et de l'hérédité. Il a inspiré les premiers "biométriciens" qui ont repris l'outil statistique, et l'ont utilisé

pour établir (contre Galton) la possibilité et la réalité de la sélection naturelle telle que la concevait Darwin, en même temps qu'ils ont contesté le mendélisme naissant. Mais la pensée de Galton a aussi nourri l'argumentation des premiers mendéliens, qui se sont servis du même outil pour tenter de démontrer l'inefficacité de la sélection darwinienne, et se sont appuyés sur la variation discontinue pour fonder une nouvelle théorie de l'hérédité.

Dans les deux chapitres qui s'achèvent ici, nous avons tenté de cerner l'étrange paysage conceptuel de la sélection dans l'immédiat après-Darwin. Darwin avait rigidement associé son hypothèse centrale au "grand principe d'hérédité", et à une certaine sorte de variation. En s'appuyant sur la notion d'hérédité individuelle et actuelle, il pensait avoir affranchi la pensée transformiste de l'objection traditionnelle des "forces de retour", autrement dit de la réversibilité de l'évolution des espèces. En désignant par ailleurs la variation individuelle comme le matériau de la sélection naturelle, il estimait avoir identifié le niveau de réalité qui contraignait à penser le devenir des espèces de manière indéfiniment souple et ouverte. Or ceux des premiers darwiniens qui ont précisément fait de l'hérédité et de la variation des thèmes majeurs de leur investigation ont précisément été hanté par l'idée de régression. Weismann et Galton illustrent en fait l'incertitude fondamentale dans laquelle s'est enfoncé le darwinisme théorique tandis que se faisait davantage sentir l'absence d'une approche expérimentale de l'hérédité. Soucieux de préserver l'héritage darwinien, Weismann a radicalisé le principe de sélection au point d'y subordonner celui d'hérédité. Sans la sélection naturelle, l'hérédité ne peut rien,

pas même conserver ; la sélection naturelle s'est trouvée ainsi dans la position épistémologiquement fragile de devoir tout expliquer, et d'être l'unique rempart contre le chaos biologique universel. Galton au contraire a sommé le principe de sélection de se conformer à l'idée qu'il avait de l'hérédité, à savoir une force de régression conservatrice capable de s'opposer à la modification des populations. Ainsi la sélection naturelle se trouvait-elle confinée dans le rôle de trier après coup des "races" qu'elle ne *formait* point.

Telle est la première image de la confusion post-darwinienne.

Notes du chapitre V

[1] ↑ A. WEISMANN, "Über die Vererbung" (1883) ; trad. fr. ss le titre "De l'hérédité" dans A. WEISMANN, *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (1892).

[2] ↑ A. WEISMANN, "The All-Sufficiency of Natural Selection. A Reply to Herbert Spencer" (1893).

[3] ↑ G. ROMANES, *An Examination of Weismannism* (1893). Voir aussi : *Life and Letters*, 1896 ; *Darwin and after Darwin*, 3 vols, 1892-1897.

[4] ↑ A. WEISMANN, "La régression dans la nature" (1886), trad. fr. dans *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (1892), pp. 399-400.

[5] ↑ A. WEISMANN, "De l'hérédité" (1883), trad. fr. (1892), p. 141.

[6] ↑ Voir par exemple, W. BATESON, *Materials for the Study of Variation* (1894), p. 573 ; K. PEARSON, "Regression, Heredity and Panmixia" (1896), pp. 314-318 ; L. CUÉNOT, *La genèse des espèces animales* (1921), pp. 360-363.

[7] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 152 ; trad. fr., p. 164.

[8] ↑ "On peut réellement dire qu'il y a une lutte constante, d'un côté entre la tendance au retour à un état moins parfait, aussi bien qu'une tendance innée à des variations nouvelles de toute sorte, avec l'influence d'une sélection continue pour que la race reste pure." (C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859, pp. 152-153 ;

trad. fr., p. 164).

[9] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. II, p. 225 ; trad. fr. (1868), Vol. II, pp. 253-254.

[10] ↑ “Les animaux très perfectionnés dégénèrent vite lorsqu’on les néglige. Mais nous n’avons pas de raisons de croire que les effets d’une sélection longtemps prolongée, les conditions extérieures demeurant d’ailleurs les mêmes, doivent être promptement et complètement perdus.” (C. DARWIN, *Variation*. (1896), Vol. II, p. 235 ; trad. fr. (1868), Vol. II, p.263).

[11] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), pp. 151-153 ; trad. fr., pp. 164-165. *Variation* (1896), Vol. II, p. 225 ; trad. fr. (1868), Vol. II, pp. 253-254.

[12] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859, p. 134 ; trad. fr., pp. 146-147

[13] ↑ *Ibid.*

[14] ↑ *Ibid.*, pp. 135-136 ; trad. fr., pp. 158-159.

[15] ↑ Il est intéressant de noter le changement de titre du paragraphe consacré aux effets d’usage et de non-usage dans l’*Origine des espèces* (ch. 5). Dans la première édition, ce titre est simplement : “Effets de l’usage et du non-usage”. Dans la 4ème édition (1866), il devient : “Effets de l’usage et du non-usage, en tant qu’ils sont contrôlés par la sélection naturelle”.

[16] ↑ A. WEISMANN, “De l’hérédité” (1883), trad. fr. (1892), p. 137.

[17] ↑ A. WEISMANN, “De l’hérédité” (1883), trad. fr. (1892), pp. 134-135.

[18] ↑ H. SPENCER, “The Inadequacy of Natural Selection” (1893).

[19] ↑ F. GALTON, “Discontinuity in Evolution” (1894), p. 364.

[20] ↑ *Ibid.*, p. 512.

[21] ↑ *Ibid.*, p. 512.

[22] ↑ *Ibid.*, p. 514.

[23] ↑ *Ibid.*, p. 514.

[24] ↑ “La sélection naturelle est mesurée par le pourcentage de survie parmi les individus nés avec des caractères semblables. La productivité est mesurée par le nombre moyen d’enfants pour tout parent de caractère semblable, mais on peut la considérer physiologiquement comme le pourcentage de survie d’un grand nombre inconnu d’embryons possibles, productibles par de tels parents.” (F. GALTON, *Typical Laws of Heredity*, 1877, p. 514). La distinction entre “sélection naturelle” sensu stricto et “productivité” correspond à ce que l’on appelle aujourd’hui les deux composantes de la sélection naturelle ; viabilité et fertilité.

- [25] ↑ F. GALTON, “Typical Laws of Heredity” (1877), p. 532, col. 2.
- [26] ↑ *Ibid.*, p. 532, col. 2.
- [27] ↑ *Ibid.*, p. 532, col. 2.
- [28] ↑ *Ibid.*, pp. 532-533.
- [29] ↑ Galton est revenu à de nombreuses reprises sur cette idée. Les textes les plus significatifs sont : *Natural Inheritance* (1889), ch. 7, pp. 119-124, et ch. 12, p. 192. Dans le second de ces extraits, qui n’est autre que la conclusion du livre, on lit ceci : “L’investigation que nous avons accomplie [sur l’hérédité] est fondée sur le fait que les caractéristiques de toute population en harmonie avec son environnement peuvent demeurer statistiquement identiques au cours de générations successives. Ceci est vrai de toute caractéristique, qu’elle soit affectée à un grand degré par la sélection naturelle, ou si légèrement qu’elle en soit pratiquement indépendante.” (p. 192).
- [30] ↑ F. GALTON, *Hereditary Genius*, 2ème éd. (1892), préface.
- [31] ↑ F. GALTON, “Discontinuity in Evolution” (1894), p. 362.
- [32] ↑ *Ibid.*, p. 363.
- [33] ↑ F. GALTON, *Hereditary Genius*, 2ème éd. (1892), préface ; *Finger Prints* (1892), p. 20 ; “Discontinuity in Evolution” (1894), pp. 366 et 368.
- [34] ↑ F. GALTON, “Rate of Racial Change that accompanies different Degrees of Severity in Selection” (1897), p. 605.
- [35] ↑ L’expression est de K. PEARSON, en allusion directe à GALTON : “Regression, Heredity, and Panmixia” (1896), pp. 306-307. Le foyer de régression est “la moyenne de la population générale sur laquelle la sélection a été initiée”. Il s’agit manifestement pour Pearson d’un pseudo-concept.
- [36] ↑ K. PEARSON, *ibid.*, pp. 314 sqq.
- [37] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity. A New Year’s Greeting to Francis Gaiton, January 1, 1898” (1898).
- [38] ↑ *Ibid.*, p. 400-401.
- [39] ↑ *Ibid.*, pp. 402-403.
- [40] ↑ F. GALTON, “Discontinuity in Evolution” (1894), p. 368.
- [41] ↑ *Ibid.*, p. 363
- [42] ↑ *Ibid.*, p. 365. Voir aussi *Natural Inheritance* (1889), p. 30 ; *Finger Prints* (1892),

p. 20.

[43] ↑ *Ibid.*, p. 369.

[44] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), p. 198.

[45] ↑ F. GALTON, “Typical Laws of Heredity” (1877), p. 514.

[46] ↑ C. DARWIN, *La descendance de l’homme et la sélection sexuelle* (1871), II, chap. 8 ; trad. fr., p. 228. Voir aussi *On the Origin of Species* (1859), pp. 87-90.

[47] ↑ On doit à K. Pearson d’avoir clarifié la distinction entre sélection sexuelle sensu stricto (preferential mating), et homogamie (assortative mating). Voir “Regression, Heredity and Panmixia” (1896), pp. 257-258.

[48] ↑ K. PEARSON, “Regression, Heredity and Panmixia” (1896), pp. 311-312.

[49] ↑ F. GALTON, “Hereditary Talent and Character” (1865), p. 319.

[50] ↑ F. GALTON, “The Eugenic College of Kantsaywhere”. Le manuscrit fut écrit en 1910, et proposé à un éditeur en Décembre, quelques semaines avant que Galton ne décède (17 Janvier 1911). L’éditeur refusa le manuscrit. De dépit, Galton le fit disparaître : “Kantsaywhere”, comme il l’écrivit à sa nièce serait désormais “Wontsay-where”... Un fragment du manuscrit a cependant été préservé. Il est partiellement reproduit dans K. PEARSON, *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 3 A (1930), pp. 411-425.

[51] ↑ F. GALTON, “The possible Improvement of the Human Breed under the existing Conditions of Law and Sentiment” (1901).

[52] ↑ F. GALTON, “Segregation (of the Feeble-Minded)” (1909).

[53] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), § “Evolution not by Minute Steps only”, pp. 32-34.

[54] ↑ F. GALTON, “Discontinuity in Evolution” (1894), p. 368.

[55] ↑ H. De VRIES, “Les demi-courbes galtoniennes comme indice de variation discontinue” (1895).

[56] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), ch. 3 : “Organic Stability”, pp. 21-25.

[57] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), pp. 123-124.

[58] ↑ G. CUVIER, *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes* (“Discours préliminaire”, réédité à de multiples reprises sous le titre : *Discours sur les révolutions du globe*. §§ “Les os fossiles des quadrupèdes sont difficiles à déterminer” et “Principe de cette détermination” (Paris, 1881, pp. 62-72).

[59] ↑ “Corrélation de croissance : j’entends par cette expression le fait que les

différentes parties de l'organisation sont, dans le cours de leur croissance et de leur développement, si intimement reliées entre elles, que d'autres parties se modifient quand de légères variations se produisent dans une partie quelconque et s'y accumulent en vertu de l'action de la sélection naturelle". (C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859, p. 143 ; trad. fr., p. 156).

[60] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859, p. 143 ; trad. fr., p. 156.

[61] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), p. 123.

[62] ↑ *Ibid.*, p. 192.

[63] ↑ F. GALTON, *Hereditary Genius*, 2ème édition (1892), pp. 421-422.

[64] ↑ W. BATESON, *Materials for the Study of Variation, treated with special Regard to Discontinuity in the Origin of Species* (1894).

[65] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), ch. 2 & 3 ; *Finger Prints* (1892), p. 20.

[66] ↑ *Ibid.*

[67] ↑ Néologisme forgé par Galton à partir du latin *transilio* (sauter).

[68] ↑ F. GALTON, "Discontinuity in Evolution" (1894), p. 368.

[69] ↑ F. GALTON, *Finger Prints*, p. 20.

[70] ↑ F. GALTON, "Discontinuity in Evolution", p. 368.

[71] ↑ "Une race produit parfois de manière abrupte des individus qui ont un centre typique distinctivement différent". (F. GALTON, "Discontinuity in Evolution", 1894, p. 368).

[72] ↑ W. BATESON, *Materials for the Study of Variation* (1894), p. 573.

[73] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1894), p. 192.

Chapitre VI. La démonstration de la sélection naturelle (1)

Stratégie de corroboration indirecte : exemple du mimétisme

La démonstration de la sélection naturelle : vue d'ensemble

Darwin n'a donné aucune preuve directe de la sélection naturelle. Ceci ne signifie pas qu'il n'ait rien démontré. *L'Origine des espèces* est un “long et unique argument” qui vise à établir “la théorie de la descendance avec modification par la sélection naturelle”.^[1] Nous avons déjà indiqué comment Darwin concevait la structure de cette *théorie*.^[2] L'épistémologie de Darwin était très explicite. Elle consistait à distinguer *l'hypothèse* de la sélection naturelle et la *théorie* dont celle-ci est le *principe* fondamental. L'hypothèse était justifiée par deux voies distinctes. Considérée en elle-même, c'était une loi (donc un énoncé universel) déduite comme conséquence hautement “probable” d'un certain nombre de prémisses empiriquement vérifiables : lutte pour l'existence (elle-même comprise comme résultant de la dysharmonie entre le taux de reproduction des organismes et la limitation des subsistances), hérédité des différences individuelles,

existence de variations affectant la survie et la reproduction pour la majorité des caractères chez tous les organismes. À quoi il convenait d'ajouter une preuve analogique : la formation de races domestiques par sélection artificielle. Ces arguments de probabilité font que la sélection naturelle n'est pas un "principe" au sens fort que ce terme peut avoir dans une théorie axiomatisée, ou dans des disciplines empiriques comme la mécanique rationnelle. Elle n'est pas une proposition indémontrable qui ne vaudrait que par ses conséquences. Elle a plutôt valeur d'un fait complexe. Toutefois, dans l'œuvre entière de Darwin, il n'existe aucune preuve directe d'un cas précis de sélection naturelle. Darwin n'a jamais présenté ne serait-ce qu'un *fait* de sélection naturelle.

Bien que Darwin n'ait pas eu de doute sur la complexité des faits de sélection naturelle, il n'est pas évident qu'il ait pleinement apprécié la difficulté de la tâche qui attendait ses épigones sur ce terrain. Ceci tient au second aspect de l'argumentation en faveur de la sélection naturelle. Sur l'hypothèse est en effet construite une théorie, c'est-à-dire une argumentation montrant comment l'hypothèse explique de nombreux groupes de faits. Par exemple : distribution géographique passée et actuelle des races et des espèces, affinités systématiques, homologues, rapports entre embryogenèse et phylogenèse. On pourrait aisément en ajouter d'autres, comme la genèse des instincts, les extinctions, les organes rudimentaires. Ces divers ensembles de faits sont autant d'épreuves pour l'hypothèse, ce sont des manières de la "tester". ^[3] Darwin attachait une particulière importance à ce que les faits expliqués soient indépendants les uns des

autres.^[4] Il considérait par ailleurs que la puissance d'une hypothèse se mesurait à sa capacité d'absorber des anomalies apparentes, et de les transformer en conséquences.^[5] On reconnaît là une stratégie classique de validation par unification, confirmation, et conversion des anomalies en problèmes résolus, directement inspirée du modèle newtonien de la science expérimentale. Wallace a très bien résumé l'esprit de cette méthode :

"Il n'y a pas de preuve plus convaincante de la vérité d'une théorie unificatrice [comprehensive theory], que son aptitude à absorber et à situer des faits nouveaux, en interprétant en particulier des phénomènes qu'on avait regardés jusque là comme des anomalies. C'est ainsi que la loi de la gravitation universelle et la théorie ondulatoire de la lumière se sont établies (...) parmi les hommes de science. Les uns après les autres, les faits apparemment incompatibles avec ces lois ont été examinés, et l'on a montré que ces faits étaient des conséquences des lois qu'ils étaient supposés infirmer [disprove]. Une théorie fausse ne résiste jamais à ce test [test]."^[6]

Wallace explique ensuite que la théorie exposée dans l'*Origine des espèces* correspond à ce schéma : elle s'est accréditée par son pouvoir d'intégration de nouveaux problèmes, et sa capacité à rendre compte d'"anomalies".

Dans le demi-siècle qui a suivi la parution de l'*Origine des espèces*, l'argumentation sélectionniste s'est en grande part développée dans la voie que nous venons d'indiquer. Wallace et Weismann ont particulièrement contribué à diffuser une image du darwinisme comme théorie justifiée par sa puissance

explicative, davantage que par l'élaboration rigoureuse de son hypothèse centrale. Cette stratégie corroborative, et l'usage systématique du vieil adage *exceptio probat regulam* (qu'il convient de traduire : "l'exception éprouve la règle"), ont été pour beaucoup dans le succès initial de la théorie de la sélection naturelle. Toutefois, elle a peu à peu conduit à une vision pansélectionniste de l'histoire naturelle que l'on pouvait légitimement suspecter d'être rhétorique : il suffisait d'imaginer une signification adaptative possible pour un caractère, et de l'expliquer sans plus de façon par "le principe de sélection", souvent réduit à un "principe d'utilité".

Ce n'est guère que vers la fin du dix-neuvième siècle que l'on a sérieusement envisagé le problème d'une preuve ou d'une infirmation empiriques directes de l'hypothèse de sélection naturelle. Cette histoire est d'une particulière complexité. Il n'est pas possible en effet de dire que la démonstration de l'hypothèse de sélection naturelle ait été accomplie à tel ou tel moment crucial. Il y a eu en vérité beaucoup de moments cruciaux, mais un tel langage ne suffit pas : il n'est pas raisonnable de présenter les trois décennies au cours desquelles s'est joué le sort de *l'hypothèse* de la sélection naturelle (disons par commodité : 1890-1920) comme une entreprise méthodique qui aurait atteint son objectif étape par étape. À présenter les choses ainsi, on manque quelque chose d'essentiel dans la crise qui a secoué la biologie de ce temps, et l'on manque à voir aussi des enjeux épistémologiques importants pour l'évolutionniste d'aujourd'hui.

On nous autorisera une métaphore. Ce fut une guerre. Dans une guerre, on peut désigner les adversaires. Mais c'est à peu

près le seul point de repère, passablement nominal et abstrait. Pour le reste, les positions changent : on ne se bat pas toujours sur le même terrain. On ne se bat pas toujours non plus avec les mêmes armes : il n'est pas rare qu'on lutte avec les armes saisies à l'adversaire, ou sur son terrain, ou les deux. Un autre aspect de la guerre, banal et tragique, est que les combattants de la première heure sont le plus souvent morts, ou hors-combat, quand vient l'heure de la victoire. Les gagnants -les survivants- ne sont plus les héros des commencements, ils n'ont plus leurs motifs non plus. Ils ont gagné, mais savent-ils encore leur camp ? On aura une image complète de l'histoire du darwinisme théorique dans la période que nous considérons si l'on ajoute simplement ceci : les deux camps en opposition ont gagné ensemble. C'est un privilège des guerres théoriques. À moins que, plus prosaïquement, l'on ait arrêté les frais, et oublié, quitte à ne plus bien voir quelle était la raison de la guerre.

Précisons le sens de cette allégorie. Dans les années 1890, une poignée de biologistes et mathématiciens (essentiellement R. Weldon et K. Pearson) entreprirent de démontrer la *possibilité* théorique et la *réalité* empirique de la sélection naturelle. Par “sélection naturelle”, ils entendaient très exactement ce que Darwin y avait mis : une sélection agissant sur des caractères à variation continue, et produisant une modification graduelle des espèces. Leur espoir était qu'en donnant une signification statistique précise à tous les éléments de cette hypothèse, ils pourraient prouver l'existence d'au moins un cas de sélection naturelle. Les biométriciens -c'est le nom qu'ils se sont donnés- ont ainsi construit une “théorie mathématique de la sélection”, qui s'est trouvée être une aussi une “théorie mathématique de

l'hérédité". Mais l'ambition, clairement énoncée, était d'établir la possibilité et la réalité de la sélection naturelle par des moyens "purement statistiques", sans hypothèse causale sur la nature physiologique de l'hérédité. La dette de cette école à l'égard de Galton est évidente.

Dans le même temps, des naturalistes marqués par les succès de la méthode expérimentale dans des disciplines telles que la physiologie ou l'embryologie, en sont venus à concevoir l'idée d'une science expérimentale de l'hérédité, et ont porté leur attention sur la variation discontinue. Ils avaient nom par exemple : De Vries, Bateson, Davenport, Cuénot, Johannsen. Ce sont eux qui ont "redécouvert" Mendel et ont posé à partir de 1900 les bases de ce qu'on appela plus tard la "génétique". Mais dans le temps même où ils construisaient les méthodes de celle-ci, ils se sont convaincus que la variation que Darwin appelait "flottante", et qu'on appelait désormais "continue", n'avait pas de réalité du point de vue de l'hérédité, et n'était qu'une apparence conjoncturelle (un "phénotype") ; de là ont résulté un anti-darwinisme virulent, et un parti-pris "mutationniste" : -l'évolution se fait par sauts, et la sélection naturelle ne forme ni ne crée rien, elle ne fait que trier après coup. La dette de cette école à l'égard de Galton est tout aussi évidente que celle de l'école biométrique.

Mais dans les deux cas, l'on était désormais passé de l'ordre du concept à celui des faits. Le choc des deux écoles est connu comme la querelle des biométriciens et des mendéliens. Considérée sous l'angle de l'hérédité, ce fut une controverse entre partisans de l'hérédité ancestrale (repensée par Pearson) et partisans de Mendel. Considérée sous l'angle de l'évolution,

la querelle opposa les darwiniens orthodoxes aux mutationnistes. Les deux aspects de la querelle furent très étroitement associés.

Le combat pour “l’hérédité ancestrale” fut bien vite perdu. En ce qui concerne la sélection naturelle, il convient de nuancer. Les mendéliens ne niaient pas l’existence de la sélection naturelle, mais seulement l’idée qu’elle agit graduellement sur une variation continue, et qu’elle façonne les espèces. On leur doit d’avoir donné à la sélection naturelle le sens opératoire le plus courant qu’on lui connaisse aujourd’hui : celui de diffusion d’un gène dans une population. La diffusion est graduelle, mais la variation sur laquelle opère la sélection est de nature discrète. En un sens, Darwin avait perdu, et Jenkin gagné dans son pari : la sélection naturelle était devenue un taux de remplacement.^[7] Toutefois ce n’est là qu’un épisode. Dès la fin des années 1910, il apparaissait que la variation continue analysée par les biométriciens était compatible avec une interprétation mendélienne, à condition d’admettre qu’un caractère quantitatif est déterminé par un grand nombre de gènes. Dès lors on pouvait concevoir qu’une sélection *de* gènes fût aussi une sélection opérant *sur* des caractères quantitatifs. Et le concept de sélection naturelle était réhabilité dans sa signification darwinienne. C’est ainsi que le darwinisme est devenu une théorie bicéphale, profondément remaniée par sa rencontre avec le mendélisme.

Dans les chapitres VI, VII et VIII, nous analysons ce que nous considérons comme les quatre phases de la “démonstration” de la sélection naturelle : (1) La phase corroborative, ou stratégie de la preuve indirecte ; (2) La phase biométrique, qui

se résume en une stratégie de la preuve directe ; (3) La phase mendélo-mutationniste, qui commence par des tentatives pour démontrer l'inefficacité de la sélection naturelle, et finit par fonder son concept opératoire le plus clair ; (4) La phase de synthèse du darwinisme biométrique et de la génétique mendélienne.

Nous disons “phases”, plutôt que “stades” ou “étapes”. C’est à dessein. Phasis, c’est étymologiquement l’apparence : l’apparition d’une étoile qui se lève. La démonstration de la sélection naturelle s’est faite en plusieurs fois, et de plusieurs manières, qui n’ont ni la même référence empirique, ni la même signification épistémologique. Mais “phase” s’emploie aussi en chimie : dans un système chimique, une phase est une partie homogène, physiquement distincte des autres. Des phases chimiques coexistent, du moins aussi longtemps qu’elles sont en équilibre. Dans des équilibres métastables, il faut parfois bien peu de chose pour que telle phase se résorbe dans telle autre et ne fasse plus qu’une avec elle. C’est en ce sens, que nous parlerons des phases épistémologiques de la démonstration de la sélection naturelle. Il y a une chronologie bien sûr. Mais, jusqu’à un certain “point critique”, comme on dit dans la théorie des alliages métalliques, il est préférable de considérer qu’il y a plusieurs chronologies relativement autonomes. Au-delà, les phases ne sont plus distinctes. Nous avons délibérément extrait les phases dans le moment où elles étaient encore analysables comme telles.

La stratégie de corroboration indirecte : le cas exemplaire du mimétisme

On pourrait reconstruire l'histoire entière de l'hypothèse de sélection naturelle autour du mimétisme. Le mimétisme est peut-être le problème exemplaire qui, rétrospectivement, montre en quelle manière l'hypothèse de la sélection naturelle constituait un authentique sillon méthodologique. Nous ne donnerons ici qu'une sommaire esquisse, dans le but de faire apparaître la logique de découverte qui fut celle de l'explication sélectionniste.

Précisons d'abord en quoi le mimétisme est un "problème exemplaire". Nous y voyons quatre raisons :

(1) Le mimétisme est le premier exemple connu d'une application de l'hypothèse sélectionniste à des faits autres que ceux invoqués par Darwin dans la première édition de *l'Origine des espèces*. Darwin s'en est mêlé par la suite, avec plus ou moins de bonheur, et s'est trouvé parfois dépassé par les événements, ainsi que par les implications de sa propre théorie. Le mimétisme offre ainsi une opportunité exceptionnelle de distinguer à la source la "théorie darwinienne" du personnage de Darwin.

(2) Les faits de mimétisme, bien que très répandus, constituent une catégorie de faits précis, qui n'engagent pas a priori la totalité de l'histoire naturelle. Ils sont de l'ordre de ce que

Darwin appelait les “difficultés spéciales” de la théorie de la sélection naturelle (comme par exemple le problème des castes d’insectes stériles).^[8] On ne saurait donc leur attribuer une importance comparable aux “grands ensembles de faits” que Darwin explique par le principe de la sélection naturelle : les affinités systématiques, les homologues, etc. De tels “faits” engagent l’histoire naturelle dans sa totalité, et forcent à considérer la doctrine de la sélection naturelle comme une *théorie* unificatrice de la biologie entière, peut-être la seule possible. Dans le cas du mimétisme, c’est le contraire : la sélection naturelle n’est considérée que comme *hypothèse* de travail, pour un problème empirique bien déterminé. Bref le mimétisme permet de s’interroger sur l’hypothèse elle-même, sans inéluctablement déborder sur la philosophie biologique de Darwin : il permet de dissocier l’outil darwinien et le monument darwinien.

(3) L’explication sélectionniste du mimétisme est un cas exemplaire de la stratégie d’argumentation corroborative. Elle l’illustre en vérité dans ce qu’elle a de meilleur : depuis bientôt cent trente ans, le mimétisme n’a cessé de fournir les confirmations empiriques les plus spectaculaires de l’hypothèse darwinienne, mais toujours au prix de rebondissements inattendus, et d’une véritable dialectisation du concept de sélection. On retrouve le mimétisme à quasiment toutes les étapes cruciales de l’histoire du darwinisme ; il vient souvent donner le coup de pouce empirique (une confirmation), et toujours susciter une nouvelle énigme. Nous en donnerons un aperçu.

(4) Enfin le mimétisme a un avantage rare pour un naturaliste

darwinien : il n'a pas d'équivalent en matière de sélection artificielle. Il contraint par conséquent à concevoir la sélection naturelle dans ce qu'elle a de spécifique : distribution géographique, environnement changeant, dynamique écologique par exemple.

Dans ce chapitre, notre ambition n'est pas de reconstruire l'histoire des théories du mimétisme. Nous nous contentons d'isoler quelques moments initiaux dans le but de montrer sur un cas exemplaire en quoi consistait la stratégie de corroboration indirecte de l'hypothèse de sélection naturelle.

L'hypothèse de sélection et le mimétisme batésien

Le terme de “mimétisme” [mimicry] fut proposé en 1861 par H. Bates ^[9] pour désigner une classe tout à fait particulière de protection par ressemblance dans le monde animal. On connaissait depuis longtemps des exemples de formes animales qui se défendent contre leurs prédateurs par une ressemblance plus ou moins accentuée avec leur environnement organique ou inorganique : le pelage blanc des animaux polaires, la forme et la couleur des poissons plats des fonds marins, l'extraordinaire ressemblance des phasmes avec des feuilles ou des tiges, sont des exemples classiques de ces tactiques de défense. Bien avant que Bates ait proposé le néologisme de “mimétisme”, il existait par ailleurs des théories du phénomène. Tantôt le phénomène était expliqué par la

doctrine “affinités et analogies” (nommée plus tard théorie des “homologies”), tantôt il était présenté comme effet de coadaptation extraordinaire. En d’autres termes, s’opposaient une interprétation formelle et une interprétation utilitariste, dans les deux cas dans une perspective non transformiste. ^[10]

Darwin ne parle pas de ce genre de phénomène dans la première édition de *l’Origine des espèces*. Ce silence ne semble pas avoir de signification particulière : les phénomènes d’homochromie n’étaient pas de sa compétence de naturaliste. ^[11] Par ailleurs, bien qu’ils aient été documentés depuis au moins le début du dix-neuvième siècle, l’étude de ces phénomènes n’a pris son plein essor qu’à partir de 1860, avec un article de A. Murray sur les “déguisements de la nature”. ^[12]

Toutefois, les faits d’homochromie se prêtaient aisément à une explication par la sélection naturelle. Dès Octobre 1859, donc avant même la parution de *l’Origine des espèces* (24 novembre 1859), mais quatre mois après la communication de Darwin et de Wallace devant la Société Linnéenne de Londres, le chanoine H.B. Tristram, rédigeant un mémoire sur l’ornithologie de l’Afrique du Nord, se référait à cette communication pour expliquer la couleur des petits animaux du désert saharien :

“Je ne peux me retenir d’être convaincu par la vérité des conceptions exposées par Mrs Darwin et Wallace dans leurs communications devant la Société Linnéenne (...). On ne peut guère concevoir de meilleure illustration de cette théorie que les Alouettes et les Fauvettes d’Afrique du Nord. (...) Dans le désert, il n’y a ni arbres, ni buissons, ni même une ondulation du relief qui fournisse la moindre

protection contre les prédateurs ; il est donc absolument nécessaire que la couleur soit modifiée [modified] de manière à se confondre avec celle de l'environnement. C'est pourquoi, sans exception, le plumage de tous les oiseaux, que ce soient des Alouettes, des Fauvettes, des Sylvia, ou des Ganga, de même aussi que le pelage de tous les petits mammifères, et la peau de tous les Serpents et de tous les Lézards, est de couleur uniformément isabelline ou sable. (...) Dans la lutte pour la vie qui a lieu entre toutes les espèces, un très petit changement favorable, comme par exemple un meilleur moyen pour échapper aux ennemis naturels (ce qui serait le cas si un animal abandonnait une couleur éclatante pour ressembler à la teinte des objets environnants), conférerait à la variété qui le posséderait un avantage décisif sur les autres formes de l'espèce. Cela étant, chez toutes les créatures, y compris chez l'homme, nous trouvons une tendance à transmettre des traits [varieties] ou des particularités individuelles aux descendants. Une particularité de forme ou de couleur deviendra immédiatement héréditaire s'il n'y a pas de causes contraires (...). Supposez que cette particularité transmise se confirme pendant plusieurs générations, spécialement lorsque sa possession présente des avantages manifestes ; il arrivera alors que la variété devienne non seulement une race, mais aussi la forme typique de cette région." ^[13]

Après avoir précisé ce que pourrait signifier ce genre d'hypothèse sur la matériau qu'il étudiait, Tristram concluait qu'il y a avait là une illustration parmi beaucoup d'autres de ce que Darwin appelait "les moyens naturels de sélection". ^[14]

C'est un genre de fait beaucoup plus troublant que Henry Walter Bates présentait en 1861 devant la Société Linnéenne de Londres, au retour d'une expédition dans les forêts de l'Amazonie.^[15] Le mémoire de Bates avait pour objet la systématique d'une famille de papillons classiquement désignés sous le nom d'Héliconides. Les papillons de cette famille habitent les portions boisées des régions tropicales et présentent plusieurs caractéristiques remarquables : ils sont extrêmement nombreux (beaucoup plus que ne le sont les papillons des autres familles) et volent en essaims ; ils ont de grandes ailes larges, magnifiquement colorées (le fond est noir, bleu ou brun, avec des taches éclatantes, oranges ou blanches en général) ; leur vol est lent et peu vigoureux ; ils ne font rien pour se cacher, particulièrement la nuit, lorsqu'ils s'accrochent ailes repliées à des tiges pour se reposer (le dessous des ailes est en effet vivement coloré, ce qui est assez peu commun). Ces papillons sont donc particulièrement exposés à leurs prédateurs, s'ils en ont. Dans les mêmes forêts, on observe la présence de nombreux oiseaux insectivores, friands de papillons. On peut identifier les papillons mangés par les oiseaux en inspectant les débris d'ailes laissés sur le sol (l'aile n'est pas le meilleur !). Or ces ailes ne sont jamais des ailes d'Héliconides. Bates explique cette observation par l'odeur âcre et le goût répugnant des Héliconides. Les couleurs vives des Héliconides sont dès lors interprétées comme un signal d'avertissement adressé aux possibles prédateurs. Toutefois, jusque-là, Bates ne fait que pointer un cas inédit mais ordinaire d'adaptation.

Le fait troublant est maintenant celui-ci. Dans les mêmes forêts que celles habitées par les Héliconides, on observe aussi des

papillons de la famille des Piérides. Beaucoup des genres observés ne diffèrent guère de l'un des plus communs des papillons européens, la Piéride-du-chou (*Pieris brassicae*), un joli papillon blanc avec des taches noires à l'extrémité des ailes. Certains des Piérides observés par Bates en Amazonie appartenaient au genre *Leptalis*. Certaines espèces de ce genre sont d'apparence très proche de notre Piéride-du-chou. Mais le plus grand nombre des espèces amazoniennes sont des copies extraordinairement précises d'un papillon Héliconide appartenant au genre *Ithomia*. *Leptalis* imite *Ithomia* pour la forme, la couleur et le dessin des ailes. La ressemblance est telle qu'un entomologiste exercé ne peut distinguer la copie du modèle à la seule inspection des ailes. Les deux papillons appartiennent cependant à des familles différentes, car leur plan structural est très différent : une observation rigoureuse des pattes ou de la tête ne laisse aucun doute, mais ce ne sont pas des choses qu'on peut voir à distance sur le terrain.

Le phénomène observé par Bates ne se réduisait par ailleurs pas à une seule espèce. Le naturaliste décrivait sept espèces imitatrices de *Leptalis*, et six espèces imitées d'*Ithomia*. Il dénombrait aussi dix autres genres dans lesquels il reconnaissait aussi des espèces imitatrices d'autres papillons, notant que, souvent, plusieurs espèces appartenant à des genres différents copient une même espèce d'Héliconide. Bates ne manquait pas de répéter qu'avant d'avoir formulé l'hypothèse du "mimétisme", la systématique des papillons d'Amazonie lui était apparue comme une énigme insoluble, car ces papillons semblaient remettre en question tous les critères admis pour la classification des lépidoptères.

Cela dit, il convenait d'expliquer. Persistons à suivre Bates dans son raisonnement, car il est porteur d'une intéressante leçon épistémologique. Il existait une réponse toute prête au genre de problème que rencontrait le naturaliste. Les ressemblances décrites étaient des cas typiques de ce que les naturalistes appellent des "analogies". Les analogies sont des ressemblances fonctionnelles, qui témoignent de ce que des formes distinctes ont exploité des solutions comparables pour résoudre un même problème adaptatif. Elles s'opposent aux "homologies" qui sont des similitudes dans le plan d'organisation. Par exemple, la forme extérieure semblable du requin et du dauphin constitue une analogie, car la solution "technique" à un certain problème (la nage rapide) est à peu près la même, mais elle est obtenue par une anatomie interne extrêmement différente. Dire que les ressemblances entre papillons mimétiques étaient des analogies, c'était donc les interpréter comme un effet de convergence adaptative. Pour être établie avec rigueur, une telle hypothèse exigeait que soient déterminées les conditions d'environnement, par exemple la nourriture ou le climat, à l'origine du phénomène. Cette explication était éventuellement elle-même interprétable dans le langage darwinien de la sélection naturelle. ^[16]

Cependant dans son mémoire de 1861 Bates refuse l'explication classique par "l'analogie", autrement dit l'explication par des conditions de vie similaires. Au lieu de cela, il élabore une implacable argumentation qui le conduit simultanément à admettre la réalité objective du "mimétisme" (il y a vraiment une forme qui copie l'autre, et non convergence), et à soutenir que la sélection naturelle est la seule explication possible de ce phénomène. Le fait crucial

selon Bates est que *Leptalis* (la forme qu'on suppose "mimétique") présente une importante variabilité intraspécifique. Il arrive que coexistent dans la même localité plusieurs variétés de la même espèce ; lorsque l'une d'entre elles ressemble à un *Ithomia*, on observe qu'elle est la plus nombreuse. Bates observe aussi que selon les localités, la ressemblance avec une même espèce est elle-même variable, avec beaucoup d'intermédiaires entre une ressemblance grossière et une ressemblance parfaite ; or cette variabilité de la ressemblance ne s'observe que chez les *Leptalis*, qui semblent donc se rapprocher plus ou moins d'un modèle qui lui, est beaucoup plus stable. Par ailleurs, les *Leptalis* "copieurs" suivent les *Ithomia* dans leur propre diversité biogéographique. Enfin, il faut rappeler que les *Leptalis* (qui sont des Piérides) sont des papillons tout à fait comestibles pour les oiseaux, et qu'ils sont de fait mangés lorsqu'ils n'ont pas l'apparence d'un Héliconide. Tous ces faits, et quelques autres, forcent aux conclusions suivantes : d'abord, il y a bel et bien "mimétisme". Bates ne dissimule pas que le terme a quelque chose de gênant, dans la mesure où il suggère une imitation volontaire. Mais il n'existe pas de mot pour désigner quelque chose qui a les mêmes effets qu'une imitation volontaire sans être volontaire. On parlera donc de "mimétisme", en sachant que ladite imitation ne peut pas s'expliquer comme une imitation volontaire, *ni instinctive* du papillon. Ce qui revient à dire qu'on ne peut retenir une explication lamarckienne du phénomène : l'effet d'usage ou non-usage est exclu, car les papillons n'ont aucun pouvoir de modifier la morphologie de leurs ailes une fois leur métamorphose accomplie. Comme une action physique directe des conditions extérieures (par exemple par le biais de la

nourriture) est par ailleurs exclue, Bates ne voit plus en définitive qu'une seule explication raisonnable, fondée sur les conceptions proposées par Darwin et Wallace : les variétés qui ressemblent le mieux aux Héliconides ont une plus grande chance de survivre. De là résulte que "les degrés de ressemblance les moins parfaits sont éliminés génération après génération, et seuls ceux qui restent propagent leur nature" Bates en conclut que le mimétisme ne peut être dû qu'à "la sélection naturelle, les agents sélectifs étant des animaux insectivores, qui détruisent graduellement les formes [sports] ou variétés qui ne ressemblent pas assez à [leurs modèles] pour les décevoir."

Darwin a réalisé en 1862 un compte-rendu du mémoire de Bates, n'hésitant pas à déclarer que l'explication portait "la marque du génie".^[17] L'essentiel des informations contenues dans ce compte-rendu furent elles-mêmes insérées dans la quatrième édition de *l'Origine des espèces*, au chapitre : "Affinités mutuelles des êtres organisés", avec un commentaire conclusif qu'on doit lire en se souvenant qu'il n'y a dans *l'Origine* aucune description directe d'un fait de sélection naturelle :

"Nous avons donc là une excellente illustration du principe de sélection naturelle."^[18]

Bien que Bates n'ait pas à proprement parler fourni une preuve directe de sélection naturelle, il a sans doute fourni le premier exemple d'une tentative de "démonstration" d'un cas concret de sélection naturelle. Bates ne se contentait pas en effet de suggérer une "application". Sa démonstration avait deux aspects : il y avait en premier lieu identification claire de

quelque chose qui ne pouvait être qu'une adaptation (et non une homologie) ; en second lieu, l'hypothèse de sélection naturelle était retenue car d'une part il était impossible d'expliquer cette adaptation précise par d'autres facteurs classiques (comme par exemple l'action directe des conditions extérieures), et parce que d'autre part Bates identifiait clairement dans ses données certains ingrédients caractéristiques de l'explication sélectionniste (e.g. variabilité du caractère, relativité de l'adaptation, dimension démographique du phénomène). Ne restait donc que la sélection naturelle, qui n'était pas à proprement parler directement et exhaustivement prouvée comme fait, mais identifiée comme la seule explication possible. On ne trouve dans *l'Origine des espèces* aucune démonstration empirique semblable. Les exemples que donne Darwin dans la première édition de 1859 sont soit des exemples purement imaginaires (l'exemple des loups au chapitre 4), soit des analyses de "faits spéciaux" où il s'agit de montrer que l'hypothèse de sélection naturelle est *compatible* avec ceux-ci (par exemple l'existence de castes d'insectes stériles). Darwin s'intéressait fondamentalement à la sélection naturelle comme noyau d'une *théorie* globale de la diversité biologique. Aussi bien le mémoire de Bates est-il à juste titre demeuré pendant longtemps comme le modèle exemplaire d'une preuve empirique établissant un cas de sélection naturelle. Preuve indirecte bien sûr, mais preuve portant sur *l'hypothèse*.

L'histoire ultérieure du mimétisme montre que cette stratégie de corroboration indirecte était beaucoup plus fertile qu'on ne pouvait s'y attendre. Nous en relèverons brièvement quelques avatars remarquables.

À la suite du mémoire de Bates, les travaux sur le mimétisme des papillons se sont multipliés et l'on dut se résoudre à reconnaître un phénomène bizarre très fréquent. Dans beaucoup d'espèces mimétiques, seules les femelles étaient mimétiques, les mâles conservant un type plus ou moins proche des espèces non mimétiques. Ce phénomène a suscité une controverse célèbre entre Wallace et Darwin. La discussion s'est ébauchée dans la correspondance entre les deux amis, pour ensuite éclater au grand jour dans un article de Wallace (1867) ^[19] et dans la *Descendance de l'homme et la sélection sexuelle*, publiée par Darwin en 1871. ^[20]

On sait que Darwin admettait, à côté de la sélection naturelle, une autre forme de sélection qu'il appelle "sélection sexuelle". À la différence de la sélection naturelle, la sélection sexuelle ne dépend pas à la fois de la viabilité et de la fécondité des individus, mais seulement de leur plus ou moins grande aptitude à s'assurer la possession de l'autre sexe : "le résultat n'est pas la mort du concurrent malheureux, mais une progéniture moins nombreuse ou nulle". ^[21] C'est la raison pour laquelle Darwin, bien qu'il considérât assurément la "sélection sexuelle" comme un processus naturel, a toujours évité, comme ses successeurs, d'en faire un cas particulier de la "sélection naturelle". Cela étant, Darwin estimait que la sélection sexuelle était responsable de la plupart des différences entre mâles et femelles du point de vue des caractères sexuels secondaires. Par ailleurs, pour des raisons qui relèvent à la fois de l'observation et des préjugés sexuels de Darwin, celui-ci estimait que "la sélection sexuelle" n'affectait que des caractères "ornementaux", ou, dans un vocabulaire plus anthropomorphique, les caractères mettant

en jeu la “beauté” :

“Une sélection sexuelle implique que les individus appartenant à un sexe recherchent et préfèrent les individus les plus beaux appartenant au sexe opposé. ^[22]

Autrement dit, la sélection sexuelle est futile. Elle peut grandement modifier l'apparence externe de l'un des sexes, et éventuellement, du fait de l'hérédité et des corrélations de croissance, celle de l'autre sexe ; mais à la sélection naturelle revient le contrôle des caractères vitaux, autrement dit de l'adaptation. Ceci signifie qu'en dernier recours, la sélection naturelle contrôle toujours la sélection sexuelle. Ainsi par exemple, lorsque les mâles et les femelles d'une même espèce sont rigoureusement semblables, il faut penser qu'une différenciation apparente des sexes serait préjudiciable à l'espèce, par exemple pour des raisons de protection contre les prédateurs. ^[23]

Un autre trait caractéristique du concept darwinien de sélection sexuelle est qu'il s'agit d'un processus dissymétrique : l'un des sexes varie, l'autre choisit. De manière générale, Darwin estime que ce sont les mâles qui s'écartent du type de l'espèce, qui cherchent à plaire, qui cherchent le sexe opposé avec le plus d'ardeur. Les femelles de leur côté choisissent, et opposent leur pouvoir de discrimination perspicace à l'ardeur indiscriminée des mâles. De là résulte qu'en général, ce sont les mâles qui sont les plus beaux, ou si l'on veut, “les plus ornés”. Darwin estimait que cette règle était particulièrement vraie des oiseaux et des insectes, et tout particulièrement des papillons :

“Chez les papillons, lorsque les mâles et les femelles ne se ressemblent pas, le mâle est en règle générale, le plus beau et s’écarte le plus du type ordinaire de la coloration du groupe auquel l’espèce appartient.” ^[24]

Ce rappel était nécessaire pour saisir la perplexité que le mimétisme des papillons pouvait susciter chez Darwin. Si en effet, la fonction protectrice de l’imitation était si importante pour l’espèce, pourquoi ne profiterait-elle qu’aux femelles :

“Il y aurait aussi quelque avantage -en tout cas il n’y aurait pas de désavantage- à ce que le malheureux mâle jouisse d’une égale immunité à l’égard du danger.” ^[25]

Si malgré tout, les deux sexes diffèrent, Darwin hésite. Faut-il dire que “la femelle seule a réussi à varier de la bonne manière”... ? ^[26] Mais s’il en est ainsi, ceci semblerait indiquer une inversion de la polarité habituelle de la sélection sexuelle, les mâles choisissant les plus belles femelles somptueusement colorées. Darwin semble bien avoir espéré réinterpréter les faits de mimétisme sur cette base.

Toutefois cette interprétation se heurte à une sérieuse difficulté. En effet, les couleurs vives des femelles mimétiques sont véritablement une clause de survie pour l’espèce. La sélection naturelle est donc bien intervenue pour modifier “le type de l’espèce”, langage au demeurant tout à fait inusuel chez Darwin. Dans ces conditions il faut se résoudre à admettre que les mâles, bien qu’ils n’aient pas changé, sont en réalité désormais les déviants par rapport au nouveau type de l’espèce. Ainsi revient-on à une hypothèse de sélection sexuelle : -les femelles transformées n’en continuent pas moins

à choisir les mâles et leur système de préférence les porte vers ceux des mâles qui ressemblent le moins au modèle qu'elles copient elles-mêmes, pour la survie de l'espèce. Bref, si les mâles ne sont pas devenus mimétiques, c'est parce qu'ils seraient ainsi moins attrayants pour les femelles. ^[27] Ce qui est beau pour l'homme ne l'est pas nécessairement pour la femelle de *Leptalis* ! L'explication paraît assez rhétorique. Elle montre en tout cas que Darwin conçoit sélection naturelle et sélection sexuelle comme des forces éventuellement antagonistes : dans ce cas précis, c'est la sélection sexuelle qui l'emporte, au moins provisoirement.

La position de Wallace est très différente. Bien qu'il ne nie en aucune manière l'existence de la sélection sexuelle, Wallace refuse d'expliquer par elle le dimorphisme sexuel des papillons mimétiques. C'est par la sélection naturelle qu'il convient d'expliquer ce dimorphisme. Il est essentiel à l'espèce que les femelles, qui portent les œufs, soient protégées. Plus lourdes que les mâles, moins agiles dans leurs mouvements, il est vital qu'elles soient protégées. En outre, les mâles sont moins longtemps utiles à l'espèce, puisqu'une fois accouplés, il importe peu qu'ils soient détruits par les prédateurs. Wallace procède à cette occasion à une très belle généralisation. Le phénomène est exactement comparable à ce qui se passe dans les espèces où la femelle est terne et grise au milieu de mâles somptueux, un cas extrêmement fréquent chez les oiseaux, et, à un moindre degré, chez les mammifères. Là aussi, il faut invoquer l'œuvre de la sélection naturelle en faveur des femelles : leur fragilité pendant l'incubation (ou la gestation) justifie une protection plus intense contre les prédateurs. Ceci ne veut pas dire qu'il n'y ait pas sélection sexuelle : celle-ci

intervient aussi, et explique les débordements ornementaux des mâles, mais elle est rigoureusement contrôlée par la sélection naturelle. Wallace fait remarquer au passage que la sélection sexuelle doit être conçue de la même manière pour les deux sexes : dans les espèces d'oiseaux où c'est le mâle qui veille sur les œufs, c'est lui qui est terne, et la femelle exubérante. Aussi la sélection sexuelle tend-elle toujours pour Wallace à différencier les deux sexes, et à développer leur pouvoir ornemental et attractif réciproque. Mais elle est elle-même toujours contrôlée par la sélection naturelle. Wallace se sent fondé en définitive à parler d'une grande "loi de la protection adaptative par la couleur et par la forme, loi qui se révèle avoir contrôlé dans une certaine mesure l'action puissante de la sélection sexuelle". ^[28]

En résumé par conséquent, si Darwin et Wallace s'accordent à dire que la sélection naturelle contrôle toujours en définitive la sélection sexuelle, ils ne font pas du tout intervenir l'une et l'autre de la même façon dans l'explication du dimorphisme des papillons mimétiques. Darwin attribue le mimétisme à la sélection naturelle, et le dimorphisme à l'action indépendante de la sélection sexuelle ; Wallace admet que la sélection sexuelle intervient comme amorce de la différenciation, mais estime qu'il y a des raisons adaptatives fondamentales pour que ce soient spécifiquement les femelles qui soient protégées plutôt que les mâles. Il est vital pour une femelle, si elle veut laisser une descendance (et point seulement accroître ses chances d'attirer des mâles), qu'elle ait le temps de mener à terme sa gestation. Les mâles de leur côté seront davantage exposés à la prédation, mais leur stratégie reproductive n'exige rien au-delà de l'accouplement.

La controverse entre Wallace et Darwin est en un sens toujours ouverte. Il ne serait guère difficile de repérer dans la littérature récente des reviviscences transparentes des deux positions antagonistes originelles.^[29] La querelle illustre en tout cas un point trop souvent négligé par certains épistémologues peu familiers avec la théorie évolutionniste, lorsqu'ils se penchent sur l'explication sélectionniste. On a trop tendance à réduire le principe de sélection à un truisme que toute approche empirique ne pourrait jamais que "confirmer". Les débats précoces sur le poids respectif de la "sélection naturelle" et de la "sélection sexuelle" convainquent au contraire de la subtilité, et aussi de la difficulté du principe de sélection. Sans rentrer dans le détail d'un problème qui s'est effroyablement compliqué à l'époque contemporaine,^[30] on peut indiquer en quelques mots les diverses difficultés théoriques qui étaient impliquées dans la discussion entre Darwin et Wallace sur le dimorphisme sexuel des espèces de papillons mimétiques. La première difficulté est celle de l'équilibre entre sélection naturelle et sélection sexuelle ; sur la nécessité de penser cet équilibre, les deux auteurs s'accordaient, mais ils ont divergé sur la manière de le penser. Ceci montre que le concept naturaliste de sélection (sélection naturelle *stricto sensu*, ET sélection sexuelle) a d'emblée été un concept dialectisé, induisant des genres de questions qui ne pouvaient pas recevoir de solution *a priori*. Sous-jacent à ce problème apparent, il y avait par ailleurs celui des deux composantes de la "lutte pour l'existence" (ou "compétition"), à savoir l'aptitude à survivre (ou viabilité) et l'aptitude à se reproduire (ou fécondité). La sélection naturelle fait intervenir les deux composantes ; la sélection sexuelle ne fait intervenir que la seconde. L'histoire ultérieure du darwinisme a

amplement montré que la signification de la fécondité dans la sélection naturelle est une difficulté fondamentale ; car d'une part, il est difficile de concevoir comment la fécondité différentielle peut par elle-même concourir à construire des adaptations ; mais d'autre part, elle est une composante inévitable du processus de sélection naturelle, car aucun avantage en viabilité n'a d'effet évolutif s'il ne se prolonge en avantage reproductif. Enfin la controverse Darwin-Wallace laissait transparaître un troisième problème, qui était de savoir si la sélection naturelle agissait par et pour l'avantage des individus ou par et pour celui des groupes. Le raisonnement de Wallace montre qu'il pensait l'évolution des systèmes de protection mimétique en référence à l'économie globale d'une race ou d'une variété dans sa stratégie de survie : si les mâles sont moins protégés, c'est parce qu'ils sont moins importants dans l'économie propre de l'espèce. Or ce postulat n'était pas absolument nécessaire : une stratégie individualiste peut aussi bien expliquer les mêmes faits.

De ces remarques historiques et épistémologiques sur le mimétisme batésien, il ressort donc que le mimétisme des papillons a constitué la première confirmation expérimentale indépendante de l'hypothèse de sélection naturelle. À ce titre, il a eu un effet considérable dans la diffusion de cette hypothèse. En outre ce remarquable phénomène a constitué une remarquable illustration de l'idée que le principe darwinien n'était pas seulement une manière d'unifier l'histoire naturelle, mais aussi une hypothèse de travail, capable de révéler des genres de faits inédits, et de nouvelles énigmes à résoudre. Autrement dit, le principe de sélection n'était pas seulement vérifiable, il fondait une heuristique

féconde.

L'hypothèse de sélection et le mimétisme müllérien

Il est un autre épisode des recherches précoces sur le mimétisme qui révèle bien la stratégie de corroboration indirecte.

Il y avait dans le mémoire de Bates mention d'un fait très curieux. Le mimétisme ne se limite pas à l'imitation des papillons non comestibles par d'autres papillons non comestibles. Il affecte aussi les papillons désagréables au goût, ce qui signifie que les "modèles" aussi s'imitent les uns les autres. Un tel genre de fait ne pouvait s'expliquer selon l'hypothèse avancée par Bates. Aussi celui-ci évita-t-il soigneusement de s'appesantir sur le sujet, et se garda-t-il de l'illustrer dans les magnifiques planches en couleurs qui accompagnaient le mémoire. L'eût-il fait que cela eut sans doute été fatal au succès de la thèse qu'il soutenait. Car il se trouvait que le mimétisme réciproque des papillons non comestibles était infiniment plus impressionnant que celui, unilatéral, des comestibles. Comme de surcroît ce mimétisme réciproque semblait affecter essentiellement des espèces du même genre, ou plus rarement de la même famille, on n'eût pas manquer d'objecter à Bates que son "mimétisme" n'était rien d'autre qu'un cas d'"affinité", c'est-à-dire, en langage darwinien, de descendance commune. Bates n'eût pas manqué

à son tour de répondre que cette interprétation ne s'accordait pas bien avec les faits, car il n'y a pas de corrélation claire entre l'affinité systématique et le mimétisme réciproque : la même espèce copie telle autre dans telle localité, mais elle ne le fait pas dans telle autre localité. Mais Bates n'avait pas d'explication, et se contenta de signaler prudemment et brièvement l'observation.

C'est à Fritz Müller qu'on doit d'avoir proposé une interprétation de l'étrange phénomène, dix-sept ans plus tard, en 1879.^[31] L'explication müllerienne consiste à dire que la ressemblance réciproque des modèles non comestibles est avantageuse, car elle facilite l'apprentissage des jeunes oiseaux prédateurs. Elle limite le nombre d'essais que doit effectuer un oiseau (ou un autre prédateur) pour savoir quels sont les papillons qu'il peut manger. Le mimétisme réciproque est ainsi avantageux aux deux espèces qui se copient mutuellement, et l'on peut parler d'une authentique coévolution. L'expérience montre que le nombre d'espèces impliquées dans un système de mimétisme réciproque peut être grand, et ne semble pas avoir de limite, à la différence de ce qui se passe pour le mimétisme unilatéral. Dans ce cas en effet, si les copieurs sont abondants relativement aux modèles, leur protection devient beaucoup plus aléatoire, de même d'ailleurs que celle des papillons non comestibles. Ceci explique en partie que dans les anneaux de populations mimétiques, les populations de modèles (non comestibles) soient beaucoup plus abondantes que les populations des imitateurs (comestibles). En quelque sorte, en s'imitant réciproquement, les non comestibles se protègent des imitateurs en saturant le milieu.

Il est devenu classique de parler du mimétisme “müllerien”, par opposition au mimétisme “batésien”. L’explication proposée par Fritz Müller n’était pas moins “darwinienne” que celle de Bates. Tout comme celle du mimétisme batésien, elle apportait un exemple frappant de la capacité de l’hypothèse de sélection naturelle à absorber de nouveaux faits. Il ne s’agissait pas en l’occurrence d’une spéculation verbale. Le mimétisme müllerien rend compte de faits de variation et de distribution biogéographique que l’on ne peut pas expliquer par des causes comme l’affinité ou l’action directe des conditions extérieures (en disant, par exemple, qu’un même aliment, un sel métallique par exemple, détermine les mêmes colorations).

Assez curieusement, la belle suggestion de Fritz Müller n’eut pas un succès aussi franc et rapide que celle de Bates. Wallace l’adopta immédiatement, mais Bates, et beaucoup de ceux qui avaient salué l’hypothèse de celui-ci, ne se résolurent pas à l’accepter. ^[32] Les raisons de cette résistance sont complexes. Q nous semble cependant qu’elles se laissent assez simplement comprendre si l’on réalise que l’hypothèse müllerienne aboutit à la fois à un durcissement et à une dialectisation accentuée du concept de sélection naturelle. Illustrons ces deux points.

Par durcissement, nous entendons un rejet plus franc des hypothèses alternatives. On se souvient que Bates et Wallace avaient, dans leurs travaux initiaux sur le mimétisme, justifié le recours au principe de sélection naturelle parce qu’il fallait rejeter deux autres hypothèses : l’hypothèse de “l’affinité”, et celle de l’“action similaire des conditions extérieures”. On retrouve le même schéma dans le cas du mimétisme müllerien. L’hypothèse de l’affinité doit être rejetée car le mimétisme

n'affecte pas seulement des espèces proches, mais éventuellement aussi (quoique plus rarement) des espèces appartenant à des familles, voire même à des ordres différents. ^[33] En ce qui concerne le problème de “l'action similaire des conditions extérieures”, il prend un tour plus aigu avec l'hypothèse müllerienne. Celle-ci devait conduire par une voie étrange à mettre au premier plan une question que l'on ne se posait pas, ou pas clairement en ces termes dans les années 1860, la question de l'hérédité des caractères acquis. Dans l'hypothèse de Müller en effet, il est essentiel que les oiseaux ne sachent pas de manière innée quels sont les papillons qu'il convient d'éviter. Il faut qu'ils l'apprennent. Or cette considération devait par contraste attirer l'attention sur le fait qu'on ne peut rien invoquer de semblable dans l'acquisition du mimétisme par les insectes : forme, couleur et dessin sont définitivement déterminés lorsque se forment les imago adultes ; les insectes n'ont aucun pouvoir de modifier la morphologie externe de leurs ailes par l'usage. Aussi l'adoption de l'hypothèse de sélection naturelle apparaissait-elle cette fois comme liée à un clair refus de l'hérédité des caractères acquis. ^[34] Il ne s'agissait plus seulement de dire que le mimétisme n'était pas dû à “l'action similaire de conditions externes identiques”, mais de récuser tout effet lamarckien. Bref, l'hypothèse de sélection se durcissait, et s'opposait plus franchement aux nombreuses tentatives pour justifier sur une base lamarckienne les interprétations adaptationnistes du mimétisme. ^[35]

Mais surtout, le mimétisme müllerien conduisait à singulièrement raffiner et compliquer l'interprétation sélectionniste. Les difficultés nouvelles résultaient de

l'opposition même entre mimétisme batésien et mimétisme müllerien. Dans le second, l'uniformisation de l'allure externe agit comme un véritable signal d'avertissement pour le prédateur : si celui-ci attaque, il a la certitude de faire une expérience désagréable. Aussi le mimétisme müllerien est-il en principe indépendant des effectifs des populations mimétiques. Dans le mimétisme batésien, il n'en va pas de même : l'imitateur développe un leurre. S'il devient très abondant, il arrive un moment où il n'est plus protégé, car les prédateurs cessent de l'éviter, et apprennent à le discriminer. Autrement dit, la sélection en faveur du mimétisme batésien doit conduire à une réduction et à une annulation de l'avantage qui lui a donné naissance. Or l'expérience montre que les espèces batésiennes sont toujours peu nombreuses par rapport à leurs modèles. Il fallait donc apprendre à penser, et surtout à quantifier une sélection dépendante de la densité de la population. Une autre difficulté redoutable était qu'il n'existe pas en réalité de distinction absolument rigoureuse entre mimétisme müllerien et mimétisme batésien : tous les degrés existent vraisemblablement entre des proies très comestibles et des proies répugnantes pour les prédateurs. De ce fait, il faut concevoir les populations mimétiques comme constituant des communautés complexes que l'on ne peut pas interpréter seulement d'une manière intraspécifique. Autrement dit le mimétisme contraint à raisonner en intégrant une dimension synécologique dans l'utilisation de l'hypothèse de sélection naturelle.

De telles questions, et beaucoup d'autres, sont aujourd'hui théorisées de manière quantitative, non sans soulever de grandes difficultés. Elles n'en étaient pas moins présentes à

l'esprit des naturalistes de la fin du dix-neuvième siècle et du début du vingtième siècle, dans le contexte d'une écologie qualitative.

Nous arrêterons là notre analyse des théorisations précoces du mimétisme. Nous n'avons pas prétendu ici analyser de manière exhaustive cet épisode fascinant de l'histoire du darwinisme.^[36] Nous n'avons voulu y voir qu'un cas exemplaire de la stratégie argumentaire dominante qui a malgré tout assuré, très tôt et durablement dans la communauté des naturalistes, le succès de l'hypothèse darwinienne. L'hypothèse de sélection naturelle s'est très tôt prêtée à des épreuves empiriques indépendantes. Il s'agissait assurément de preuves *indirectes*, intéressant le pouvoir explicatif de l'hypothèse, et le justifiant un peu à la manière dont les multiples conséquences des principes newtoniens avaient justifié leur validité dans la physique du dix-huitième siècle. Tout comme les preuves indirectes de la dynamique newtonienne, celles de la sélection naturelle ne pouvaient être réduites à de simples "illustrations" ou "applications" du principe darwinien. L'exemple du mimétisme montre au contraire que l'hypothèse de sélection naturelle a été capable de susciter des faits et des problèmes inédits. La vertu majeure de l'hypothèse sélectionniste à ses débuts a moins consisté dans sa vérifiabilité directe que dans sa valeur de programme de recherche capable d'élargir le champ des problèmes classiques de l'histoire naturelle.

En d'autres termes, c'est bien comme *théorie* que la sélection naturelle a dû son succès initial. Tel était le sens de notre bref détour par le mimétisme. Cela dit, l'on comprend aussi que les

preuves indirectes en soient venues à paraître insuffisantes à nombre de biologistes de la fin du dix-neuvième siècle. À la différence des “principes” des grandes théories physiques, la sélection naturelle ne pouvait être envisagée sous l’angle d’un indémontrable validé par ses seules conséquences. Dans la structure argumentaire construite par Darwin, la sélection naturelle a aussi le statut d’un fait, complexe sans doute, mais déductible d’un certain nombre de prémisses empiriques. C’est pourquoi nous reviendrons maintenant vers *l’hypothèse* pure et simple, et vers les stratégies de démonstration ou d’information qui, autour des années 1900, ont exploré la possibilité et la réalité de la sélection naturelle.

Notes du chapitre VI

[1] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 459 ; trad. fr., p. 542.

[2] ↑ Cf *supra*, Chap. I, section I, *contra* n. 15 & n. 61.

[3] ↑ C. DARWIN, *Variation des animaux et des plantes sous l’action de la domestication* (1896), Vol. I, p. 9 ; trad. fr. (1868), p. 10.

[4] ↑ *Ibid.*

[5] ↑ En témoignent bien le chapitre conclusif de l’*Origine* et celui sur la *Pangenèse* e dans la *Variation*. Tous deux commencent par énumérer les faits contraires à la théorie, pour les tourner le plus souvent en arguments favorables. C’est là une forme d’argumentation constante chez Darwin.

[6] ↑ A.R. WALLACE, “Mimicry and Other Protective Resemblances among Animals” (1867), pp. 1-2.

[7] ↑ G. TEISSIER a bien marqué ce glissement de sens dans “Transformisme d’aujourd’hui” (1962), p. 367.

[8] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 236 ; trad. fr., p. 307.

[9] ↑ H. BATES, “Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley”. L’article

fut lu devant la Société Linnéenne de Londres le 21 Novembre 1861, et publié l'année suivante.

[10] ↑ Pour plus de détail, voir E.B. POULTON, "Natural Selection the Cause of Mimetic Resemblances and Common Warning Colours" (1898), I, "Historical Introduction".

[11] ↑ Ceci apparaît bien dans le compte-rendu que Darwin a donné du mémoire de Bates, (voir C. DARWIN, "A Review of 'Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley' by Henry Bates, Esq." (1863). Le compte-rendu montre que Darwin prend connaissance à cette occasion d'une littérature et de données qu'il ne connaissait pas.

[12] ↑ A. MURRAY, "On the Disguises of Nature : Being an Inquiry into the Laws which Regulate External Form and Colour in Plants and Animals" (voir voir E.B. POULTON, *op. cit.*).

[13] ↑ H.B. TRISTRAM, "On the Ornithology of Northern Africa" (1859), pp. 429-430. Pour l'essentiel, ce mémoire est une description des espèces d'oiseaux de l'Afrique du Nord.

[14] ↑ *Ibid.*, p. 432.

[15] ↑ H.W. BATES, "Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley" (1862), p. 512.

[16] ↑ C. DARWIN, "A Review of *Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley* by Henry Bates, Esq." (1863).

[17] ↑ C. DARWIN, "A Review of *Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley* by Henry Bates, Esq." (1863), in P.H. BARRETT, *The Collected Papers of Charles Darwin* (1977), Vol II, p. 89.

[18] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 4^e éd. (1866), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 668.

[19] ↑ A.R. WALLACE, "Mimicry and Protective Resemblances among Animals" (1867), pp. 36-39.

[20] ↑ C. DARWIN, *La Descendance de l'homme et la sélection sexuelle* (1871), ch. 11.

[21] ↑ C. DARWIN, *Origine de espèces* (1859), p. 88 ; trad. fr., p. 94.

[22] ↑ C. DARWIN, *Descendance de l'homme...* (1871), trad. fr., p. 362.

[23] ↑ *Ibid.*, trad. fr., pp. 362-363.

[24] ↑ *Ibid.*, trad. fr., p. 341.

[25] ↑ Lettre de Darwin à Wallace, 15 Avril 1868 (F. DARWIN & SEWARD, *More*

Letters of Charles Darwin, 1903, vol. II.).

[26] ↑ *Ibid.*

[27] ↑ “Il est probable que certaines de ces modifications successives [les modifications mimétiques] ont dû être transmises aux mâles et se seraient développées chez eux si ces mâles modifiés n’avaient pas été éliminés par le fait même que ces variations les rendent moins attrayants.” (C. DARWIN, *Descendance de l’homme...*, 1871 ; trad. fr., p. 357.

[28] ↑ Sur l’ensemble de ce raisonnement, voir A.R. WALLACE, “Mimicry and Protective Resemblances among Animals” (1867).

[29] ↑ Voir par exemple les commentaires d’E.B. FORD sur la polymorphisme non-mimétique des papillons (*Ecological Genetics*, 1971, trad. fr. [1972], pp. 268-269).

[30] ↑ Pour une synthèse récente sur le problème, voir le remarquable article de J.R.G. TURNER, “Why Male Butterflies are Non-Mimetic : Natural Selection, Sexual Selection, Group Selection, Modification and Sieving” (1978).

[31] ↑ F. MÜLLER, “Ituna and Thyridia ; a Remarkable Case of Mimicry in Butterflies” (1879). Ce texte est la traduction anglaise par R. MELDOLA d’un article initialement paru dans la revue allemande *Kosmos*.

[32] ↑ Voir F. B. POULTON, *Essays in Evolution* (1908), pp. 213 et 223.

[33] ↑ *Ibid.*, p. 231.

[34] ↑ On doit à R. MELDOLA d’avoir attiré l’attention sur cette implication du mimétisme müllerien. Voir “The President’s address, Proc. Entomological Soc. London” (1896).

[35] ↑ Voir par exemple F. LE DANTEC, “Mimétisme et imitation” (1898). Le Dantec cherche à rétablir la signification forte du mimétisme comme effort d’imitation, ou auto-adaptation.

[36] ↑ Sur le détail de cette histoire, on attend beaucoup de la publication (annoncée) de la thèse de W. C. KIMLER, “Mimicry : Views of Naturalists and Ecologists before the Modern Synthesis” (1983), que nous n’avons malheureusement pas été en mesure de consulter.

Chapitre VII. La démonstration de la sélection naturelle (2)

Stratégie de la preuve directe : contributions et limites de l'approche biométrique

Dans la dernière décennie du dix-neuvième siècle, un petit groupe de biologistes et de mathématiciens, anglais pour l'essentiel, entrepris d'établir la sélection naturelle comme un fait Rompant avec la stratégie argumentaire des premiers darwiniens, stratégie qui consistait à justifier le principe de sélection naturelle par sa plausibilité *a priori* et par sa fécondité explicative, ils ont entrepris d'établir des cas de sélection naturelle en définissant avec précision les paramètres populationnels nécessaires à l'entreprise. W.F.R. Weldon et K. Pearson ont donné le nom de "biométrie" à cette méthode quantitative. Ce nom est resté comme désignation générique de l'ensemble des méthodes statistiques appliquées aux phénomènes biologiques, mais il s'est d'abord appliqué à un programme de recherche qui entendait donner une assise mathématique et empirique à l'hypothèse darwinienne dans l'interprétation statistique la plus fidèle que l'on puisse en donner : à savoir une sélection agissant sur une variation continue.

L'épisode est bref : il tient entre 1893 et 1901, et même pour

l'essentiel en cinq années (1893-1898). Il est unique dans l'histoire du darwinisme. C'est en effet la première et la dernière fois où l'on ait cherché à démontrer de manière exhaustive des faits de sélection naturelle en laissant de côté toute hypothèse sur la nature physiologique de l'hérédité. Les biométriciens ont cru possible de construire et de tester une théorie purement statistique de l'évolution. S'il n'y avait eu le mendélisme, il est probable que la théorie de la sélection se serait développée dans la voie phénoménaliste où Weldon et Pearson entendaient l'engager. Les succès foudroyants de la méthodologie expérimentale mendélienne à partir de 1900 en ont décidé autrement. Ils ont vite abouti à rendre désuète l'attitude épistémologique des biométriciens : non que les outils statistiques élaborés par ceux-ci fussent dénués d'intérêt (au contraire, ils sont vite devenus d'utilisation banale), mais les réussites de la biologie expérimentale ont vite discrédité l'idée que des théories purement "statistiques" et non causales pussent être fécondes. Cela dit, les efforts des biométriciens pour apporter une confirmation directe de la sélection naturelle n'étaient pas vains. Les études quantifiées de Weldon (en Angleterre) et de Bumpus (aux Etats-Unis) sont longtemps restées les seules preuves directes de la sélection en milieu naturel. Par ailleurs, l'hygiène méthodique des premiers biométriciens a joué un rôle important dans la prise de conscience de la complexité du concept de sélection.

Nous décrirons l'entreprise du darwinisme biométrique selon deux axes. Dans un premier temps, nous retracerons l'itinéraire empirique exemplaire de Weldon. On peut le créditer d'avoir conçu et réalisé le premier programme de démonstration d'un fait de sélection naturelle. Dans un second

temps, nous nous intéresserons à quelques aspects théoriques de la stratégie biométricienne, tels qu'ils apparaissent dans l'œuvre du mathématicien Pearson. Les limites du darwinisme biométrique apparaîtront clairement dans ce contexte.

I - Les biométriciens et le “fait” de sélection naturelle

1 - Sources et contexte des travaux de Weldon sur la sélection naturelle

L'itinéraire scientifique de Walter Frank Weldon (1860-1906) exprime de manière exemplaire le déplacement méthodologique fondamental qui a affecté le darwinisme après la mort du maître (1882). Ce changement de méthode peut être désigné comme passage d'une analyse morphologique et comparative à une analyse statistique. Weldon était à l'origine un zoologiste, marqué par les implications embryologiques des idées de Darwin. On sait que Darwin avait dès 1859 insisté sur les grandes différences entre l'anatomie embryonnaire et celle de l'organisme adulte. Reprenant par ailleurs à Von Baer l'analyse que celui-ci donnait des ressemblances entre embryons de la même classe, il avait proposé de les expliquer par l'hypothèse de la descendance commune.^[1] Reprise et amplifiée par Fritz Müller et Ernst Haeckel, cette hypothèse devint sous le nom de

“loi de récapitulation” l’argument et l’objet d’investigation majeure des naturalistes darwiniens pour plusieurs décennies. Comme étudiant, Weldon a été tout particulièrement exposé à ce darwinisme morphologique, que représentait alors à Cambridge Francis Balfour.^[2] Jusqu’en 1890, les mémoires et articles publiés par Weldon portent tous sur l’embryologie de divers organismes, essentiellement des invertébrés. Dans toute cette période, l’enthousiasme du jeune zoologiste pour Darwin est évident, mais on ne trouve pas une réflexion directe sur la théorie de la sélection naturelle. Celle-ci est admise sans discussion, et Weldon ne s’intéresse qu’à ses conséquences pour l’embryologie.

Il est intéressant de noter la voie par laquelle Weldon en est venu à une réflexion statistique sur la sélection naturelle. Les textes publiés ne permettent pas de comprendre le passage brusque de monographies d’embryologie descriptive au premier mémoire statistique de 1890. Par bonheur, K. Pearson en a donné un indice dans la notice nécrologique qu’il a consacrée à son ami en 1906.^[3] Cette notice reproduit en effet une note de 1888 où Weldon avait écrit que l’évolution de caractères nouveaux chez un organisme adulte était *toujours* accompagnée de l’apparition de caractères nouveaux chez les larves, et réciproquement, il ajoutait qu’il ne voyait pas de lien clair et démontrable entre les deux modifications parallèles. L’intérêt historique de cette note, quelque allusive qu’elle soit, est grand. Elle indique que Weldon a très tôt rompu avec les schèmes morphologiques dominants du darwinisme d’obédience haeckelienne. La loi de récapitulation de Haeckel impliquait en effet que les nouveautés évolutives se fassent par addition de stades dans la phase terminale du

développement, d'où il résultait que la sélection naturelle agissait fondamentalement sur la phase adulte du cycle vital. En contraste avec cette vision des rapports entre embryologie et évolution, la note de 1888 montre que le jeune morphologiste Weldon avait été très marqué par ce que Darwin avait appelé en 1859 "corrélation de croissance", et dans des édition ultérieures de *L'origine des espèces*, les "variations corrélatives". Darwin avait très fermement précisé que le concept classique de corrélation ne se limitait pas aux variations synchroniques dans un organisme, mais s'appliquait aussi aux variations successives dans la séquence du développement :

"Le cas le plus évident [de corrélation de croissance] est celui où des modifications accumulées pour le seul bien du juvénile ou de la larve affectent la structure de l'adulte ; de la même manière que toute malformation de l'embryon précoce affecte sérieusement l'organisation entière de l'adulte." ^[4]

Cette formule de *L'origine des espèces* aide à comprendre le problème difficile qui semble s'être ébauché dans l'esprit de Weldon en 1888, et qui est devenu l'une de ses préoccupations centrales dans les écrits biométriques. Ce problème est le suivant Si l'on veut rigoureusement démontrer un processus de sélection naturelle, il faut parvenir à mesurer un taux de mortalité sélective pour des variations affectant un caractère donné. Ceci suppose que l'on puisse comparer les individus d'une même population à deux stades de leur développement Or l'on ne peut guère espérer observer directement et exhaustivement dans la nature quels sont les individus qui

survivent et quels sont ceux qui meurent. Ce que l'on peut faire en revanche, c'est comparer la variabilité de la population à deux stades de développement ontogénétique. Une restriction de la variabilité, ou une modification du caractère moyen, sont des indices sérieux d'un processus de sélection. Mais rien n'empêche *a priori* de penser que de tels phénomènes puissent s'expliquer par la "loi de croissance" du caractère. Par conséquent, la démonstration rigoureuse d'un fait de sélection suppose que la loi de croissance d'un caractère soit connue. Telle est vraisemblablement la question théorique difficile qui a déterminé Weldon à passer d'un darwinisme morphologique à un darwinisme populationnel et statisticien.

Dans la forme où nous l'avons exposée, cette question était déjà imprégnée du vocabulaire statistique. C'est en fait en lisant *L'hérédité naturelle* de Galton (1889), que Weldon a conçu le projet de mettre l'hypothèse darwinienne à l'épreuve des faits :

"Weldon - explique Pearson - réalise pleinement que le grand schème darwinien n'était qu'une hypothèse de travail, et qu'il restait au disciple à établir les preuves, dont le maître n'avait qu'esquissé le contour." ^[5]

À lire Galton, Weldon comprit en quoi les données embryologiques et morphologiques ordinaires étaient insuffisantes. En effet, au lieu de se représenter la variation sur la base des spécimens exceptionnels exposés dans les collections des musées, il fallait mesurer sans idée préconçue les écarts au type moyen dans une population. Dans ces conditions, les "petites variations innombrables" de Darwin prenaient un sens opératoire précis : celui d'une distribution

de fréquences.^[6] De Galton, Weldon retint aussi que la sélection naturelle et l'hérédité pouvaient s'analyser de manière statistique : s'il y avait sélection naturelle, elle devait affecter la distribution de fréquence du caractère sur lequel porte la sélection ; quant à l'héritabilité des caractères, elle devait pouvoir s'exprimer au moyen du "coefficient de corrélation" défini en 1888 par Galton.^[7] Les biométriciens ne cesseront de répéter que "la vraie mesure de l'hérédité est la corrélation numérique entre la valeur d'un caractère ou d'un organe chez les parents et la valeur correspondante dans la progéniture."^[8] Mais le même coefficient permettait aussi d'évaluer quantitativement ce que Darwin appelait la "corrélation de croissance", dans son aspect temporel (variations corrélatives d'un même organe à plusieurs stades de croissance), et dans son aspect synchronique (variations concomitantes de plusieurs organes). Bref, Weldon a vu d'emblée dans la statistique galtonienne un outil puissant pour formuler des problèmes qui étaient cruciaux pour le darwinisme, mais opaques dans le langage qualitatif de la morphologie. Cet espoir est clairement exprimé dans une déclaration célèbre de 1893, où l'on a vu l'acte de naissance de l'école biométrique :

"On ne peut assez insister sur l'idée que le problème de l'évolution animale est essentiellement un problème statistique. Toute estimation adéquate des changements affectant présentement une race ou une espèce doit préalablement s'appuyer sur une connaissance précise : (a) du pourcentage des animaux qui présentent un degré donné d'anomalie pour un caractère particulier ; (b) du degré d'anomalie qui accompagne dans d'autres organes

l'anomalie donnée de tel caractère ; (c) de la différence entre le taux de mortalité en pourcentage dans des animaux qui présentent tel ou tel degré d'anomalie pour un organe quelconque ; (d) de l'anomalie de la progéniture en fonction de l'anomalie des parents, et *vice versa*. Toutes ces questions sont de nature arithmétique ; lorsque nous connaissons les réponses à ces questions pour un grand nombre d'espèces, nous connaissons la direction et la vitesse du changement dans ces espèces au moment présent - et cette connaissance est la seule base légitime pour des spéculations sur leur histoire passée et leur destin futur." ^[9]

Dans ce texte, "anomalie" doit être pris au sens d'"écart à la moyenne". On y reconnaît tous les paramètres que Galton avait définis dès 1877 dans "Les lois typiques de l'hérédité". Mais alors que Galton cherchait à faire "coopérer" hérédité, sélection et corrélation organique dans le sens de la stabilité du type, Weldon y voit un instrument théoriquement neutre qui devrait permettre de tester l'hypothèse darwinienne.

Avant de pénétrer dans le détail du travail empirique de Weldon, il n'est pas inutile d'indiquer le contexte institutionnel dans lequel s'est développé le projet biométrique. Les premiers travaux statistiques de Weldon (1890-1893) ont eu un impact immédiat et considérable. Ces travaux, qui portaient sur des crustacés, ont été en effet les premiers dans lesquels on ait appliqué les méthodes statistiques de Quételet et Galton à d'autres types zoologiques que l'homme. Comme ils traitaient explicitement de notions telles que les variations corrélatives, l'homogénéité des races locales, leur comparaison, leur

divergence éventuelle, la sélection naturelle, ils ont convaincu bon nombre de darwiniens qu'on pouvait enfin espérer mettre le darwinisme à l'épreuve d'une observation quantifiée, et sur un objet moins polémique que l'homme. Weldon montrait comment l'on pouvait construire des statistiques pour des populations qui n'étaient ni humaines ni domestiques. On mesure mal en général à quel point la biométrie est chose infiniment plus délicate que l'anthropométrie, bien que les méthodes soient les mêmes : il n'y a pas de registre d'état civil, de recensement, de contrôle sanitaire, de service militaire pour des crevettes ou des crabes.

Une fois l'exemple donné, les choses sont allées très vite. Dès 1893, Galton et Weldon fondaient à la Société Royale de Londres un Comité destiné à “conduire des enquêtes statistiques sur les caractéristiques mesurables des plantes et des animaux”. Outre Galton et Weldon, le Comité comprenait initialement : Francis Darwin (le fils de Charles Darwin), le mathématicien D. Macalister (collaborateur de Galton), R. Meldola et E. Poulton.^[10] Ces deux derniers sont particulièrement connus pour leurs travaux sur le mimétisme, et leur engagement darwinien particulièrement combattif. Devait s'y adjoindre bientôt Karl Pearson, ami intime de Galton et de Weldon. Si l'on met de côté le cas particulier de Galton, le Comité avait donc toutes les allures d'une réunion de partisans du darwinisme le plus orthodoxe, décidés à tirer au clair les implications mesurables de l'hypothèse de sélection naturelle. En pratique, le Comité fut de 1893 à 1897 un lieu de discussion acharnée sur les travaux de Weldon. À partir de 1897, Galton proposa d'élargir la composition du cénacle, et d'y introduire des représentants de la conception discontinuiste de la

variation, en particulier William Bateson. Galton espérait amener ainsi à coopérer les deux écoles évolutionnistes rivales qui se réclamaient de lui. L'espoir était chimérique. Rebaptisée “Comité *Évolution* de la Société Royale”, la structure tourna vite en un lieu de polémiques et de querelles personnelles. Au-delà de 1900, une intense controverse sur l'hérédité mendélienne vint prolonger celle sur la sélection naturelle. L'ensemble de la dispute est connue sous le nom de controverse entre “biométriciens” et “mendéliens” ; ^[11] cette désignation n'a évidemment de sens qu'à partir de la redécouverte des lois de Mendel en 1900, autrement dit lorsque la controverse fondamentale sur l'évolution fit place à une controverse fondamentale sur l'hérédité. Ces précisions sont indispensables pour saisir l'entreprise des biométriciens : héréditaristes intransigeants, ceux-ci étaient cependant persuadés qu'une approche purement statistique de l'hérédité était suffisante pour évaluer la validité empirique de l'hypothèse de sélection naturelle. Pour des raisons qui apparaîtront ultérieurement, il est indispensable de bien distinguer la phase darwinienne offensive de l'école biométrique (avant 1900), de la phase anti-mendélienne qui domine après 1900.

2 - Les biométriciens et la sélection périodique (ou normalisante)

Suivons maintenant pas à pas Weldon dans son entreprise de démonstration de la réalité empirique de la sélection naturelle.

Il nous faut comprendre exactement ce que les biométriciens ont voulu réaliser en établissant le *fait* de la sélection naturelle. La question étant épistémologiquement cruciale, nous n'avons pas hésité à pénétrer dans le détail empirique et formel d'une entreprise à certains égards fastidieuse. L'effort en vaut la peine.

Lorsque l'embryologiste, qui n'a pas alors trente ans, décide en 1889, de s'attaquer au problème statistique de la sélection naturelle dans les populations animales, le seul modèle méthodologique dont il dispose est celui de Galton. Or on se souvient que l'attitude de Galton se résumait en deux convictions : (1) L'action de la sélection naturelle doit pouvoir s'exprimer dans le langage de la "loi de l'erreur" (la loi normale). L'idée sous-jacente est que la sélection naturelle agit à la manière d'un tireur qui vise une cible : on doit s'attendre à ce que les impacts (en l'occurrence les taux de mortalité sélective) soient dispersés de manière normale autour d'un point. (2) Galton estimait que le processus conçu par Darwin ne pouvait durablement écarter une race de son "type" ; pour soutenir cette thèse, il invoquait tantôt les arguments statistiques douteux de la "régression" et de l'"hérédité ancestrale", tantôt l'argument physiologique des "positions de stabilité organique". L'ensemble du dispositif conceptuel allait dans le sens d'un franc refus d'une modification graduelle des races par une sélection agissant sur une variation continue.

On peut considérer que pendant onze ans, de 1890 à 1901, Weldon a patiemment entrepris de retourner l'argument galtonien, en utilisant l'outil statistique pour prouver la possibilité d'une sélection graduelle dans la nature. Le poids

des arguments galtoniens apparaît bien dans les deux premiers mémoires que Weldon consacre en 1890 et 1892 à *Crangon vulgaris* (la crevette grise commune). Dans le premier mémoire (1890), ^[12] il s'agit d'examiner si diverses mesures effectuées sur la crevette (longueur totale, longueur relative du céphalothorax, du telson, etc.) se conforment bien à la loi de l'erreur, que Quételet et Galton n'avaient vérifiée que sur l'homme ou sur des espèces domestiquées de plantes et d'animaux. L'étude est menée sur plusieurs populations locales. Weldon montre que dans chaque cas, la "loi" est bien vérifiée : les données se laissent disposer selon de belles ogives. Toutefois, les distributions sont différentes en moyenne et en dispersion dans les diverses localités, ce qui indique autant de races locales homogènes. Ces résultats vont tout à fait dans le sens de ce qu'avait prédit Galton, mais Weldon éprouve le besoin de les commenter dans le langage de la sélection naturelle plutôt que dans celui de "l'hérédité". Les propos sont pleins de déférence à l'égard de Galton, mais révèlent subtilement que, sous couvert de "confirmer" les théories de celui-ci, il s'agit de les infléchir dans un sens authentiquement darwinien. Ainsi lit-on au début de l'article :

"Dans son récent ouvrage sur l'hérédité, Monsieur Galton a prédit que la sélection n'a pas pour effet d'altérer la loi qui exprime la fréquence des écarts à la moyenne : aussi cette fréquence doit-elle obéir à la loi de l'erreur dans tous les cas, que les animaux observés soient soumis ou non à l'action de la sélection naturelle. Les résultats des observations ici décrites justifient pleinement la prédiction de Monsieur Galton." ^[13]

Le propos est typiquement galtonien, et semble indiquer que la sélection naturelle ne peut rien contre la distribution normale des caractères. Il faut se reporter à la fin de l'article pour saisir l'intention réelle de l'auteur. Notant que les courbes de distribution sont différentes dans des localités différentes, il déclare :

“Puisque les variations observées chez les individus adultes ne dépendent pas seulement de la variabilité des individus eux-mêmes (variabilité qui est vraisemblablement la même dans toutes les races), mais aussi de l'action sélective des conditions environnantes - action qui doit varier en intensité dans les diverses localités - le résultat qu'on observe est exactement celui auquel on pouvait s'attendre, et c'est précisément celui prédit par Monsieur Galton.” ^[14]

Ce second hommage à Galton est plus perfide, car il revient à dire que le type local est déterminé et modelé par la sélection naturelle. Il est clair que Weldon ne fait ici qu'une suggestion, et ne cherche pas à proprement parler à prouver un fait de sélection naturelle. Mais ce premier essai biométrique indique le propos darwinien au service duquel Weldon entend mettre l'outil statistique.

Le second mémoire ^[15] marque un recul, et comme un retour en force de la thématique galtonienne. Weldon s'attaque au problème des “variations corrélatives” de plusieurs organes. Darwin avait affirmé dans *L'origine des espèces* que de telles variations (par exemple la corrélation entre les variations de la mâchoire et celles des membres d'un vertébré) “peuvent être plus ou moins complètement dominées par la sélection naturelle.” ^[16] Autrement dit la corrélation organique en tant

que telle doit être conçue comme un caractère graduellement modifiable. Le point de vue de Galton, tout aussi spéculatif en l'occurrence que celui de Darwin, était au contraire que les organismes constituent des compromis techniques entre de nombreuses exigences, et que l'on ne peut changer tant soit peu une partie sans repenser de fond en comble la totalité. C'est pourquoi Galton voyait l'évolution comme passage discontinu d'une forme de stabilité organique à une autre. Weldon entreprend en 1892 de soumettre ce problème à une évaluation statistique, en lui appliquant l'outil que Galton avait précisément appelé le "coefficient de corrélation" (originellement : "co-relation"). Le mémoire porte comme le précédent sur plusieurs populations locales de crevettes (Plymouth, Roscoff, Southport, Sheerness, Helder), et établit dans chaque cas le coefficient r pour plusieurs couples de mesures (par exemple : longueur totale de la carapace et longueur du telson). Weldon constate que les coefficients de corrélation sont très variables selon les couples d'organes considérés, mais remarquablement homogènes pour un même couple dans les diverses races locales. L'étude révélait donc une homogénéité cachée des races locales entre elles : sous l'apparente diversité des organes considérés un à un dans les populations locales, la corrélation des couples d'organes suggérait une unité plus profonde de l'espèce.

Il est assez clair que ce mémoire n'allait guère dans le sens d'une démonstration empirique de la sélection naturelle. De fait Weldon ne dit pas un mot de celle-ci. Les mémoires ultérieurs montrent qu'il espérait que les coefficients de corrélation eussent significativement varié de localité à localité. Il lui eût été alors possible de conclure que la

corrélation de croissance est elle-même sous le contrôle de la sélection naturelle, et qu'il fallait donner raison à Darwin contre Galton.

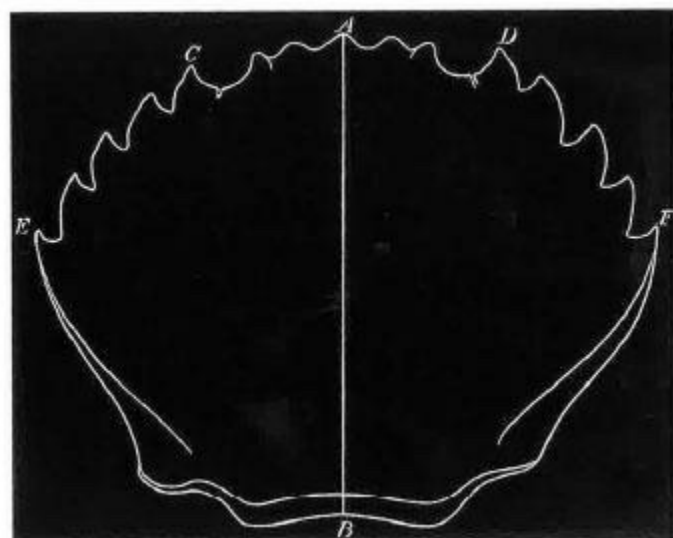
Les faits n'allant pas dans ce sens,^[17] Weldon conclut que son étude illustre une prédiction de Galton, et que le coefficient de corrélation statistique renouvelait la problématique morphologique classique de la "connexion" des organes : le coefficient de corrélation ouvrait la perspective d'une reconnaissance morphologique des vraies espèces, par détermination de "constantes spécifiques" indépendantes de la variation locale.^[18]

Bref, la première étude statistique des "variations corrélatives" allait dans le sens de ce que Galton appelait des "positions de stabilité organique". Les deux mémoires sur la crevette grise (*Crangon vulgaris*) allaient donc dans le sens de Galton.

La situation change cependant peu après. De 1893 à 1901, Weldon publie quatre mémoires remarquables dans lesquels il affronte une à une les difficultés d'une démonstration statistique de la réalité de la sélection naturelle. En 1893, paraît une étude sur "variations corrélatives" dans *Carcinus moenas*.^[19] *Carcinus moenas* est un petit crabe commun dans les eaux peu profondes des zones côtières de toutes les mers européennes. Il est connu en français sous le nom de "crabe vert" ou "crabe enragé". Il est abondant, facile à ramasser, robuste en captivité, et sa morphologie se prête bien à des mesures précises sur un grand nombre d'individus. Dans la monographie de 1893, Weldon analysait onze mesures relatives à la carapace. Les mesures étaient toutes rapportées à la longueur totale de la carapace, ce qui permettait de négliger

les variations dues à la taille générale, sous réserve d'admettre que tous les spécimens étaient au même stade de développement. Weldon précisait que les deux échantillons (Naples et Plymouth), étaient exclusivement composés de femelles adultes. La figure 18 donne une idée du genre de mesures que Weldon effectuait. L'une de ces mesures, la "largeur frontale", c'est-à-dire l'écartement entre les deux premières dents de chaque côté des yeux (CD sur la figure) est particulièrement importante dans le mémoire de 1893 comme dans les suivants.

Fig. 18

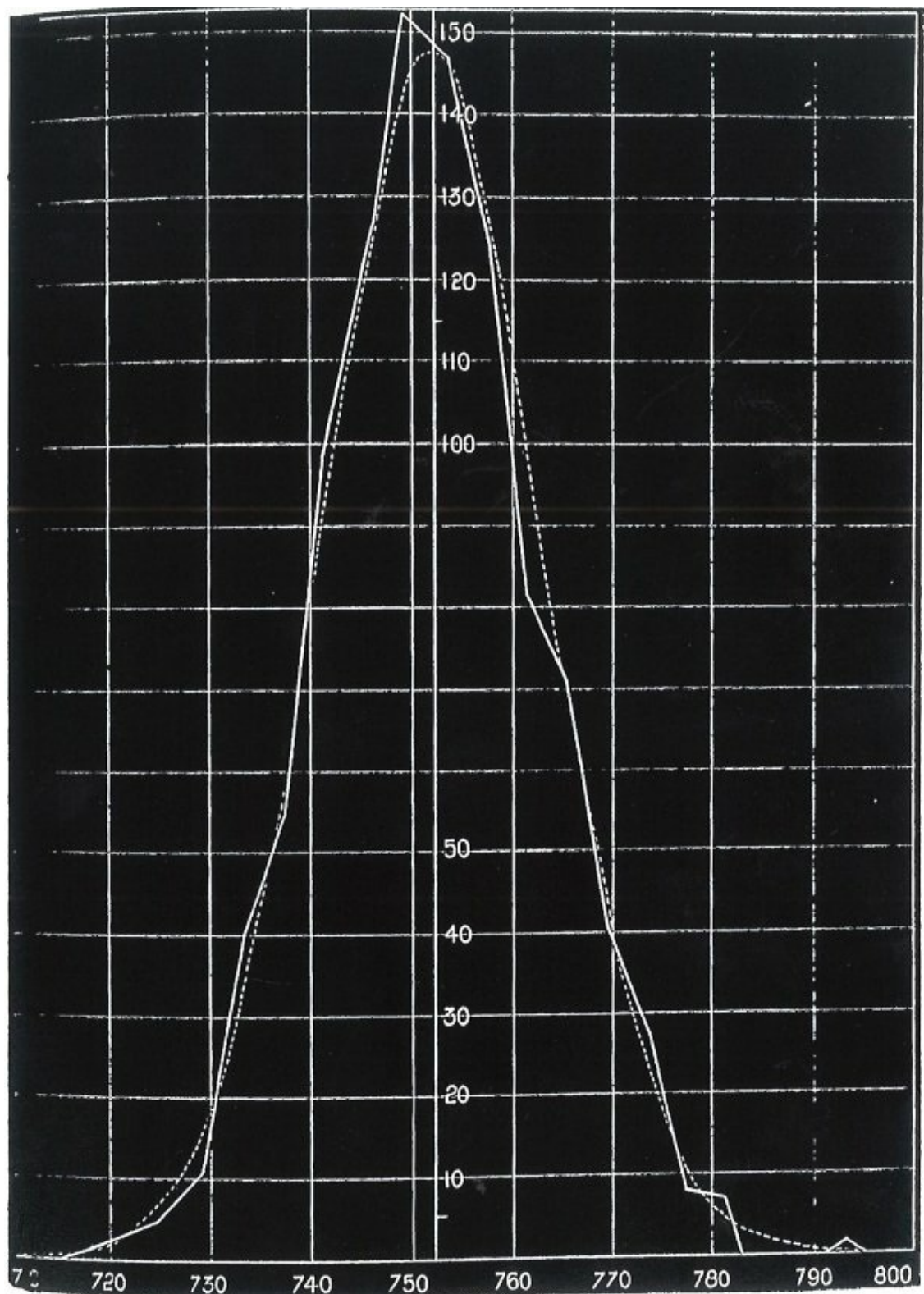


Parties de la carapace du crabe mesurées par Weldon. La "largeur frontale" (de part et d'autre des petites encoches correspondant aux yeux) est CD (W.F.R. WELDON, "On Certain correlated Variations in *Carcinus moenas*, 1893)

Pour l'essentiel, l'étude de 1893 sur *Carcinus moenas* confirmait les deux conclusions auxquelles Weldon était parvenu sur le cas de la crevette. D'une part, la quasi-totalité des caractères mesurés (dix sur onze) présentaient une distribution normale dans chacune des deux populations locales étudiées (baie de Naples et Sund de Plymouth), d'où

Weldon inférait que les deux populations étaient homogènes. La figure 19 donne un exemple du genre de distribution observée. D'autre part, évaluant le coefficient de corrélation pour vingt-trois paires de mesures, il trouvait que les coefficients étaient approximativement les mêmes pour chaque couple de caractères dans les deux échantillons. Jusque-là, la monographie n'apportait rien de nouveau. Toutefois, Weldon observait qu'il y avait un caractère qui se comportait de manière atypique dans l'une des deux populations observées. Dans la population napolitaine, le caractère "largeur frontale" (CD sur la fig. 18) avait une distribution non gaussienne et clairement asymétrique (voir fig. 20). Or ce genre de distribution n'était pas analysable avec les moyens de la statistique galtonienne. Aussi Weldon se tourna-t-il vers le mathématicien Karl Pearson, lui demandant s'il était concevable d'analyser la distribution asymétrique des crabes napolitains comme une composition de deux distributions normales. Pearson résolut le problème et montra qu'effectivement la distribution de fréquence observée par Weldon pouvait théoriquement se résoudre en deux distributions normales de moyenne et de dispersion différentes. Le résultat de la "dissection" mathématique apparaît sur le diagramme très suggestif reproduite dans la figure 20. La conclusion s'imposait donc "la femelle de *Carcinus moenas* était légèrement dimorphique eu égard à la largeur frontale."^[20] Autrement dit, il fallait admettre la coexistence de deux "races", c'est-à-dire de deux populations homogènes distinctes sur le même lieu.

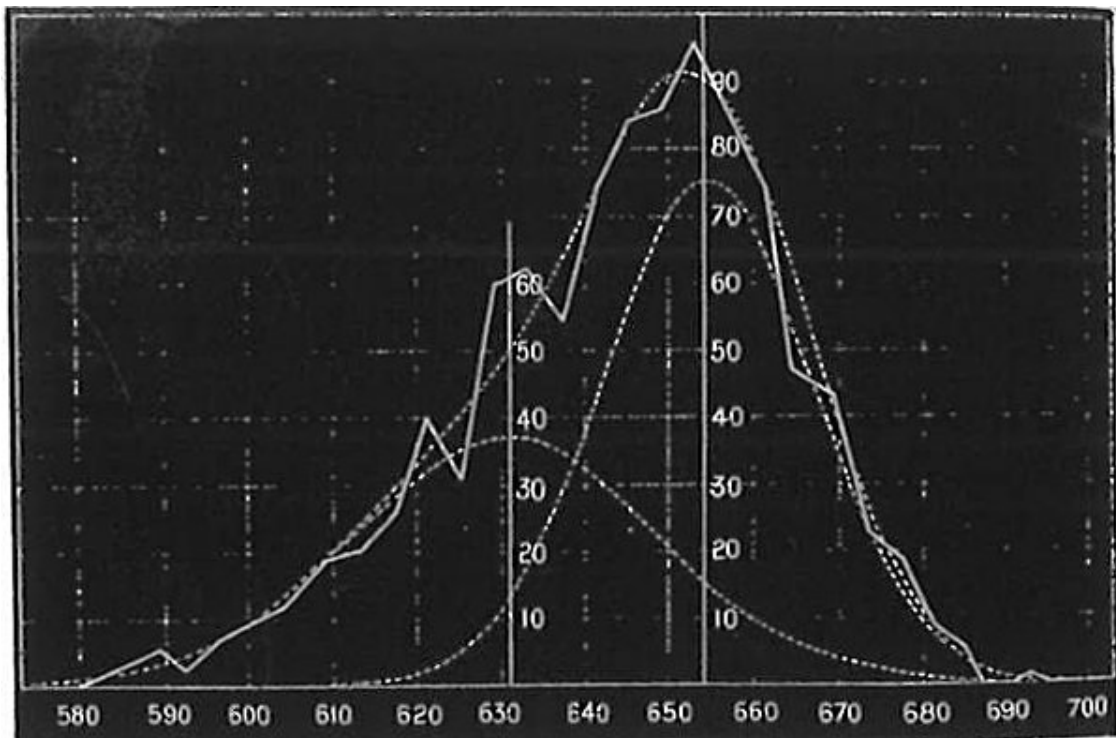
Fig. 19



Exemple de l'une des nombreuses distributions normales identifiées par Weldon dans ses études sur les population naturelles de *Carcinus moenas*. Ici : marge latérale antérieure. En pointillé : ajustement de la courbe observée. (W.F.R. WELDON, "On Certain Correlated Variations in *Carcinus moenas*,

1893)

Fig. 20



Distribution des largeurs frontales chez les crabes verts de la baie de Naples.
En pointillé : la “dissection” de Pearson (W.F.R. WELDON, “On Certain
Correlated Variations in *Carcinus moenas*”, 1893)

Avec la prudence qui lui est caractéristique, Weldon n'est pas allé au-delà de cette conclusion dans le mémoire de 1893. Mais il vaut la peine de jeter un coup d'œil sur le mémoire mathématique dans lequel Pearson a résolu le problème que lui posait son collègue naturaliste.^[21] Ce texte a marqué le début d'une étroite collaboration entre les deux hommes, et révèle très clairement l'ambition du travail de Weldon. D'un point de vue strictement formel, la longue monographie de Pearson déborde largement le domaine de l'évolution. Elle présente une méthode pour analyser des courbes de fréquence “anormales”, c'est-à-dire non-gaussiennes. De telles courbes se rencontrent dans des mesures de toutes sortes. Les courbes de

mortalité infantile en constituaient depuis Lexis (1877) un exemple classique, et c'est à Lexis -semble-t-il- qu'on doit l'expression même de "normalité" (la mortalité adulte étant "normale" (et de fait gaussiennement distribuée en fonction de l'âge), tandis que la mortalité infantile, qui se distribue de manière très asymétrique, est "anormale").^[22] Mais les courbes non normales étaient bien connues aussi dans des domaines comme la météorologie (courbes de fréquences barométriques) ou l'économie. Pearson s'était lui-même illustré dans ce dernier cas, par des travaux sur la distribution des taux d'intérêt. Cela dit, la question première qui se pose à un statisticien lorsqu'il est confronté à une distribution non-gaussienne est de savoir s'il a affaire à une population dans laquelle les mesures sont homogènes, c'est-à-dire affectées par le même genre de causes.

Pearson distingue trois cas : (1) Les courbes asymétriques correspondant à une distribution binomiale où les paramètres p et q (probabilité en faveur de, et contre, un événement singulier) ne sont pas égaux. De telles courbes sont parfaitement compatibles avec un matériau homogène ; les courbes de mortalité infantile en constituent un bon exemple. Pearson ne traite ce cas que pour mémoire.^[23] (2) Les courbes asymétriques résultant de la composition de deux ou plusieurs courbes normales de mode, moyenne, écart-type et aire différents. (3) Les courbes symétriques mais non-normales, qui résultent de la composition de deux ou plusieurs courbes normales dont les modes et moyennes coïncident, mais non les écarts-type et les aires (ou inversement, même écart-type et même aire, mais axe différent). L'essentiel de l'article est consacré aux cas (2) et (3). Pearson élabore une élégante

méthode de “dissection” des courbes de fréquence, fondée sur la considération des “moments”, dont il introduit à cette occasion la notion. Sans rentrer dans le détail d’un texte complexe, rappelons brièvement la signification de cette notion. Lorsqu’une variable x prend les valeurs $X_1, X_2, \dots, X_n$, on appelle “moment d’ordre r ” la quantité $\overline{\Sigma^r} = \Sigma X^r / N$. Ces moments peuvent être exprimés par rapport à la moyenne ; on parle alors de “moment centré d’ordre” r : $r : m_r = \Sigma (X - \bar{X})^r / N$. Le moment d’ordre 1 n’est rien d’autre que la moyenne ; le moment centré d’ordre 2 est une mesure de la dispersion (“variance” depuis Fisher, mais Pearson n’emploie pas ce mot) ; les moments d’ordre 3 et 4 permettent de décrire respectivement le degré de dissymétrie et d’aplatissement de la courbe. La signification des moments d’ordre supérieurs est moins intuitive. Cela étant, le test de dissection élaboré par Pearson repose sur la comparaison des moments : si une courbe asymétrique résulte de la composition de deux courbes normales, les cinq premiers moments de la courbe asymétrique seront égaux à la somme des moments correspondants des courbes normales, exprimés par rapport à la moyenne de la courbe asymétrique. Dans le cas d’une courbe symétrique, on requiert la même égalité pour les six premiers moments. En pratique, la dissection exige de résoudre des équations du neuvième degré, et rend l’opération passablement ardue. Dans son aspect proprement algorithmique, le mémoire de 1894 demeure un moment important de l’histoire de la statistique mathématique.

Toutefois, Pearson voyait dans ce travail son entrée propre au royaume du darwinisme, pour lequel il n’avait jamais manifesté jusque-là qu’une sympathie philosophique. Le titre

du mémoire est à cet égard très explicite : “Contributions à la théorie mathématique de l'évolution”. Ce fut le premier d'une série qui devait en comporter au total dix-huit, sous le même titre. L'ensemble de la série, qui s'étend de 1894 à 1912, a fourni la base mathématique sur laquelle s'est édifiée une bonne partie de la statistique biométrique du vingtième siècle.

L'impact évolutionniste du premier mémoire sur “la théorie mathématique de l'évolution” était le suivant : en appliquant sa méthode de dissection des courbes non normales de distribution à des données comme celles de Weldon, Pearson espérait pour ainsi dire prendre l'évolution sur le fait. S'il s'avérait en effet qu'une population homogène se laissât cependant disséquer en deux sous-populations hétérogènes pour un certain caractère, il était raisonnable de penser que l'on observait enfin directement le phénomène que Darwin avait appelé “divergence de caractère”. Ce concept, défini au chapitre 4 de *L'origine des espèces*, enveloppe l'idée de différenciation d'une race en plusieurs, comme effet de la sélection naturelle. Les crabes napolitains de Weldon suggéraient manifestement une interprétation de ce type.

Pearson résume ainsi la procédure utilisée pour interpréter les résultats de la dissection théorique de la courbe de fréquences analysée :

“(a) Si la première dissection est possible [i.e. dissection de la courbe asymétrique], tandis que la seconde [i.e. dissection de la courbe symétrique] ne l'est pas, alors il se produit une véritable évolution ; (b) si la première et la seconde dissection sont possibles, et si les deux groupes obtenus sont dans les mêmes proportions, on a un

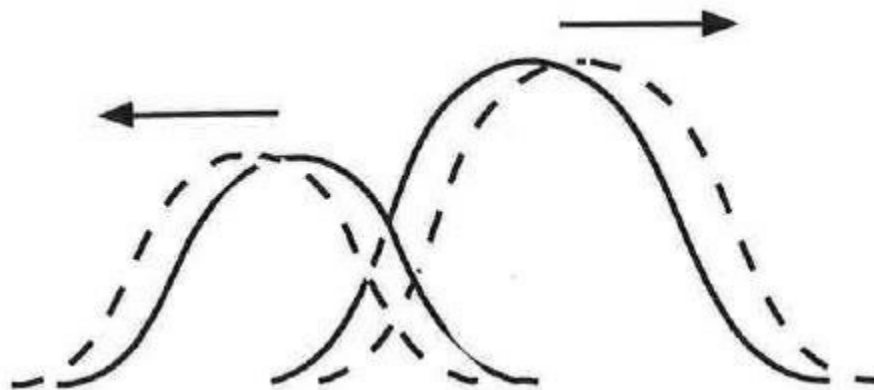
mélange de deux matériaux hétérogènes et pas de véritable évolution, à moins que les organes ne soient si étroitement associés qu'ils varient directement l'un avec l'autre (par exemple, les pattes droites et gauches) ; (c) si les deux dissections sont possibles, mais donnent des groupes en proportions différentes, alors on a deux organes qui évoluent de manière différente en même temps." ^[24]

Appliquée aux crabes de Naples, cette méthode conduit à retenir la première hypothèse. La distribution du caractère "largeur frontale" est en effet asymétrique et se laisse disséquer en deux courbes normales de moyennes, écarts-type, et aires différentes. Pearson en conclut qu'une "véritable évolution" se produit chez les crabes napolitains.

La méthode est très ingénieuse, car elle fournit un test pour distinguer deux cas dont la signification est très différente : ce n'est pas la même chose de parler de deux races qui coexistent dans une même localité, et d'une race qui se différencie. Pearson et Weldon ont estimé être ainsi arrivés très près d'une observation directe de la sélection naturelle. Toutefois, la signification des données n'était pas claire. Pour que la conclusion propre de Pearson (à savoir qu'on observe une "véritable évolution") fût fondée, il aurait fallu que l'observation soit répétée, et que les distributions se modifient au cours du temps. En outre la nature de "l'évolution" en cause, si elle avait lieu, n'était pas claire non plus : s'agissait-il d'une véritable différenciation, la sélection naturelle agissant de manière disruptive, ou bien d'une modification du rapport démographique entre deux formes coexistant dans le même lieu. Dans le premier cas, la courbe asymétrique doit être vue

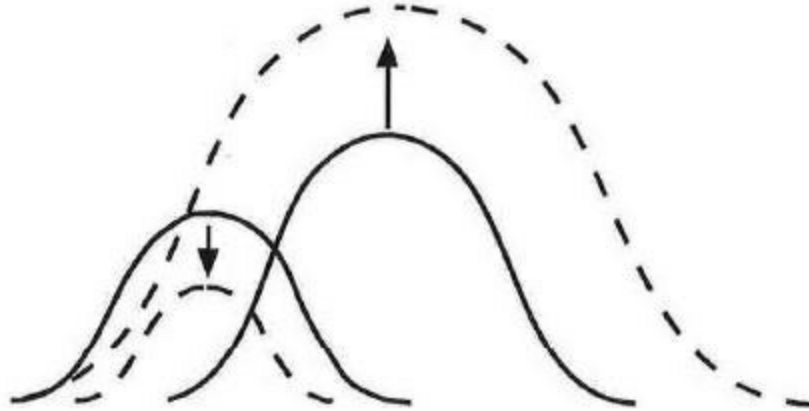
comme superposition de deux courbes qui s'éloignent (voir notre illustration en fig. 21). Dans le second cas, elle résulte de la superposition de deux courbes dont seules les aires respectives sont modifiées (voir notre illustration en fig. 22). Le schéma conceptuel était donc ambigu : il pouvait signifier aussi bien un *effet* possible de la sélection naturelle (divergence) qu'un *processus* concevable de sélection naturelle (remplacement d'une forme typique par une autre). La première éventualité est typiquement darwinienne, la seconde galtonienne. C'est pourquoi Weldon, dans son propre article, s'en tenait à la conclusion d'un dimorphisme des femelles chez les crabes napolitains, et ne se hasardait pas à l'interpréter. ^[25]

Fig. 21



(Voir texte)

Fig. 22



(Voir texte)

On sait pourtant qu'il a persisté à croire un certain temps que la sélection naturelle pourrait être mise en évidence en identifiant des cas de dimorphisme par des méthodes biométriques, et en les analysant de manière purement mathématique, par résolution de courbes asymétriques en courbes gaussiennes. Cette procédure enveloppait une représentation de la sélection naturelle très proche des conceptions de Galton : surgissement d'un nouveau "centre racial" (ou type moyen), avec sa distribution gaussienne propre, et clivage de la race en deux, la sélection agissant par concurrence des races entre elle.

Immédiatement après la publication du mémoire de 1893 sur les variations corrélatives sur le crabe, Weldon et Galton s'associèrent pour créer à la Société Royale le "Comité pour la conduite d'études statistiques sur les caractéristiques mesurables des plantes et des animaux". Ce Comité, déjà évoqué, avait en fait au départ pour objectif de déterminer la signification statistique exacte de l'hypothèse de sélection naturelle. L'une des premières tâches assignées au Comité fut de mettre en œuvre la méthode pearsonienne de résolution en

courbes gaussiennes sur un autre matériau que le crabe. Weldon s’y essaya sur d’immenses échantillons de hareng. Les populations observées avaient une distribution franchement asymétrique, et Weldon pensait pouvoir avec l’aide de Pearson renouveler la démonstration de dimorphisme effectuée sur les crabes de la baie de Naples. La tentative fut un échec. La courbe asymétrique n’était pas dissécable. Elle soulevait des problèmes mathématiques particulièrement ardu, et sa signification biologique était énigmatique, car, comme devait le montrer Pearson, la distribution asymétrique était tout à fait compatible avec une population homogène.^[26] L’étude fut présentée au Comité, mais non publiée.^[27] Déconcerté et déprimé par cet échec, Weldon renonça à l’idée de détecter la sélection naturelle par le critère du dimorphisme, et se tourna vers une stratégie différente, en l’occurrence beaucoup plus directe, et beaucoup plus “darwinienne” dans son esprit.

La nouvelle stratégie apparaît dans une célèbre étude présentée en 1895 devant la Société Royale, sous le titre très explicite de : “Essai de mesure du taux de mortalité dû à la destruction sélective de *Carcinus moenas* eu égard à une dimension particulière”.^[28] Cette étude a souvent été citée, avec raison, comme la première preuve empirique directe d’un processus de sélection dans la nature. Elle mérite une attention particulière, davantage en raison des problèmes théoriques qu’elle a amenés au grand jour que pour le fait précis qui est établi. Comme l’a très lucidement déclaré son ami Pearson, le grand mérite de Weldon est d’avoir formulé toute la série des problèmes qu’il faut traiter biométriquement avant que le principe de sélection puisse être érigé d’hypothèse en loi.^[29] Mais l’entreprise de Weldon révèle aussi ce que

signifie, ou a pu signifier, une approche strictement “statistique” de la sélection naturelle.

Dans un appendice ajouté au mémoire, Weldon indique très clairement que son ambition est de construire une méthode qui permette de trancher entre les deux conceptions de la sélection naturelle qui se sont accréditées. La première conception est celle qui a été originellement défendue par Darwin et Wallace :

“La conception originelle est celle d’un processus graduel, qui résulte de *l’accumulation d’innombrables variations légères, chacune avantageuse à son possesseur originel* (*Origine des espèces*, Chap. 15). Cette conception repose sur le postulat que chacune des petites différences observées dans un groupe d’individus appartenant à la même espèce a généralement un certain effet sur sa probabilité de vie.” ^[30]

La seconde conception consiste à dire que l’effet des petites variations est négligeable, et que la modification des espèces se fait essentiellement à partir des grandes variations d’occurrence rare, les “sports”. ^[31] Corrélativement, les petits écarts du genre de ceux que décrit une courbe de distribution normale n’ont pas d’effet sur la probabilité de survie.

L’essentiel du mémoire est consacré à montrer, sur un exemple précis, que la variation continue est exposée à une sélection destructive. Weldon prend une nouvelle fois comme matériau d’étude le crabe *Carcinus moenas*, et ne considère qu’un seul caractère, la “largeur frontale”, autrement dit le caractère qui lui avait permis de détecter un dimorphisme

dans la population de la baie de Naples. Mais il ne considère cette fois qu'une seule population, celle de Plymouth. Les femelles adultes de cette population se distribuent de manière typiquement gaussienne pour la largeur frontale. Autrement dit, la population adulte de Plymouth, à la différence de celle de Naples, est homogène pour ce caractère. Cependant Weldon entreprend d'examiner si la distribution adulte n'est pas le résultat d'une destruction sélective qui aurait affecté les crabes au cours de leur croissance. La méthode utilisée consiste à comparer la variabilité de la population à différentes étapes de croissance. Comme l'âge des crabes n'est pas directement connu, on admet que la longueur totale de la carapace en donne une estimation raisonnable. Les mesures de la largeur frontale sont exprimées de manière relative, par rapport à la longueur totale de la carapace. Weldon s'intéresse à la dispersion des mesures, et cherche en particulier à déterminer si cette dispersion diminue lorsqu'on passe des crabes les plus jeunes aux adultes. L'étude portait au total sur environ 8 000 crabes, répartis en 36 classes d'âge contenant approximativement 200 individus chacun. Le calcul de l'écart-quartile (indice de dispersion utilisé par Weldon) menait au constat suivant : - chez les individus les plus jeunes, la dispersion est significativement moindre que chez les adultes ; puis elle croît à mesure que la taille augmente, jusqu'à ce qu'elle devienne significativement plus grande qu'à l'âge adulte ; enfin elle diminue nettement lors des dernières phases de croissance. Autrement dit, la variabilité de la population augmente dans un premier temps, puis diminue à mesure que l'on se rapproche de l'âge adulte. ^[32]

Il faut bien comprendre que dans une telle étude, on ne

mesure pas directement de paramètres démographiques ; on spéculé sur des indices statistiques calculés sur des échantillons de crabes ramassés sur le rivage, et classés par taille croissante. Weldon interprète l'augmentation de variabilité au cours de la croissance en convoquant le vieux principe darwinien selon lequel “beaucoup de variations apparaissent à une période tardive du développement”.^[33] Quant à la restriction ultérieure de variabilité, elle est attribuée à une mortalité sélective, qui est d'autant plus intense que les animaux sont plus éloignés du type moyen adulte.

L'argument empirique du mémoire de 1895 ne repose sur rien d'autre que le genre de données que nous venons de résumer. Weldon ne dit en particulier rien de la signification adaptative éventuelle du resserrement. En revanche, il développe assez longuement l'interprétation mathématique que l'on peut en construire, si la restriction de variabilité est effectivement attribuable à une élimination sélective. Le diagramme idéal reproduit à la figure 23 illustre un raisonnement qui a beaucoup frappé les contemporains. Le diagramme est censé représenter ce qui se produit dans une population de crabes entre le moment de la croissance où la variabilité est maximale (c_1 étant l'écart-quartile à ce moment), et l'état adulte, où la variabilité s'est restreinte (c_2 étant l'écart-quartile de la population adulte). Les valeurs c_1 et c_2 sont empiriquement connues. Sur l'échantillon étudié par Weldon, les jeunes crabes présentent une variabilité maximale pour une longueur de carapace de 12,5 mm, et la dispersion de la largeur frontale est alors $c_1 = 10,79$ mm ; les crabes adultes (14,5 mm et au-delà) ont une dispersion $c_2 = 9,96$ mm. Entre les

deux étapes de la croissance ainsi caractérisées, un certain nombre de crabes meurent. Ce nombre est inconnu. Mais on peut *a priori* attribuer la mortalité à deux ensembles de causes. Certains crabes, probablement en très grand nombre, meurent pour des raisons aléatoires, du point de vue du caractère considéré (la largeur frontale). Cette mortalité non-sélective n'altère pas la variabilité des crabes, mais seulement leur nombre, puisqu'elle frappe de manière indiscriminée. Le phénomène est représenté par les deux courbes les plus extérieures, qui ont même écart-quartile c_1 , (seule l'aire a diminué). La mortalité sélective signifie en revanche une diminution de la variabilité, et affecte la forme de la courbe. La troisième courbe représentée (la plus intérieure), a une forme différente des deux autres. C'est la courbe de distribution des crabes adultes, dont l'écart-quartile est c_2 .

Fig. 23

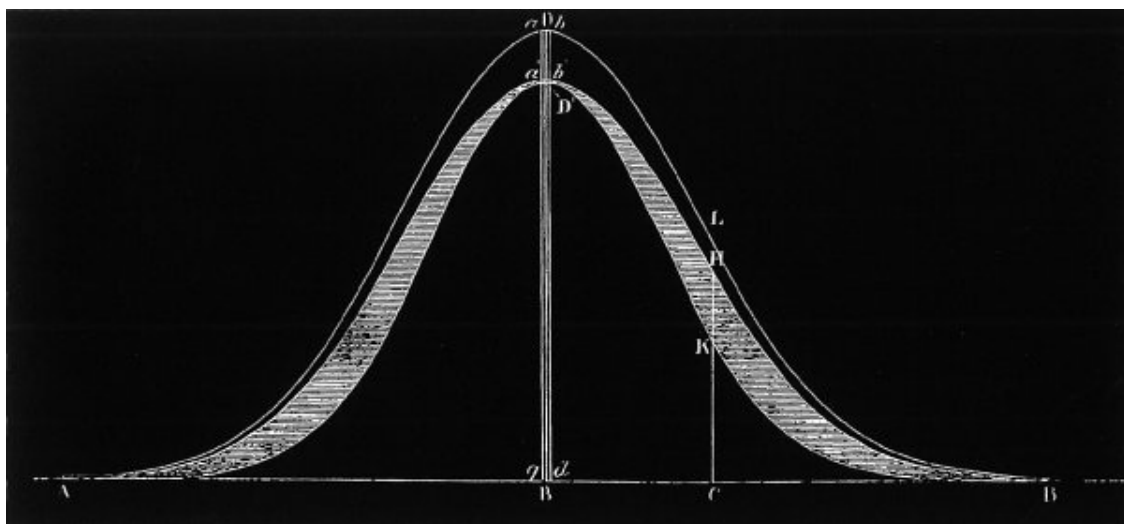


Illustration par Weldon des deux effets d'élimination aléatoire ($L \rightarrow M$) et sélective ($M \rightarrow K$). On remarque que dans ce modèle, la moyenne n'est pas altérée. (W.F.R. WELDON, "An Attempt to Measure the Death-Rate due to Selective Destruction of *Carcinus moenas* with Respect to a Particular Dimension", 1895)

Il est dans ces conditions facile de calculer le coût total pour la population du phénomène de mortalité sélective. Soit en effet k_1 l'ordonnée médiane de la courbe normale de la distribution avant élimination non-sélective (courbe la plus extérieure), et k_2 l'ordonnée médiane après élimination non-sélective. L'effectif de la population est alors donné par : $k_2 \cdot c_1 \cdot \sqrt{\pi}$, puisque la distribution est gaussienne. Après élimination sélective, l'ordonnée médiane de la courbe est toujours k_2 : Weldon considère en effet le cas où l'élimination sélective sanctionne les écarts au type moyen. Ce n'est aucunement une nécessité, mais cela facilite le calcul. L'élimination sélective entraîne une diminution de la variabilité, qui est désormais mesurée par c_2 . L'effectif de la population adulte est ainsi : $k_2 \cdot c_2 \cdot \sqrt{\pi}$. Le nombre total d'individus éliminés par la sélection est donc : $k_2 \cdot \sqrt{\pi} \cdot (c_1 - c_2)$, et le taux de mortalité sélective pour l'ensemble de la population est $(c_1 - c_2) / c_1$. Soit, dans le cas des crabes de Plymouth : $(10,79 - 9,96) / 9,96 = 7,7 \%$. C'est là le coût global de la sélection pour la population. Au niveau des individus, le taux de mortalité sélective varie avec le caractère. Il est nul pour les individus de valeur moyenne. On peut en principe calculer la fonction exponentielle qui décrit la variation du taux de mortalité pour un écart donné. Weldon le fait, reprenant un type de raisonnement très proche de celui exposé par Galton en 1877, dans un texte que nous avons déjà analysé. ^[34]

Telle a été la première tentative pour mesurer de manière directe un processus de sélection naturelle. Il est clair qu'avec ce genre de travail, l'histoire du concept de sélection naturelle atteignait un point épistémologiquement caractéristique : la

sélection naturelle était sommée d'apparaître comme *un fait pur et simple*, dégagé de toute théorie biologique, et ne demandant qu'à être exhibé par une méthodologie statistique. Weldon a commenté ainsi cette attitude théorique :

"C'est par des méthodes purement statistiques, sans faire aucune hypothèse sur l'importance fonctionnelle de la largeur frontale, que l'on a déterminé le moment de la vie où la sélection naturelle doit être supposée avoir agi ; on a semblablement montré que le taux de mortalité sélective est une fonction de l'anomalie, et l'on a obtenu une estimation numérique de ce taux (..)." ^[35]

Un peu plus loin, il précise qu'un traitement complet du problème exigerait bien sûr de prendre en compte l'hérédité du caractère. ^[36] Mais pas plus que dans le cas de la mortalité sélective, une "théorie du mécanisme" ne serait nécessaire. Une approche "purement statistique" de l'hérédité, fondée sur la corrélation, suffirait. De la sorte pourrait-on déterminer "la direction et la vitesse de l'évolution, sans introduire une quelconque théorie de la fonction physiologique des organes étudiés". "Il est à peine nécessaire -concluait l'auteur- d'insister sur la nécessité d'éliminer du problème de l'évolution des idées qui reposent le plus souvent, par la nature même des données, sur de pures conjectures." ^[37]

Le sens de ces propos doit être clairement évalué dans une perspective historique. En 1895, un morphologiste de trente-cinq ans, acquis aux méthodes statistiques introduites par Galton, se saisissait de celles-ci pour réhabiliter, contre leur inventeur, la thèse darwinienne d'une sélection agissant graduellement sur une variation continue. Ce faisant, il prenait

parti contre deux écoles rivales. Il se démarquait d'abord d'autres darwiniens "orthodoxes", qui fondaient la reconnaissance des faits de sélection naturelle sur l'identification qualitative de l'avantage adaptatif de tel ou tel caractère. Le chef de file de ce darwinisme "adaptationniste" dans les années 1890 n'était autre qu'Alfred Russel Wallace, inlassable avocat d'une interprétation du principe de sélection dans les termes du "principe d'utilité".^[38] En 1895, Weldon ne cite pas nommément Wallace, mais le propos est sans équivoque : "on peut donner un sens statistique précis à la notion d'*avantage* ou de *désavantage* d'une variation sans faire intervenir quelque idée d'*adaptation fonctionnelle* que ce soit".^[39] Une telle idée, ajoutait Weldon, est en réalité superflue [unnecessary].

L'autre école contre laquelle se situait Weldon était celle des biologistes expérimentalistes qui réclamaient une théorie physiologique de l'hérédité préalablement à toute théorie de l'évolution. Que l'évolution se fasse de manière graduelle, ou qu'elle se fasse par sauts, en s'appuyant sur les variations exceptionnelles (les sports), comme le proclamait Bateson en 1894,^[40] la question de la sélection naturelle était traitable de manière biométrique, indépendamment de toute théorie du "mécanisme" de l'hérédité. Weldon consacrait d'ailleurs une moitié de son mémoire à montrer comment sa méthodologie pouvait aussi être appliquée aux "variations exceptionnelles", donc à ce que Darwin appelait les "sports". Dans son mémoire de 1895, Weldon avait répertorié, pour un certain caractère (la rangée des dents marginales du crabe) 500 écarts "exceptionnels" sur une population de 8000 crabes. À cette échelle d'observation, les variations "exceptionnelles"

apparaissaient sous un jour inédit : elles étaient sans doute “exceptionnelles” au sens où elles ne rentraient pas dans le cadre d’une distribution normale, mais en cherchant bien, elles étaient en nombre bien suffisant pour qu’on puisse leur appliquer une méthodologie statistique.

L’entreprise de Weldon s’insérait donc dans un climat théorique bien particulier : elle venait à l’issue de quatre décennies d’une rhétorique utilitariste qui avait peu à peu transformé la révolution darwinienne en une sorte de théologie naturelle laïcisée ; le mémoire sur la mortalité sélective des crabes venait par ailleurs à un moment où la théorie physiologique de la variation et de l’hérédité, dont le darwinisme avait le plus crucialement besoin, semblait reléguée dans un futur lointain, si elle devait jamais advenir. Dans ce double contexte, l’entreprise biométricienne consistait à construire une théorie phénoménaliste de la sélection et de l’hérédité qui se voulait libre de tout préjugé causal.

Ce dernier point apparaît bien dans une controverse de Weldon avec E.R. Lankester, dans les colonnes du journal *Nature*, peu après la publication du mémoire sur la mortalité sélective de *Carcinus moenas*.^[41] Lankester concédait à Weldon d’avoir établi un lien entre la variation d’une certaine dimension (la largeur frontale du crabe), et celle du taux de mortalité chez les jeunes animaux ; la méthodologie de Weldon permettait légitimement de prédire la probabilité de survie d’un jeune animal pour un caractère donné. Mais, observait Lankester, une telle induction n’autorisait aucunement à dire que les variations dans la dimension mesurée fussent la *cause* du taux de mortalité. Dans la mesure

où Weldon écartait toute interprétation adaptative et fonctionnelle, rien n'empêchait *a priori* de penser que le caractère observé ne soit qu'un concomitant d'un autre caractère inconnu qui serait cause authentique de la plus ou moins grande viabilité de l'animal.

La réponse de Weldon, si elle ne fait pas beaucoup avancer la théorie de la sélection, indique bien l'ambiance épistémologique dans laquelle il la concevait. Weldon répondit qu'il concevait la causalité à la manière de Hume et de Stuart Mill. Une cause n'est jamais qu'"un objet suivi par un autre, et dont l'apparition suscite la pensée de cet autre objet", en sorte que la science n'atteint en pratique jamais une connaissance parfaite de "la circonstance qui, dans la cause, confère à celle-ci une connexion avec l'effet". Cette réponse à coup de citations empruntées à *l'Enquête sur l'entendement humain* (§ VII) n'était pas purement académique. Weldon et Pearson étaient en fait convaincus que la catégorie classique de causalité était trop étroite, et qu'il fallait lui substituer dans les sciences biologiques et humaines celle de corrélation statistique, qui en est en quelque sorte une généralisation. La corrélation, estimaient-ils, est le concept et l'outil qui rend possible une mathématisation des disciplines biologiques et humaines. ^[42] En élaborant une théorie "purement statistique" de la sélection naturelle et de l'hérédité, les biométriciens n'avaient sans doute pas la naïveté de croire que c'était la seule possible, mais ils étaient certains que c'était celle avec laquelle toutes les autres théories devraient être au moins compatibles. L'approche biométrique apparaissait au pire comme la seule stratégie d'attente praticable, et au mieux comme la seule théorisation possible d'un domaine où les "lois

des chances” semblaient exprimer la nature intrinsèque des phénomènes.

Cela étant, dans sa prétention même à démontrer la réalité empirique de la sélection naturelle, le mémoire de Weldon était ouvert à de très sérieuses objections. Ces objections étaient fondamentalement au nombre de trois.

La première de ces objections a déjà été évoquée. Weldon parlait d’un taux de mortalité sélective, qu’il associait à un caractère précis (la largeur frontale de la carapace). Mais il était incapable de dire en quoi ce caractère affectait la capacité à survivre. Par conséquent, l’étude ne donnait pas à proprement parler une preuve directe d’un fait de sélection naturelle. En dépit de la réponse “philosophique” qu’il avait adressée à E.R. Lankester, Weldon était parfaitement conscient de cette difficulté. Immédiatement après la publication du mémoire de 1895, il se mit en devoir d’identifier le facteur physiologique *associé* à la largeur frontale, et susceptible d’affecter la capacité de survie. Mais ceci revenait à admettre qu’il était insatisfaisant de vouloir établir la réalité de la sélection naturelle de manière “purement statistique”, sans faire aucune hypothèse causale. Nous y reviendrons bientôt.

On pouvait en second lieu objecter à Weldon que la restriction de variabilité observée pouvait bien être un effet de “la loi de croissance”, et non d’un processus de sélection. Il existe en effet beaucoup de caractères qui sont particulièrement variables à telle ou telle étape de l’ontogenèse, mais qui convergent vers un état typique à l’âge adulte. Weldon a lui-même envisagé cette objection dans un appendice ajouté au mémoire, et manifestement influencé par d’âpres discussions

au sein du comité. Dans cet appendice, la conclusion du mémoire est remaniée dans les termes suivants :

“Pour estimer l’effet de petites variations sur la probabilité de survie dans une espèce donnée, il est nécessaire de mesurer : premièrement, le pourcentage de jeunes qui présentent cette variation ; deuxièmement, le pourcentage d’adultes dans lesquels cette variation est présente. Si le pourcentage des adultes présentant la variation est moindre que le pourcentage des jeunes qui l’exhibaient, alors un certain pourcentage de jeunes animaux a perdu le caractère au cours de la croissance, *ou bien a été détruit*. La loi de croissance une fois établie, le taux de croissance peut être mesuré.” ^[43] (nous soulignons)

Ces propos sont de toute évidence un énoncé de la difficulté, et non une réponse. Weldon reconnaît en fait que le phénomène observé peut être expliqué de deux manières totalement différentes, et également compatibles avec les données statistiques. L’objection peut paraître bizarre à un lecteur contemporain, imprégné de la distinction moderne du phénotype et du génotype. Dans un darwinisme mendélisé on raisonnera en effet sur le devenir d’une population de génération à génération. La question pertinente sera : tel gène s’est-il conservé dans la population, et dans quelle proportion ? La question de l’étape ontogénétique à laquelle se manifeste la variation héréditaire sera, non pas dépourvue d’intérêt, mais subordonnée. Dans la biologie non mendélienne d’avant 1900, la question était en revanche fondamentale : ne considérant que le “phénotype” (ou du moins ce que l’on a appelé ainsi par la suite), la description temporelle de la variation exigeait de

prendre en compte le parcours ontogénétique. Weldon en tout cas a dû juger l'objection assez importante pour y consacrer quelques années plus tard une longue monographie qui répondait directement à l'objection de la "loi de croissance" (cf *infra*).

Restait une troisième objection : à supposer que Weldon ait démontré un cas authentique de mortalité sélective, il n'avait établi qu'un fait de sélection conservative, une sélection confirmant le centrage de la population autour d'une moyenne inchangée (on dirait aujourd'hui : un cas de sélection normalisante). Autrement dit la monographie allait, une nouvelle fois encore, dans le sens des conceptions de Galton. De fait, l'appareil statistique utilisé est à peu de choses près celui qu'avait exposé Galton en 1877 dans "Les lois typiques de l'hérédité" (cf *supra* Chap. V). Comme le montre bien le diagramme reproduit dans la figure 23, la méthode utilisée dans le mémoire de 1895 ne vaut que si les variations sont à tout âge distribuées de manière symétrique par rapport à la moyenne. Par conséquent, Weldon ne démontrait pas un phénomène de *modification* d'une espèce par sélection naturelle, ce qui était après tout l'enjeu premier du concept chez les darwiniens. Une fois encore, Weldon était pleinement conscient de cette limitation :

"L'emploi de la méthode ici exposée exige que les variations soient distribuées de chaque côté de la moyenne avec une symétrie raisonnable, et que la position de destruction sélective minimale coïncide approximativement avec la moyenne du système entier. L'information statistique présentement disponible conduit à penser que de telles

conditions sont satisfaites pour un grand nombre d'espèces, qui sont à peu près en équilibre avec leur environnement actuel, en sorte que le caractère moyen est à peu près le meilleur, et que le changement de moyenne de génération en génération est au moins très petit. De telles conditions ne sont pas satisfaites dans des cas de changements rapides. Pour étudier un changement rapide, il faudrait traiter le cas plus général dans lequel les probabilités d'écarts de signe opposé ne sont pas symétriques, et dans lequel la moyenne ne correspond pas à la position de destruction minimale. Le traitement de ce cas requiert l'aide d'un mathématicien professionnel." ^[44]

En ce commentaire très lucide, Weldon exprime avec précision les limites de son étude sur la mortalité sélective du crabe :

- 1) Le mémoire n'établit qu'un cas de sélection normalisante, autrement dit le seul genre de sélection "darwinienne" que Galton reconnaissait.
- 2) Pour beaucoup d'espèces, sinon la plupart, c'est ce genre de sélection qu'on doit s'attendre à observer.
- 3) La démonstration statistique d'un cas de sélection modifiant le type apparaît comme extrêmement compliquée ; le mémoire de 1895 ne fournit aucun indice d'un tel phénomène.

On ne saurait dire plus clairement qu'*en 1895, on ne disposait toujours pas de preuve directe de la sélection naturelle comme agent modificateur des espèces*. L'étude statistique sur la mortalité sélective des crabes, ne pouvait donc que conforter tous ceux qui doutaient de la possibilité d'une modification

graduelle par sélection naturelle.

Il est à cet égard intéressant de comparer la monographie de Weldon avec celle que H. C. Bumpus a consacrée trois ans plus tard, en 1898, à “l’élimination de l’inapte” chez le moineau domestique (*Passer domesticus*). ^[45] Ce texte a été longtemps cité comme la seule preuve directe d’un cas de sélection naturelle, outre celle de Weldon. L’étude est très différente dans sa méthodologie.

Bumpus était un naturaliste américain connu pour ses travaux sur la variation des oiseaux. Dans sa monographie de 1898 sur le moineau, il annonce très explicitement son ambition de donner une preuve empirique de l’existence de la sélection naturelle : -bien que nous utilisions sans cesse le principe darwinien “celui-ci demeure une hypothèse encore non-prouvée ; les exemples précis de destruction d’animaux présentant des inaptitudes physiques connues sont très peu fréquents.” Le mémoire s’appuie sur des données quantitatives, mais celles-ci portent sur un genre de fait très différent de celui étudié par Weldon. Bumpus décrit un *événement* : la mort sélective des oiseaux dans un groupe de moineaux, à l’issue d’une tempête de neige exceptionnellement violente, le premier février 1898. Les conditions dans lesquelles le naturaliste a recueilli les oiseaux ne sont pas précisées. Il dit seulement qu’à l’issue de la tempête, on lui a apporté cent trente-six moineaux en état de choc. De ces cent trente-six oiseaux déposés au laboratoire d’anatomie de l’Université de Brown, “soixante-douze ont survécu, soixante-quatre ont péri”. La monographie entière est une description précise de chacun des oiseaux, selon plusieurs critères

morphologiques : taille, poids, longueur du bec, longueur du fémur, etc., au total dix mesures. L'auteur ne s'embarrasse pas du lourd attirail mathématique des biométriciens anglais. Il donne les mesures individuelles, calcule la moyenne et l'écart-type, et s'en tient à une interprétation qualitative, au demeurant exemplairement claire.

Bumpus montre que l'élimination des oiseaux ne peut pas être considérée comme "accidentelle", car les oiseaux qui ont survécu sont structurellement différents de ceux qui ont péri. Pour tous les critères de mensuration utilisés, ce sont en moyenne les individus *les plus extrêmes* qui ont péri : les oiseaux les plus gros *et* les plus petits, ceux qui ont les plus grandes ailes *et* ceux qui ont les plus petites, et ainsi de suite. Tout se passe donc comme si la sélection naturelle avait tendu à restaurer "le type idéal" :

"C'est dans le cas des oiseaux les plus éloignés du type idéal que la destruction par sélection naturelle est la plus importante ; l'action de la sélection naturelle élève le standard général de l'excellence en favorisant les oiseaux qui s'approchent de l'idéal structural." ^[46]

Bumpus n'est pas très explicite sur ce qu'est, en pratique, l'"idéal structural". Il semble que ce ne soit rien d'autre que le moineau ordinaire, tel qu'il était avant son introduction en Amérique :

"Dans une conférence antérieure, portant sur les variations et les mutations du moineau commun, ^[47] j'ai produit des faits montrant que le moineau anglais, depuis son introduction dans ce pays, y a trouvé la vie si facile que

l'opération de la sélection naturelle a été pratiquement suspendue, en sorte que le type américain a dégénéré. Aucun agent actif n'ayant éliminé les anomalies, les individus fantaisistes [freaks] ont proliféré, jusqu'à devenir quatre fois plus nombreux qu'en Angleterre. Lorsque j'ai attiré l'attention sur ces variations, et sur le fait qu'elles étaient l'indice de l'absence de facteur actif d'élimination, je ne pensais guère que quelques mois plus tard, je pourrais observer l'action d'un facteur d'élimination qui toucherait les propriétés structurales de TOUS les oiseaux. Autrement dit, un facteur qui détruirait ceux qui s'écartent indûment du type idéal, et qui élèverait le standard général de l'excellence." ^[48]

L'auteur fait par ailleurs une remarque très intéressante. Il note que si l'on raisonne non plus en moyenne, mais sur les individus, il arrive fréquemment qu'un oiseau présentant un caractère exceptionnel survive. Mais ceci n'est plus vrai lorsqu'il y a plusieurs variations de grande ampleur. Aucun des oiseaux qui présentent plus de trois caractères exceptionnels n'a survécu. Inversement beaucoup des oiseaux éliminés sont extrêmes à plusieurs points de vue. D'où la conclusion que la sélection naturelle ne favorise pas en soi tel caractère moyen, mais plutôt un complexe de caractères, un "type" : "c'est le type que la nature favorise".

On retrouve ainsi dans le travail de Bumpus en 1898, comme dans la monographie de Weldon en 1895, une représentation de la sélection naturelle qui était celle de Galton : lorsqu'elle agit sur une variation continue, la sélection naturelle favorise la conservation du "type". Il est tout à fait remarquable que,

plus d'un demi-siècle après la première formulation de l'hypothèse de sélection naturelle (l'esquisse darwinienne de 1842), les deux premières confirmations expérimentales directes de l'hypothèse aient porté sur des cas de sélection conservatrice. ^[49] Bumpus parle d'ailleurs de la "tendance au conservatisme des survivants". Ni Weldon ni Bumpus ne mettaient donc en évidence ce que Darwin avait véritablement en tête, à savoir la modification d'une race locale.

Karl Pearson a exprimé d'une manière statistiquement très claire la différence entre les deux modalités possibles de "sélection naturelle" que peut rencontrer un naturaliste. ^[50] Si la sélection naturelle est une modification de la composition d'une population du seul fait d'une mortalité différentielle, on doit distinguer une "sélection naturelle séculaire" et une "sélection naturelle périodique". L'opposition du "séculaire" et du "périodique" est un emprunt au langage des physiciens et astronomes, n'était courant depuis Laplace de parler des inégalités *séculaires* et *périodiques* du mouvement des planètes. Un changement séculaire est un changement unidirectionnel qui s'effectue de manière monotone sur un temps très long. Un changement périodique, comme le nom l'indique, est de nature cyclique (par exemple, la perturbation de l'orbite de la terre lorsqu'elle est en conjonction avec Jupiter). Par "sélection naturelle séculaire", Pearson entendait une modification de la moyenne et de l'écart-type de la courbe de variation d'une génération adulte à l'autre. Par "sélection naturelle périodique", il entendait un processus se reproduisant à chaque génération, et se traduisant par une modification de l'écart-type (et éventuellement de la moyenne) à plusieurs étapes de la croissance dans *une même* génération,

mais ne modifiant pas l'état de la population adulte par rapport à ce qu'il était à la génération précédente. La sélection périodique était donc un processus maintenant à chaque génération le type adulte moyen. Une telle sélection ne pouvait évidemment être un facteur d'évolution progressive.

3 - Weldon et la sélection progressive

Tout à fait conscient de l'insuffisance de sa monographie de 1895, Weldon entreprit bientôt de chercher un cas dans lequel la sélection naturelle s'imposerait comme seule explication possible d'un changement morphologique. En un sens, la chance lui sourit, car les fameux petits crabes lui donnèrent occasion d'observer directement un fait de modification progressive. Comme on le verra néanmoins, la démonstration du processus devait induire un changement sensible dans la méthodologie.

En 1898, Weldon exposait les résultats d'une nouvelle enquête sur la largeur frontale de *Carcinus moenas*. ^[51] Il considérait cette fois la distribution des mesures chez les adultes sur plusieurs années successives, de 1893 à 1898, dans la population locale du Sund (bras de mer) de Plymouth. Il observait que la largeur avait systématiquement diminué chez les adultes, pour chaque classe de taille, et à la même période de l'année. Un tel phénomène était un indice d'un cas possible de ce que Pearson appelait "sélection séculaire". Toutefois, il fallait montrer que la diminution graduelle du paramètre observé était bien due à une mortalité sélective.

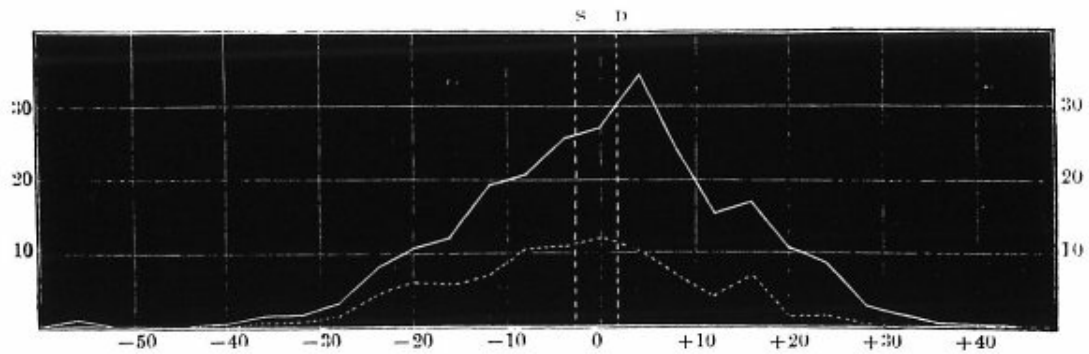
Dans le mémoire de 1895, Weldon avait indiqué qu'une preuve "statistique" d'un cas de sélection novatrice exigerait d'analyser des courbes de distribution dissymétriques, et de les comparer à diverses phases successives de la croissance, entreprise qui lui semblait extrêmement difficile. ^[52] En 1898, cette attitude purement statisticienne fait place à une autre, qui ramène le naturaliste dans le giron de la méthode expérimentale traditionnelle. Au lieu de chercher la fonction exponentielle qui exprimerait le taux de mortalité en fonction du caractère, Weldon se demande cette fois quelle pourrait être la cause d'une sélection éliminatrice des crabes de plus grande largeur frontale. Cette question l'entraîne tout naturellement vers un examen des facteurs de milieu qui ont changé, vers une hypothèse fonctionnelle, et vers des expériences de vérification en conditions artificielles.

Quant au facteur d'environnement qui pourrait entraîner la modification, Weldon note la construction récente d'un énorme barrage aboutissant à une fermeture partielle de la baie de Plymouth, et à une altération des courants marins. De ce fait, le kaolin des landes granitiques déversé par les deux estuaires tend à s'accumuler et à demeurer en suspension le long de la côte. Weldon observe par ailleurs que la population citadine de Plymouth s'est considérablement accrue au cours de la seconde moitié du dix-neuvième siècle, et que des masses considérables de déchets sont rejetées par les égouts en divers points de la côte. L'eau de la baie devient ainsi de plus en plus vaseuse et rend la vie difficile à beaucoup d'espèces côtières, dont certaines ont disparu. Ces faits suggèrent que la diminution de la largeur frontale des crabes pourrait être due à la quantité croissante de vase.

Pour tester cette hypothèse, Weldon construit une expérience. Il place quelques centaines de crabes dans un grand récipient rempli d'eau de mer et d'argile blanche finement broyée, et agitée en permanence pour qu'elle demeure en suspension. Au bout d'un certain temps, un certain nombre de crabes sont morts ; on sépare alors les morts des vivants, et l'on établit la courbe de distribution de la largeur frontale pour les deux échantillons. Répétée plusieurs fois, l'expérience donne des résultats du genre de ceux représentés sur la figure 24. On voit que les survivants ont une largeur frontale dont la moyenne est sensiblement inférieure à celle des crabes morts. Renouvelée avec de la vase prélevée sur le rivage, l'expérience donne le même résultat. Weldon en conclut que la boue en suspension dans les eaux de la baie induit une destruction sélective des crabes, et qu'on doit attribuer à celle-ci la modification observée de la largeur frontale moyenne :

“Je ne vois pas l'ombre d'une raison pour ne pas croire que l'action de la boue sur la plage est la même que dans un aquarium expérimental. Or si nous croyons cela, on ne peut échapper à la conclusion qu'on a affaire à un cas de sélection naturelle, agissant avec une grande rapidité, en raison de la rapidité même avec laquelle les conditions de vie ont changé.” ^[53]

Fig. 24



Effet du kaolin sur la largeur frontale des crabes, en conditions artificielles. La courbe en trait plein donne la distribution originale de la population dans l'aquarium. La courbe en pointillé donne la distribution après exposition au kaolin. La baignoire de Weldon n'est-elle pas une "cage à population" avant la lettre. ? (W.F.R. WELDON, "Presidential Address to the Zoological Section of the British Association", 1898)

Cette conclusion est à son tour soumise à une contre-expérience. Weldon prélève de jeunes crabes, et les place dans un milieu protégé, c'est-à-dire dans de l'eau de mer limpide. Il entreprend alors de voir ce qu'il advient après la mue en conditions artificielles. Si la vase induit bien une mortalité sélective, on doit s'attendre à ce que la distribution de la largeur frontale pour une même taille ne soit pas la même dans la population expérimentale protégée et dans un échantillon naturel. Comme les crabes ne muent pas tous en même temps, l'expérience exige de les élever séparément dans des bocaux individuels et de les suivre un à un. Après bien des déboires, Weldon réussit à obtenir la mue de cinq cent vingt sept animaux disposés dans autant de bocaux munis d'un double siphon. L'expérience montrait que l'échantillon ainsi élevé avait une largeur frontale moyenne légèrement supérieure à celle d'un ensemble de crabes sauvages de même taille, s'appuyant sur ces résultats, Weldon se hasardait

finalement à une interprétation fonctionnelle :

“Bien évidemment, si le changement observé dans la largeur frontale est réellement l’effet de la sélection, nous devons essayer de montrer selon quel processus cette sélection est accomplie. Ce processus semble être associé à la manière dont les crabes filtrent l’eau qui pénètre dans les chambres branchiales. Les branchies d’un crabe mort lors d’une expérience avec du kaolin sont couvertes d’une fine poussière blanche, que l’on n’observe pas sur les branchies des survivants. Dans quatre-vingt-dix pour cent au moins des cas, cette différence est très frappante ; on constate la même différence dans le cas des expériences avec de la vase.” [\[54\]](#)

Assez curieusement, cette étude exemplairement claire n’a pas eu un retentissement comparable à celle qui avait, en 1895, établi un cas de sélection “périodique” (ou conservatrice), par des moyens purement statistiques. Peut-être cela tient-il aux circonstances de la publication. L’étude n’est pas parue dans l’un des grands périodiques scientifiques de l’époque. Elle fut publiée sans titre, dans les actes de la section anglaise de “l’association pour l’avancement de la science”. Elle y apparaît sous la forme du “discours du président” de la section de Zoologie, qui à ce moment était justement Weldon.

Il semble en outre que Weldon ait été lui-même insatisfait de son travail, en dépit des efforts considérables qu’il avait déployés pour mettre en place sa “craberie expérimentale”. Quelque ingénieuse qu’ait été la procédure expérimentale, il estimait n’avoir établi qu’incomplètement le fait de sélection naturelle. Une démonstration complète devait être à ses yeux

intégralement “statistique”. Appuyée sur le seul examen des courbes de distribution des animaux *sur le terrain*, à différents âges et à différentes générations, une telle démonstration devait idéalement se traduire par la détermination d’un “taux de mortalité sélective” en conditions naturelles. C’est-à-dire très précisément : d’une part un taux de mortalité sélective globale (le coût pour la population entière du processus sélectif), d’autre part, la fonction algébrique décrivant la variation du taux de mortalité en fonction de la variation du caractère affectant la viabilité. Dans une telle méthodologie, le fait pur et simple de la sélection naturelle aurait surgi des seules données numériques, sans aucune hypothèse auxiliaire. C’est parce que cette démarche purement “statistique” était mathématiquement et matériellement trop complexe que Weldon s’est tourné vers une méthodologie expérimentale classique, avec ce qu’elle signifiait d’hypothèses causales, et d’artifices de laboratoire. C’est aussi pour cette raison que Weldon estima n’avoir pas réalisé le programme qu’il s’était assigné en 1895 devant le Comité “statistique” de la Société Royale : l’étude de 1898 ne donnait pas la corrélation statistique entre parents et enfants, elle ne donnait pas non plus la corrélation entre le caractère mesuré et celui qui était directement impliqué dans le processus sélectif (l’appareillage de filtration), elle n’aboutissait pas à un “taux de mortalité sélective”. Bref, la sélection “séculaire” (i.e. progressive) n’était pas véritablement “démontrée” comme un fait de nature.

Après son travail sur la modification de *Carcinus moenas* dans la baie de Plymouth, Weldon devait réaliser en 1901 une dernière monographie sur la sélection naturelle. ^[55] De nature purement biométrique, l’étude portait sur un petit gastéropode

du nom de *Clausilia laminata*. Il s'agit d'un animal dont la coquille comporte de nombreux tours de spirale autour d'un axe rectiligne. Il est connu pour son extrême stabilité depuis des temps éloignés. Sur ce matériau, Weldon étudia la variabilité de l'un des paramètres déterminant la spire : le rayon de la spirale périphérique de la coquille pour un degré d'enroulement donné. L'intérêt de ce paramètre était double : outre qu'il suffisait à déterminer la forme de la coquille, il permettait aussi d'apprécier sur le seul individu adulte les étapes antérieures de la croissance (car la coquille adulte se construisant par adjonctions successives, elle résume la croissance individuelle). Sur ce matériau, Weldon établissait un nouveau cas de sélection normalisante, par une méthode comparable à celle utilisée dans l'étude de 1895 sur la mortalité sélective du crabe enragé (*Carcinus moenas*). Il comparait la variabilité des coquilles jeunes avec celle des coquilles adultes, et montrait qu'il y avait restriction de la variabilité et conservation de la moyenne. Mais cette fois, il donnait une réponse directe à l'objection de la "loi de croissance" qu'on lui avait adressée en 1895. Le matériau choisi permettant en effet de connaître ce qu'étaient à telle ou telle étape de leur croissance les individus adultes qui ont survécu, il était possible de comparer la variabilité des survivants avec la variabilité générale à toute étape de la croissance. L'examen des distributions montrait que la variabilité des jeunes *ayant survécu jusqu'à l'âge adulte* était moindre. On pouvait dès lors affirmer avec rigueur que la restriction de la variabilité avec l'âge était bien due à une mortalité sélective, et non à la "corrélation de croissance".

Par cette étude fort élégante, Weldon apportait une réponse

empirique précise à l'une des objections méthodologiques les plus fortes que l'on faisait à l'hypothèse darwinienne de sélection naturelle à la fin du dix-neuvième siècle.

L'étude avait par ailleurs un autre intérêt. En prélevant des coquilles à diverses profondeurs dans le sol, Weldon retrouvait systématiquement le même phénomène, et notait aussi la très grande similitude de populations de *Clausilia laminata* séparées par des temps très éloignés. Il semblait donc raisonnable de conclure que la constance de cette espèce était attribuable à une sélection de nature "périodique". Autrement dit, l'observation biométrique semblait confirmer la thèse que Weismann avait avancée sur la base de considérations purement théoriques : la sélection naturelle a un rôle décisif non pas seulement dans la modification des espèces, mais dans la conservation de leurs caractéristiques.

* * *

Concluons sur Weldon. L'œuvre de ce naturaliste illustre de manière exemplaire cette phase du darwinisme que nous avons caractérisée comme stratégie de la preuve directe. Weldon et les biométriciens ont cru pouvoir légitimer le principe de sélection naturelle en lui donnant le statut d'un fait. Dans ce but, l'analyse statistique de la variation apparaît comme un moyen de mettre entre parenthèses le plus grand nombre possible de spéculations causales, en particulier les spéculations sur la nature physiologique de l'hérédité et sur les mécanisme de l'adaptation. L'espoir était bien sûr que, par accumulation de données comparables sur la corrélation entre "taux de mortalité" et variation, la sélection naturelle pût être érigée en loi en vertu d'une inférence strictement inductive.

L'entreprise fut de courte durée, mais elle a profondément marqué la communauté biologique. Celle-ci a manifesté une grande ambivalence à l'égard des biométriciens, pour des raisons que l'on peut résumer de la manière suivante.

Les biométriciens ont suscité de grandes réserves pour des raisons de nature épistémologique. Ils ne militaient pas en effet seulement pour telle ou telle hypothèse biologique, ils combattaient aussi avec la plus grande agressivité pour imposer une certaine méthodologie et une certaine conception de la science. La statistique était pour eux davantage qu'un outil parmi d'autres, c'était la forme que devaient prendre toutes les données empiriques des sciences confrontées à un titre ou à un autre aux "lois de hasard". D'un point de vue épistémologique, ils étaient explicitement partisans d'un phénoménalisme dont ils trouvaient l'inspiration chez des auteurs tels que Hume et surtout Mach. Pearson a consacré des livres entiers, comme la *Grammaire de la science* (1892), à expliquer que les théories scientifiques ne devaient pas être vues comme donnant des enseignements sur une quelconque réalité au delà des données sensorielles mais uniquement comme des énoncés permettant de prédire de manière probabiliste l'occurrence de tel type de phénomène à partir de tel autre. Dans cette perspective, la statistique, et tout particulièrement le concept de corrélation, montraient non seulement comment il fallait collecter les données, mais aussi dans quel esprit il fallait les interpréter. Cette vision purement inductive de la découverte et de la fondation des théories scientifiques n'a pas manqué de raidir la plupart des biologistes du début du siècle, réticents à l'égard d'une hygiène méthodique qu'ils trouvaient désuète au regard des succès de

la biologie expérimentale dans des domaines tels que l'hérédité, l'embryologie causale, la biochimie ou la physiologie animale, toutes disciplines dans lesquelles la statistique mathématique est au mieux un outil parmi d'autres, au pire une attitude stérilisante pour l'investigation expérimentale.

Cela étant, un travail comme celui de Weldon mérite d'être estimé à sa juste valeur. Assurément, Weldon, en cherchant inlassablement le *fait* n'a pas contribué de manière fondamentale à la *théorie* de la sélection naturelle. Mais il serait naïf de penser que son entreprise laborieuse de corroboration directe était dépourvue d'enseignements. Comme l'a justement noté K. Pearson dans son éloge mortuaire de Weldon, ^[56] on doit à celui-ci d'avoir clairement formulé toute la série des problèmes qu'il faut traiter biométriquement pour qu'un phénomène de sélection dans la nature soit défini avec précision : - comment mesurer un écart, et dans quelles unités ? - Comment faire face aux problèmes de l'âge des animaux, de la durée de la vie adulte, et du chevauchement des générations ? - Comment distinguer une élimination aléatoire d'une élimination sélective, et d'un effet de croissance ? La sélection a-t-elle bien lieu entre la naissance et l'état adulte ? Toutes ces questions sont en pratique très délicates, surtout en conditions naturelles. La rigueur avec laquelle Weldon a exprimé ces questions, et les méthodes qu'il a élaborées pour y faire face, ont profondément marqué les naturalistes du vingtième siècle.

Par ailleurs, les résultats empiriques auxquels est parvenu Weldon n'étaient pas triviaux. Il n'était pas trivial d'établir des

cas de sélection naturelle. Les travaux du naturaliste anglais sont demeurés jusqu'à une époque avancée du vingtième siècle, en gros jusqu'aux années 1950, comme les seuls exemples probants de preuve directe d'un processus de sélection dans la nature. Il n'est guère que le mémoire de Bumpus (1898) qu'on puisse citer comme un autre exemple ; toutefois Bumpus ne suivait pas *une* population particulière comme le faisait Weldon. Il n'était pas non plus trivial de montrer que la constance morphologique de telle espèce pouvait résulter d'un processus de sélection conservatrice, ou encore que la sélection novatrice, lorsqu'elle se produisait, pouvait être extrêmement rapide (c'était le cas des crabes de Plymouth). Une leçon trop oubliée de Weldon est que de telles assertions sont toujours contingentes, et demandent en droit une démonstration empirique.

Il faut enfin relever une limite caractéristique des travaux de Weldon sur la sélection naturelle. Nulle part il ne fait place à l'hérédité. Certes, dans toutes ses déclarations programmatiques, ^[57] il affirme que l'établissement rigoureux d'un fait de sélection naturelle exigerait de prendre en compte la "corrélation" entre le caractère parental et celui des enfants. Mais d'abord il ne met pas en œuvre cette exigence. Par ailleurs, on peut sérieusement douter que cette manière de considérer l'hérédité fût féconde pour la théorie de la sélection naturelle. Nous préciserons ce point en examinant quelques aspects théoriques de la réflexion biométricienne sur la sélection.

II - Aspects théoriques du darwinisme biométricien (Pearson)

C'est en Karl Pearson (1857-1936) qu'il convient de chercher l'âme théorique du darwinisme biométricien, pour le meilleur et pour le pire. Pearson était mathématicien de formation et de métier. Titulaire à vingt-sept ans de la chaire de Mathématiques Appliquées et de Mécanique à Londres (University College), sa carrière précoce est cependant marquée par une foule d'essais épistémologiques, politiques et historiques. C'est en lisant *L'hérédité naturelle* de Galton (1889), qu'il prit conscience de trois idées qui ont marqué l'ensemble de son œuvre ultérieure : en premier lieu l'idée que la statistique mathématique ouvre un champ de problèmes immense dans les sciences biologiques et humaines ; en second lieu celle de l'importance fondamentale du darwinisme dans ces deux domaines ; enfin la conviction que la problématique sociale doit être repensée dans une perspective eugéniste. Ces trois orientations se mêlent inextricablement dans toute la production de Pearson à ses conceptions propres sur la méthodologie scientifique (Pearson connaissait bien les cercles néokantiens et phénoménalistes de l'Allemagne des années 1880) et à ses convictions politiques (c'était un socialiste fabien, engagé avec enthousiasme dans le mouvement féministe). Tout cela donne un style inimitable, où l'ésotérisme mathématique et le prosélytisme darwinien ne sont jamais totalement indépendants d'un projet bio-anthropologique, qui l'a en définitive mené dans ses ultimes années à afficher sa sympathie pour le national-socialisme allemand. Pearson est

typiquement de ces intelligences qui laissent beaucoup de traces dans le détail, mais dont une obscure obstination les conduit à s'enfoncer dans les allées aveugles de la science.

Nous ne retracerons pas ici dans la biographie intellectuelle de Pearson. Ce serait nous engager dans l'histoire de la statistique mathématique, et dans celle du mouvement eugéniste, deux domaines où le personnage a joué un rôle essentiel autour des années 1900.^[58] Qu'il suffise de noter que la réflexion évolutionniste pearsonienne s'inscrit dans ce double contexte. Une bonne partie des dix-huit mémoires publiés de 1894 à 1912 sous le titre de "Contributions à la théorie mathématique de l'évolution" relève en fait de la méthodologie de l'inférence statistique et de l'anthropométrie. Nous nous en tiendrons à ceux des aspects de l'œuvre qui ont une incidence directe sur la théorie de la sélection naturelle.

Nous relevons à cet égard trois aspects cruciaux de la contribution pearsonienne : on doit à Pearson une mise en forme statistique des concepts cruciaux du darwinisme, un schème fondamental du rapport entre hérédité et sélection, enfin une réélaboration -pour des raisons originellement liées à l'eugénique- du concept de "fitness" (aptitude). En toute rigueur, ces trois faces de l'évolutionnisme pearsonien ne sont guère dissociables : statistique, théorie de l'hérédité et eugénique constituent le réseau tridimensionnel omniprésent dans lequel Pearson n'a cessé de déployer sa réflexion évolutionniste. Il nous a cependant semblé qu'il était possible de reconnaître des effets de pensée spécifiques à chacune des directions.

La réinterprétation statistique des concepts darwiniens est l'un

des socles sur lesquels s'est appuyée la théorie mathématique de l'évolution du vingtième siècle, elle est -pour reprendre une expression de Sewall Wright - qu'on ne saurait guère taxer de complaisance pour les lubies sociales de Pearson- sa "fondation biométrique". Quant à la manière dont Pearson concevait le rapport entre hérédité et sélection, en particulier dans ce qu'il appelait "le théorème fondamental de la sélection", elle est du plus haut intérêt pour l'épistémologue, car elle permet de cerner la limite intrinsèque du darwinisme biométricien. Enfin, l'étrange réflexion critique sur les composantes de la "fitness", quoiqu'ancrée dans un motif foncièrement eugéniste, apparaît comme un bénéfice conceptuel équivoque, mais capital, pour la théorie de la sélection.

Nous pensons que cette façon de présenter Pearson, si elle n'apporte rien de nouveau du point de vue biographique, est susceptible de clarifier le rôle de cette figure brillante et subtilement désuète du darwinisme à un moment particulièrement critique de celui-ci : la période qui a précédé immédiatement la rencontre avec le mendélisme.

1 - Réinterprétation statistique des concepts darwiniens

L'une des contributions statistiques les plus remarquables de Pearson est sans doute l'analyse des courbes de distribution de fréquence par la méthode des moments. Le problème a déjà

été évoqué à propos de Weldon ; il suffira d'en noter ici l'impact pour la biologie de l'évolution. Envisagée d'un point de vue formel, la méthode d'analyse construite par Pearson est indépendante de la question évolutionniste, et relèverait à cet égard d'une histoire générale des mathématiques appliquées. Toutefois elle est apparue dans un contexte très précis. On se souvient que Galton, à la suite de Quételet, voyait dans la "normalité" d'une distribution de fréquence un indice de l'homogénéité de la population observée. Toute population distribuée de manière non normale était hétérogène, tout particulièrement dans le cas des distributions asymétriques. Galton ne savait pas d'ailleurs analyser mathématiquement celles-ci. L'image qu'il avait des distributions asymétriques était qu'elles devaient être composées de plusieurs distributions normales. Or si cette représentation est au moins plausible dans le cas des courbes plurimodales (c'est-à-dire à plusieurs "bosses"), encore faut-il le prouver, et être conscient que bien souvent les courbes non normales n'ont pas cette allure suggestive.

L'incidence darwinienne de ce problème mathématique est aisée à comprendre. Le modèle darwinien de sélection implique que c'est la population (la "variété" ou "race") qui se transforme graduellement. Or on peut *a priori* concevoir le processus selon deux schèmes statistiques différents. Ou bien la population n'est pas "homogène" : deux ou plusieurs "formes" coexistent, et l'une tend à se substituer aux autres. Dans ce cas, il faut concevoir la distribution de la population comme une composition de plusieurs distributions ayant leurs paramètres propres. L'évolution graduelle de la "race" signifie alors que l'une des formes s'accroît en nombre au détriment

des autres (Cf. *supra* fig. 22). Ou bien il n'y a qu'une seule population homogène, dont la courbe de distribution n'est pas dissécable en plusieurs courbes élémentaires. Dans ce cas l'évolution est décrite par la modification des paramètres caractérisant la distribution de l'unique population (moyenne et dispersion pour l'essentiel).

Lorsqu'en 1891, Weldon constata que les crabes napolitains avaient une distribution bimodale (Cf. fig. *supra* fig. 20), il avança l'hypothèse raisonnable que cette distribution pourrait bien se résoudre en deux courbes normales. Comme le montre sa correspondance de avec Galton,^[59] son espoir était bien d'établir la première preuve directe d'un fait de sélection naturelle, mais d'une sélection *telle que la concevait Galton*, c'est-à-dire consistant dans l'émergence d'un nouveau "centre racial" en voie de substitution à une forme originelle

Il fallait toutefois s'assurer que les données numériques étaient mathématiquement compatibles avec l'hypothèse d'une distribution composée. C'est ainsi que Weldon, nouvellement nommé sur une chaire de zoologie à University College, proposa à son collègue de mathématiques appliquées (Pearson), d'examiner la question d'un point de vue formel. Pearson, qui n'avait jusque-là jamais travaillé sur l'évolution biologique, s'empessa de répondre à la demande de son collègue zoologiste, et rédigea la première de ses "Contributions à la théorie mathématique de l'évolution" (1894).^[60] Ce fut le mémoire sur la dissection des courbes de fréquence, déjà analysé, et sur lequel nous ne reviendrons pas. Le mémoire fut bientôt suivi d'un autre sur les distributions asymétriques en général.^[61] Pris ensemble, ces deux mémoires

ésotériques avaient une incidence subtile mais décisive sur la théorisation statistique de l'évolution. D'une part, Pearson montrait que des distributions *asymétriques* pouvaient correspondre à des populations tout à fait "homogènes", et qu'il fallait en réalité s'attendre à ce qu'il en soit très souvent ainsi. D'autre part, il montrait qu'une distribution symétrique pouvait inversement résulter de la composition de plusieurs distributions. Pearson mettait ainsi un terme à la mythologie de la "courbe normale" : - celle-ci n'est ni la condition nécessaire ni la condition suffisante de l'homogénéité d'une population. Il était en donc illusoire de croire, comme l'avait soutenu Galton, que toute distribution asymétrique était l'indice sûr d'une population hétérogène, soit parce que deux populations étaient en train de diverger, soit parce qu'elles coexistaient dans le même lieu.

Une seconde clarification de Pearson, fort importante dans le climat intellectuel des années 1890, a porté sur le concept de régression. On se souvient que Galton avait nié, au nom de ce concept statistique, la possibilité d'un déplacement graduel de la moyenne d'une population par sélection naturelle. Pearson fut très rapide à relever l'erreur méthodologique sur laquelle reposait cette idée. ^[62] En toute rigueur mathématicienne, la "régression des enfants sur les parents", en dépit de son nom, ne s'effectue pas vers *la moyenne des parents*, mais vers *la moyenne de la population générale des enfants*. Pour que la "régression" (statistique) soit véritablement un retour vers le type de la population parentale, il faut supposer que la distribution des deux générations successives a même moyenne. Or ce n'est là en aucune manière une nécessité théorique ; seule l'expérience peut, cas par cas, déterminer s'il

y a coïncidence ou non des moyennes de la population générale des parents et de celle des enfants. Dans le cas particulier où la population parentale est soumise à la sélection, il est extrêmement peu probable que la moyenne des enfants soit la même que celle des parents. Pour que cela soit possible, il faudrait admettre qu'une puissante sélection "périodique" contrecarre la sélection directionnelle appliquée aux parents. ^[63] En d'autres termes, il n'y a pas de fondement à l'idée que la "régression" à la moyenne pourrait s'opposer à l'action d'une sélection directionnelle. La régression statistique n'est donc qu'un outil de prédiction. Elle n'a pas le statut d'une force intervenant dans la dynamique évolutive. Sélection et régression statistique n'ont pas le même statut épistémologique : elles ne doivent pas être conçues comme deux forces antagonistes, dont l'une n'aurait de cesse que de défaire ce que l'autre a fait. En d'autres termes, la régression statistique n'est pas la "panmixie" de Weismann, elle n'est pas une "inversion de la sélection naturelle". ^[64] Peu de temps après la mort de Galton, Pearson a très clairement résumé l'épisode, dans une déclaration où se côtoient discrètement la critique et l'hommage :

"C'est un fait remarquable que beaucoup de biologistes aient accepté la théorie de la régression de Galton, sans voir que dans l'hypothèse de celui-ci, il n'y a pas de régression quelle qu'elle soit au delà de la première génération qui suit l'arrêt de la sélection ! La méprise a son origine dans la croyance commune qu'un mot véhicule sa propre définition, et qu'il n'est pas nécessaire d'étudier sa signification algébrique." ^[65]

Une autre contribution remarquable de Pearson a consisté dans la caractérisation statistique précise du vocabulaire de la sélection. Pearson a mis en place des distinctions fondamentales ultérieurement reprises dans la théorie génétique de la sélection. Il s'agissait dans son esprit de définir toutes les grandeurs qu'il est nécessaire de mesurer pour soumettre l'hypothèse de sélection naturelle à des tests empiriques, et lui donner un sens quantitatif non ambigu.

La question primordiale qui se pose à tout évolutionniste qui envisage un processus sélectif dans une perspective statistique est de dissocier la mortalité sélective d'une mortalité aléatoire. Le concept même de sélection naturelle implique que la mort ne frappe pas au hasard, et que les chances de mort et de survie soient liées à des variations dans les caractères. Galton avait en 1877 proposé de formaliser le problème en admettant que le taux de survie pour un caractère distribué de manière normale fût lui-même distribué de manière normale (ceci signifie qu'un processus sélectif, à la différence d'une élimination aléatoire, modifie la dispersion de la population). C'est très exactement cette hypothèse de travail que Weldon avait reprise et illustrée dans son étude de 1895 sur le taux de mortalité sélective chez le crabe enragé (*Carcinus moenas*). Pearson a généralisé ce schéma, en le libérant de la pesante référence à la loi normale, et surtout en introduisant une idée nouvelle, qui devait avoir une importance capitale dans l'évolutionnisme du vingtième siècle. Il a montré qu'une mortalité non sélective devait produire, tout comme la mortalité sélective, une modification sensible des caractères dans une population. Plus une population est petite plus il faut s'attendre à ce que des fluctuations d'échantillonnage

entraînent des modifications dans la moyenne du groupe :

“L’isolement d’un petit nombre d’individus constituant un échantillon aléatoire peut produire des modifications très sensibles de la race”. ^[66]

On reconnaît là l’idée-source de ce que les généticiens des populations ont appelé plus tard la “dérive aléatoire” (ou plus familièrement aujourd’hui, “dérive génétique”). Il n’est bien sûr pas question chez Pearson de fixation ou d’élimination aléatoire de “gènes”. La théorie est purement statistique. Mais Pearson a très tôt vu l’importance fondamentale que pouvaient avoir les phénomènes stochastiques pour la théorie de la sélection. Aussi bien parla-t-il dans un premier temps de “sélection aléatoire” (random selection) pour les fluctuations d’échantillonnage (random sampling), indiquant par là qu’il s’agissait d’un véritable facteur d’évolution interagissant avec la “sélection naturelle”. ^[67] Cette spéculation a eu peu d’écho dans le temps où elle a été formulée. Mais on ne peut guère douter qu’elle ait inspiré les premiers généticiens des populations.

C’est cependant dans la clarification des modalités de la sélection que l’apport pearsonien a été le plus spectaculaire. Dès 1896, dans un long mémoire intitulé “Régression, hérédité et panmixie”, Pearson a imposé une dissection durable du concept de sélection. ^[68] Dans ce mémoire, Pearson distinguait trois modalités de la sélection dans la nature : la “sélection naturelle”, la “sélection sexuelle”, et la “sélection reproductive”. En soi-même, cette bipartition n’a rien d’original. La distinction conventionnelle entre “sélection naturelle” et “sélection sexuelle” est fondamentale chez

Darwin. Quant à la distinction entre évolution par mortalité sélective et évolution par fécondité (ou “productivité”) ^[69] différentielle, elle n’était pas non plus nouvelle. Darwin avait estimé, avec une grande lucidité, que la viabilité et la fécondité étaient deux composantes à part entière de la “sélection naturelle”. Toutefois, l’idée s’était répandue chez les darwiniens que la sélection naturelle ne pouvait agir que par la vie et la mort, et n’était donc mesurable que par un taux de mortalité.

Or sur chacune des trois modalités de la sélection, les observations de Pearson ont apporté une incontestable clarification méthodologique.

Nous avons déjà analysé la distinction entre deux modalités de la “sélection naturelle” (c’est-à-dire la sélection par mortalité différentielle). La sélection naturelle peut être “séculaire” : - dans ce cas, elle modifie la moyenne d’une génération à l’autre ; elle peut être par ailleurs “périodique” : - dans ce cas, les moyennes des générations adultes sont les mêmes, en vertu d’une sélection agissant sur la dispersion et/ou la moyenne de la population à différentes étapes de la croissance. Cette distinction est aujourd’hui banalisée sous les noms de “sélection novatrice” et de “sélection conservatrice” (ou normalisante).

Plus subtile était la distinction entre deux modalités hétérogènes de la “sélection sexuelle”. Darwin définissait celle-ci dans les termes suivants :

“[la sélection sexuelle] dépend, non de la lutte pour l’existence avec d’autres être organisés ou avec les

conditions externes, mais de la lutte entre les individus d'un sexe, en général les mâles, pour la possession de l'autre sexe. Le résultat n'est pas la mort du concurrent malheureux, mais peu ou pas de progéniture." ^[70]

Cette définition darwinienne était en soi tout à fait claire : elle impliquait que certains individus ont une plus grande chance de se reproduire, à raison de tel ou tel avantage qu'ils présentent dans l'approche de l'autre sexe. Un tel phénomène était sans aucun doute possible un phénomène de "sélection". À la suite de Darwin cependant, le concept s'est opacifié. Ainsi chez Galton la sélection sexuelle en est-elle venue à désigner la préférence pour un partenaire de même type que soi, autrement dit ce qu'on appelle aujourd'hui "homogamie". Pearson a fermement invité les naturalistes à distinguer le "croisement préférentiel" (preferential mating) et le "croisement assorti" (assortative mating). Le croisement préférentiel se manifeste comme préférence de l'un des sexes pris comme un tout pour des partenaires ayant des caractéristiques spéciales. Statistiquement, cette préférence se mesure par une différence en moyenne et en dispersion entre la distribution de la population générale d'un sexe, et la distribution de la portion qui a effectivement trouvé un partenaire sexuel. Ceci se traduira par exemple dans une population humaine par le fait que les épouses n'auront éventuellement pas la même distribution de taille que la population générale des femmes. Le "croisement assorti" est un phénomène différent : c'est la préférence individuelle pour un partenaire d'un caractère donné, à raison de son propre caractère à soi. Mathématiquement, le croisement assorti se mesure par le coefficient de corrélation entre les caractères

des couples. Pearson note que ces deux modalités de la “sélection sexuelle” renvoient à deux phénomènes fondamentalement différents, et peuvent agir dans des directions absolument opposées. Le croisement préférentiel doit en principe entraîner une modification de la moyenne de la population (c’est ce qui se passera par exemple si toutes les femelles se portent de préférence vers des mâles grands), tandis que le croisement assorti entretiendra au contraire la moyenne de la population, quitte à la disperser un peu plus (c’est ce qui se passera si les grands s’accouplent avec les grands, les petits avec les petits, etc.). Dans la terminologie conventionnellement admise aujourd’hui, on réserve l’expression de “sélection sexuelle” à ce que Pearson appelait “croisement préférentiel” (ou “goût tribal”), et le terme d’“homogamie” ce qu’il appelait “croisement assorti” (ou “goût individuel”).

Qu’il nous soit permis de faire ici une remarque sémantique. La distinction entre sélection sexuelle stricto sensu et homogamie a toujours été, et demeure une affaire difficile. La difficulté nous semble liée à une connotation particulière du mot “sélection” dans l’expression “sélection sexuelle”. Pour saisir cette difficulté, il convient de partir d’une remarque philosophique de Darwin sur la “sélection naturelle”. À ceux qui lui avaient objecté que cette expression était naïvement anthropomorphique, Darwin avait clairement répondu, dès la troisième édition de *L’origine des espèces* (1861), que le concept excluait toute référence à un facteur de choix. La sélection naturelle n’est pas une “élection”, et la Nature n’“agit” pas à proprement parler ; ce n’est donc que “par métaphore” qu’un terme connotant l’action et le choix sont retenus dans la

théorie biologique.^[71] Or cette observation s'applique mal au cas de la sélection sexuelle. Dans celle-ci, en effet, on a bien affaire à des individus qui reconnaissent et choisissent leur partenaire sexuel. Il importe peu au demeurant que "reconnaissance" et "choix" soient conscients et volontaires, au sens que ces mots ont dans la psychologie humaine. On peut tout à fait concevoir des formes de sélection sexuelle dans les végétaux. L'important est que, dans la sélection sexuelle, la discrimination a pour point d'appui un agent biologique individuel, qui réussit ou échoue à trouver un partenaire sexuel. Dès lors, on conçoit aisément que la distinction entre un fait de sélection sexuelle et un fait d'homogamie soit délicate. Dans les deux cas, il y a bien un "choix". Ce choix n'est pas de même nature, mais c'est bien un "choix". Aucune astuce terminologique ne peut réussir à contourner cette difficulté. Il est commun par exemple dans la théorie contemporaine d'utiliser l'expression "choix du conjoint" pour désigner l'ensemble des phénomènes d'homogamie. En toute rigueur, la sélection sexuelle mériterait tout autant le même nom, et c'était là d'ailleurs une manière commune de la présenter au dix-neuvième siècle. On voit donc que la distinction introduite par Pearson entre "croisement préférentiel" (sélection sexuelle stricto sensu) et "croisement assorti" (homogamie) touchait à un point crucial et difficile.

À côté de la "sélection naturelle" et de la "sélection sexuelle", Pearson reconnaissait enfin un troisième processus de sélection dans la nature, la "sélection reproductive", qu'il définissait par une corrélation entre la fécondité et la variation de tel ou tel caractère. Contre Galton, et contre la conviction générale des eugénistes, dont il était cependant un

propagandiste majeur, Pearson s'est peu à peu convaincu de l'inséparabilité des processus de "sélection naturelle" et de "sélection reproductive". Nous analyserons plus loin les circonstances dans lesquelles il a restauré cette idée fondamentale de Darwin, (Cf *infra*, §3).

On voit donc comment Pearson a contribué à clarifier la présentation statistique des catégories darwiniennes. Qu'il s'agisse de l'analyse des courbes de distribution, de la régression, ou des modalités de la sélection, il démythifiait les concepts forgés par Galton, et les ramenait à leur juste proportion : être des outils de description, *a priori* neutres du point de vue d'une évaluation de la conception darwinienne de la modification des espèces.

2 - Hérité et sélection dans la théorie biométrique : - le "théorème fondamental de la sélection" de Pearson

Il convient d'en venir au point théorique central du darwinisme biométricien, qui a trait au rapport entre hérité et sélection.

Nous avons déjà souligné comment dans la perspective de Weldon, la démonstration exhaustive d'un fait de sélection naturelle exigeait, entre autres, de déterminer la corrélation entre parents et enfants pour le caractère étudié, cette

corrélation étant admise comme la mesure de l'intensité de l'hérédité. Toute théorie physiologique de l'hérédité mise à part, cette exigence se comprend facilement : si la corrélation entre le caractère des parents et celui des enfants était nulle, aucun processus sélectif ne pourrait modifier quoi que ce soit dans la population, puisque la composition de la population des enfants serait indépendante de celle des parents qui ont survécu et se sont reproduits.

C'est cependant chez Pearson qu'apparaît pleinement le lien entre les théories statistiques de l'hérédité et de la sélection. Le grand mémoire de 1896 intitulé "Régression, hérédité et panmixie" avait trois objectifs simultanés. Il réexaminait en premier lieu la théorie mathématique générale de la corrélation. Galton avait introduit en 1888 l'expression de coefficient de corrélation.^[72] Mais la théorie en était beaucoup plus ancienne : elle avait été développée dans la première moitié du dix-neuvième siècle par Bravais, dans le contexte de l'analyse des erreurs dans la détermination d'un point en astronomie.^[73] L'analyse de Bravais était formellement plus rigoureuse que celle de Galton, et plus générale, puisqu'elle traitait de la corrélation de trois variables, et non seulement de deux. Dans le mémoire de 1896, Pearson reprenait l'analyse de Bravais, et la généralisant à n variables.^[74] Il montrait par ailleurs que la théorie de la corrélation multiple était d'un intérêt crucial pour l'analyse des phénomènes d'hérédité. Ceci constituait la seconde direction fondamentale du mémoire. La troisième consistait enfin à étendre l'application de la théorie de la corrélation multiple à la compréhension de la sélection.

Ces précisions sont indispensables pour saisir la spéculation

énigmatique sur laquelle s'achève le mémoire. Au dernier paragraphe, Pearson formule un "théorème fondamental de la sélection" (Fundamental Theorem in Selection). Laissons l'auteur introduire le "théorème" ; ou plus exactement le problème auquel le théorème est censé répondre :

"La théorie générale de la corrélation nous montre que, si parmi $p+1$ organes corrélés, nous en sélectionnons p de dimensions définies, l'organe restant aura une distribution normale dont l'écart-type et la moyenne peuvent être déterminés. Cela dit, dans le cas de la sélection naturelle, nous ne sélectionnons pas des dimensions absolument définies ; les p organes sélectionnés peuvent en effet être corrélés d'une manière totalement différente de leur corrélation *naturelle* ou corrélation à la naissance. Nous avons donc besoin d'une investigation générale dont la forme est la suivante : étant donné $p+1$ organes corrélés de manière normale, un nombre p de ces organes sont sélectionnés de la manière suivante : chaque organe est sélectionné de manière normale autour d'une certaine moyenne, et les p organes sélectionnés sont corrélés deux à deux d'une manière arbitraire. Quelle sera la nature de la distribution du $(p+1)$ *ième* organe restant ?

D'un point de vue géométrique, [ceci signifie que] nous avons une surface de corrélation du p -*ième* ordre dans un espace p -dimensionnel. À partir de là, nous découpons une surface de corrélation arbitraire du p -*ième* ordre - de plus petites dimensions évidemment. Le problème est de trouver la distribution du $(p+1)$ *ième* organe lié à cette surface arbitraire que nous avons découpée à partir de ce

qu'on peut appeler la surface naturelle.

Si les p organes sont des organes ancestraux [organs of ancestry] - aussi nombreux que l'on voudra - et si le $(p+1)$ ième organe est celui d'un descendant, nous avons là le problème général de la sélection naturelle, modifié par l'hérédité." ^[75]

Bien qu'elle ne soit pas des plus limpides, cette prose résume bien l'esprit de la théorie biométricienne de la sélection. Aussi convient-il d'identifier avec précision le problème posé par Pearson.

Le texte gagne singulièrement en clarté si l'on aperçoit la signification de l'expression " $p+1$ organes corrélés". Par "organe", Pearson entend un caractère mesurable quelconque, comme par exemple la taille ou l'index céphalique. Les "organes corrélés" ne sont pas par ailleurs des organes anatomiquement différents, mais un même caractère mesuré dans une population à des générations successives. C'est là très exactement ce qu'il faut entendre par "organes ancestraux" (organs of ancestry), autrement dit l'état du caractère dans les p générations d'ascendants. On peut supposer que l'auteur a choisi la lettre " p " pour signifier "génération parentale", mais ce n'est de notre part qu'une hypothèse. Quoi qu'il en soit, le " $(p+1)$ ième organe" désigne l'état d'un caractère dans la population à la génération $p+1$.

Les $p+1$ organes sont par ailleurs "corrélés deux à deux d'une manière arbitraire". Il faut entendre par là qu'on suppose connus les coefficients de corrélation liant l'état du caractère à une génération quelconque à son état dans toutes les autres

générations. En fait Pearson s'intéresse surtout à la corrélation de la dernière génération ($p+1$) avec chacune des générations d'ascendants. On devine par là que l'ambition de Pearson était de poser le problème de la sélection dans le langage de l'hérédité ancestrale.

L'expression de "loi d'hérédité ancestrale" n'apparaît pas dans le mémoire de 1896. Elle n'apparaît en fait qu'en 1898. ^[76] Mais c'est bel et bien dans ce mémoire que les équations de régression multiple, où Pearson a vu l'essence de la loi d'hérédité ancestrale, ont été pour la première fois appliquées au problème de l'hérédité. ^[77] Schématiquement, de telles équations ont, dans le cas le plus simple, la forme suivante

$$x_0 = b_1 \cdot x_1 + b_2 \cdot x_2 + b_3 \cdot x_3 + \&c.$$

où x_1 est l'écart à la moyenne du caractère à une génération donnée, et $b_1, b_2, b_3, \dots$ les coefficients de régression du caractère sur la valeur de ce caractère dans les générations des ascendants (b_1 pour les parents, b_2 pour les grands-parents, etc.).

On peut écrire la même équation sous une forme équivalente, en utilisant les coefficients de corrélation :

$$x_0 = r_1 \cdot \frac{s_0}{s_1} \cdot x_1 + r_2 \cdot \frac{s_0}{s_2} \cdot x_2 + r_3 \cdot \frac{s_0}{s_3} \cdot x_3 + \dots$$

où r_1, r_2, r_3 sont les coefficients de corrélation entre une génération donnée et une génération antérieure, et s_0, s_1, s_2 , les écarts-types.

Une telle formule a le sens d'une formule de prédiction du

caractère d'un descendant, connaissant celui des ancêtres. En pratique, son utilisation exige que soient connues les distributions des caractères dans les générations des ancêtres, ce qui ne correspondait pas en 1896 à quelque situation empirique que ce soit.

Cela étant, la question que pose Pearson est celle-ci : comment la formule de prédiction est-elle altérée si, à chaque génération, seule une fraction de la population se reproduit ? En termes techniques, il s'agit de décrire les conséquences d'une troncature arbitraire de la "surface de corrélation" qui décrit l'ensemble des corrélations entre les diverses générations. Une grande partie du mémoire de 1896 est en fait purement mathématique : Pearson expose et développe la théorie alors toute nouvelle de la corrélation multiple, et croit pouvoir formaliser en s'appuyant sur elle seule l'ensemble des faits d'hérédité et de sélection.

On comprend ainsi ce qu'était le projet théorique : le problème de la sélection se résorbait dans celui de l'hérédité, qui lui-même était absorbé dans la théorie de la corrélation statistique. L'espoir avoué était que la statistique mathématique suffise à définir d'un même élan les "théorèmes fondamentaux" de l'hérédité et ceux de la sélection.

En un sens, Pearson a réussi dans son programme, traitant effectivement de manière absolument générale les équations de régression multiple qu'il construisait. Toutefois le succès de la démarche faisait aussi sa faiblesse. L'extrême généralité du schéma formel le rendait *a priori* compatible avec des scénarios extrêmement différents. Ceci apparaît bien dans les dernières pages du mémoire, ^[78] où l'auteur se demande si le

“foyer de régression” d’une population demeure stable ou se déplace au cours d’un processus de sélection. Si le “foyer de régression” est stable, une population qui a été soumise à sélection finira par revenir, après cessation du processus, à la moyenne qui était la sienne avant sélection. C’était là le modèle de Galton. La conception darwinienne de la sélection naturelle implique en revanche que le foyer de régression puisse “progresser”. Or, si la sympathie de Pearson allait manifestement vers cette dernière hypothèse, il n’en concédait pas moins que ses “théorèmes fondamentaux” ne pouvaient trancher entre les deux hypothèses ; ils ne pouvaient que les exprimer l’une et l’autre ; seule l’expérience et l’observation - concluait Pearson - étaient à même de déterminer si le foyer de régression était constant, ou s’il se déplace, et à quel rythme. ^[79]

On reconnaîtra que c’est là un bien mince résultat théorique. Les “théorèmes fondamentaux” de l’hérédité et de la sélection se révèlent en vérité pour ce qu’ils sont : une manière élégante de résumer les innombrables données des tableaux généalogiques et démographiques qui n’existent pas encore, et aussi une manière de ne prendre aucun risque théorique. Le “théorème fondamental” de Pearson, à la différence de ce que Fisher appellera du même nom en 1930 est le contraire d’un principe théorique. C’est un instrument de lecture de tableaux de données. L’instrument est passif. La plus ésotérique des mathématisations ne saurait dissimuler ce parti-pris épistémologique.

La faiblesse de la théorie pearsonienne de la sélection tient en réalité à la conception de l’hérédité sur laquelle elle s’appuie.

Dans les travaux des biométriciens anglais, l'hérédité n'est jamais autre chose qu'un coefficient de corrélation : "la vraie mesure de l'hérédité est la corrélation numérique entre des caractères ou organes tels qu'ils se présentent chez les parents et dans la progéniture." ^[80] L'un des inconvénients majeurs de toute théorie de l'hérédité fondée sur cette seule base est que les coefficients de corrélation entre parents et enfants sont éminemment variables selon les caractères considérés, et aussi selon les espèces.

Comme l'a noté avec ironie J.B.S. Haldane, ^[81] le théoricien de la sélection peut malgré tout utiliser cet outil statistique pour donner une réponse parfaitement définie à un certain genre de question. Comme par exemple celle-ci : à supposer que dans une population humaine donnée l'on empêche tous les parents dont la taille est inférieure à 1,60 m de se reproduire, quelle sera la taille moyenne des enfants ? La réponse à ce genre de question est très simple, car il suffit de considérer des tables de distribution connues, de rayer les parents de plus de 1,60 m, de voir les enfants qui restent, et de calculer leur taille moyenne. On pourra, si l'on veut, aller un peu plus vite en raisonnant à partir du coefficient de corrélation entre parents et enfants, qui ne fait que résumer des informations contenues dans les tables. Bien entendu, on peut imaginer poser la question de manière un peu plus raffinée, par exemple en disant que les parents seront "sélectionnés de manière normale autour d'une certaine moyenne". Mais dans le principe, la réponse sera de même nature, car encore une fois, la corrélation est empiriquement connue. Il n'en va plus de même si l'on veut embrasser le processus de sélection sur un plus grand nombre de générations. Dans un tel cas, la prédiction exige que la

corrélation de la progéniture avec des ancêtres plus éloignés que les parents soit connue. Sans quoi les équations de régression multiple du genre de celles que Pearson construisait en 1896 demeurent un formalisme vide.

Pearson s'est efforcé de donner une forme mathématique aussi respectable que possible à la loi. En pratique, il l'a compliquée de manière invraisemblable par tout un arsenal de coefficients et de constantes d'"hérédité".^[82] Mais la fuite en avant vers une mathématisation toujours plus absconse ne pouvait dissimuler le vice fondamental de la méthode. Faute d'une hypothèse sur la nature de l'hérédité, Pearson ne pouvait guère espérer donner à ses "coefficients d'hérédité" d'autre signification empirique que celle d'un résumé hétéroclite de toutes sortes de facteurs évolutifs. De là résultait un effort paradoxal pour tantôt dissocier l'effet de l'hérédité de celui de la sélection naturelle, de la sélection sexuelle, et de l'homogamie et tantôt exprimer "l'influence" de ces facteurs dans les "constantes d'hérédité".^[83]

On voit donc quelle était la limitation fondamentale du darwinisme des biométriciens. Elle était dans l'illusion qu'une théorie "purement statistique" de l'hérédité pouvait signifier quelque chose. Le point critique n'était pas dans le parti-pris d'utiliser les moyens de la statistique mathématique. En s'efforçant de définir des critères quantitatifs d'identification de la sélection naturelle, de la sélection sexuelle, du croisement assorti et de bien d'autres facteurs d'évolution, ils faisaient assurément œuvre utile. C'est en fait lorsqu'ils en venaient à l'hérédité que la méthode tournait à l'impasse. Réduite à n'être qu'un indice de ressemblance sans aucune

signification causale, l'hérédité était le point de mire et le point aveugle de la problématique biométricienne de l'évolution. Point de mire : - elle est le le modèle exemplaire d'une épistémologie récusant la causalité au profit de la corrélation. Point aveugle : - faute d'avoir une signification physique quelconque (un coefficient de corrélation est non-dimensionnel), l'hérédité prenait l'allure d'une grandeur opaque et capricieuse, suspecte de résumer ou d'envelopper divers facteurs qu'on ne savait pas dissocier dans l'analyse des données.

Aussi bien nous semble-t-il plausible d'affirmer qu'avec la biométrie anglaise, le darwinisme atteignait paradoxalement le point le plus critique de son histoire. Avec les biométriciens en effet, la sélection naturelle apparaissait sous le jour d'un "fait" ; mais dans le même temps, l'opacité causale du principe d'hérédité, réduit à n'être qu'un mode de regroupement des données, menaçait la théorie de la sélection de n'être plus une théorie du tout.

On peut en réalité voir dans la stratégie méthodique du darwinisme biométricien l'indice d'un désarroi conceptuel typique de la biologie de la fin du dix-neuvième siècle. À répéter que l'hérédité n'était représentable que par un coefficient de corrélation contingent, variable selon les organes, et selon les espèces, les biométriciens entretenaient l'idée que l'évolution est le principe fondamental du naturaliste, et que l'hérédité est une force d'intensité variable, sujette en tant que telle au principe d'évolution. Pearson le disait d'ailleurs lui-même de la manière la plus explicite en 1898 :

“J’imagine bien qu’une plus ou moins grande hérédité des qualités ancestrales puisse être un avantage ou un désavantage, et l’on doit s’attendre à ce que l’hérédité soit sujette au principe d’évolution.” ^[84]

Dans une telle représentation de l’hérédité, il est tout à fait raisonnable de penser que toutes sortes de facteurs (homogamie, environnement, et bien sûr la sélection naturelle) “influencent” l’hérédité, et se manifestent dans les coefficients qui la mesurent empiriquement. Deux ans plus tard, avec la redécouverte des lois de Mendel, c’est une tout autre vision de l’hérédité qui s’imposera : à l’hérédité-force se substituera l’hérédité-particule. L’idée s’imposera dès lors qu’il faut inverser l’ordre des priorités : le “principe d’évolution”, tout particulièrement dans sa forme darwinienne, tendra à devenir une dépendance de la science de l’hérédité.

3 - *Fitness*, en théorie et en pratique

Il est un dernier aspect de la réflexion biométricienne qui demande un commentaire spécial. Il a trait à ce que la théorie évolutionniste moderne appelle les “composantes” de la sélection naturelle. Il est aujourd’hui banal de dire que l’aptitude générale d’un organisme s’analyse en deux composantes, la viabilité et la fécondité. Toutes deux sont (en principe) mesurées par des paramètres démographiques, et leur produit définit ce qu’on appelle classiquement depuis R.A. Fisher (1930) la “fitness”. ^[85] Ce mot, dont l’une des significations les plus anciennes dans la langue anglaise est

celle d’“adaptation”, s’était imposé à la fin du dix-neuvième siècle comme abréviation de “fitness to survive” (aptitude à survivre), expression qui n’était elle-même qu’un renversement de la formule que Spencer avait proposé de substituer à celle de “sélection naturelle”, à savoir : “survival of the fittest” (survivance des plus aptes).

Or il n’était aucunement évident à la fin du dix-neuvième siècle d’inclure la fécondité ^[86] dans la “fitness”, donc dans la définition de la sélection naturelle. L’aptitude à survivre ne semblait pouvoir se reconnaître et de mesurer que par la longévité, elle-même prise comme indice d’adaptation de l’environnement. Il était en vérité commun de distinguer la “sélection naturelle”, en tant que processus n’agissant que par mortalité différentielle, de la “productivité” ou “fécondité” différentielle. Il y a donc quelque intérêt à comprendre comment s’est effectué le passage du concept de sélection naturelle comme strictement limité à la mortalité différentielle au concept moderne, qui associe très étroitement la sélection naturelle au bilan reproductif. Nous montrerons ici comment les biométriciens anglais, tout particulièrement Pearson, ont joué un rôle important dans l’élaboration du moderne concept de fitness, de manière totalement indépendante de la révolution mendélienne. La métamorphose de ce concept a emprunté des voies étranges, largement oubliées des biologistes d’aujourd’hui. La littérature de la fin du dix-neuvième siècle montre que les premières générations de darwiniens ont eu la plus grande peine à concevoir que la fécondité soit une composante de l’aptitude (ou “fitness”), et par conséquent un élément décisif dans la définition du processus même de sélection naturelle. L’incorporation de la

fécondité dans le concept de sélection se heurtait en réalité au dix-neuvième siècle à de puissants motifs ancrés dans l'idéologie sociale. Il est tout à fait remarquable que ce soit l'un des eugénistes les plus zélés (Pearson) qui se soit finalement résolu à incorporer l'élément de la fécondité dans la définition quantitative de la sélection naturelle.

Avant d'analyser le cheminement propre de Pearson sur cette question, il convient de rappeler quelle était la leçon de Darwin, moins simple en l'occurrence que ne l'ont cru ses premiers lecteurs. Les contemporains de Darwin ont surtout retenu des formules comme celle-ci :

"La sélection naturelle agit par la vie et par la mort, -par la préservation des individus présentant une variation favorable quelconque, et par la destruction de ceux qui présentent une différence défavorable dans leur structure." ^[87]

Ou encore celle-ci, qui remplace la précédente dans la cinquième édition de *L'origine des espèces* (1869) :

"La sélection naturelle agit (..) par la survie des plus aptes, et par la destruction des individus moins bien adaptés." ^[88]

De telles formules suggèrent que la sélection naturelle est un facteur de modification des espèces qui n'agit que par le biais de la mort, ou, ce qui revient au même par la longévité plus ou moins grande des individus. Toutefois, elles ne donnent qu'une vue du processus que Darwin avait en tête. Dans les passages où Darwin définit solennellement ses concepts cruciaux, il s'exprime de manière différente. Ainsi, lorsqu'il introduit le

concept de compétition ou “lutte pour l’existence”, il a soin de préciser qu’il y inclut “non seulement la vie de l’individu, *mais aussi* son aptitude à laisser une progéniture [success in leaving progeny]” (nous soulignons). ^[89] C’est une tournure exactement symétrique que l’on trouve dans la définition, au chapitre 4, de la sélection naturelle :

“Pouvons-nous douter (..) que des individus ayant un avantage quelconque, si léger soit-il, sur d’autres, aient une chance supérieure de survivre *et* de reproduire leur type. D’autre part, nous pouvons être sûrs que toute variation nuisible au plus petit degré serait impitoyablement détruite. Cette préservation des variations favorables et le rejet des variations nuisibles, je l’appelle sélection naturelle.” ^[90] (Nous soulignons)

Les textes capitaux sont donc très clairs : Darwin inclut la reproduction dans la définition de la compétition et de la sélection naturelle. Le *modus operandi* de la sélection naturelle est une probabilité de survie et de reproduction.

On pourrait objecter que ces précisions n’ont pas le sens que lui donnerait un évolutionniste contemporain. Darwin ne voudrait-il pas simplement dire que des individus ne propagent leur type que sous la condition (évidente) d’avoir “survécu” ? S’il en est ainsi, les textes que nous venons de rappeler n’indiqueraient aucunement une distinction entre la probabilité de survie (viabilité) et la probabilité de reproduction (fécondité), Darwin n’aurait pas sérieusement envisagé que viabilité et fécondité puissent être des forces ne coïncidant pas nécessairement dans le processus de sélection.

Cette objection est sérieuse. Il existe de fait peu de textes qui dans l'œuvre darwinienne pourraient suggérer que la dynamique de la sélection résulte de la superposition d'au moins deux forces distinctes. Nous connaissons cependant au moins un texte indiquant que Darwin a été au moins conscient du problème. Ce texte est une addition figurant dans la sixième édition de *L'origine des espèces* (1872) :

"Un critique a récemment soutenu, en faisant parade d'une certaine exactitude mathématique, que la longévité est un grand avantage pour toutes les espèces, de sorte que celui qui croit à la sélection naturelle *doit disposer son arbre généalogique* de façon à ce que tous les descendants aient une longévité plus grande que leurs ancêtres ! Notre critique ne saurait-il concevoir qu'une plante bisannuelle, ou une forme animale inférieure, pût pénétrer dans un climat froid et y périr chaque hiver, et cependant, en raison d'avantages acquis par la sélection naturelle, survivre d'année en année par ses graines ou ses œufs ? Mr. E. Ray Lankester a récemment discuté ce sujet, et il conclut, autant que la complexité excessive de la question lui permet d'en juger, que la longévité est généralement en rapport avec le degré qu'occupe chaque espèce dans l'échelle de l'organisation, et aussi avec la dépense qu'occasionnent la reproduction et l'activité générale. Or il est probable que ces conditions aient été en grande partie déterminées par la sélection naturelle." ^[91]

Ces lignes sont remarquables. Elles frappent par leur modernité. Darwin est conscient que le rapport entre fécondité et longévité est un problème difficile ; il le conçoit dans les

termes d'un investissement ; enfin, il pose clairement que la fécondité est tout aussi importante que la longévité individuelle dans la stratégie de "survie", et suggère une conception du rapport entre longévité et fécondité comme un équilibre soumis à variation, et exposé à l'action de la sélection naturelle.

Il y a par ailleurs une autre raison qui ne peut laisser aucun doute quant à l'importance de la distinction entre viabilité et fécondité différentielle dans la pensée darwinienne. Elle réside dans la notion de sélection sexuelle comme processus distinct de la "sélection naturelle". Dans le cas de la sélection sexuelle en effet, le changement n'est accompli que par des différences dans la performance reproductive de chaque individu. Ce processus est en fait l'illustration la plus claire de la non-coïncidence entre les deux composantes de la "sélection naturelle".

Comment se peut-il dans ces conditions que les premiers darwiniens aient pour la plupart compris autrement le concept de sélection naturelle, et considéré qu'elle n'accomplit de changements que par la mort, sans avoir égard à la fécondité ? - C'est dans une thématique anthropologique qu'il faut chercher réponse à cette question. L'affaire est très complexe. Envisagée dans toute sa généralité, elle relèverait davantage de l'histoire des mentalités que de l'histoire épistémologique des théories. Nous nous contenterons ici de quelques remarques sur la manière dont la thématique anthropologique de la fécondité a interféré avec la théorie de la sélection naturelle, immédiatement après la parution de *L'origine des espèces*. Ces remarques seront la meilleure introduction aux

spéculations propres de Pearson.

Il faut être conscient que l'évaluation précise de la fécondité est une entreprise extrêmement difficile pour un naturaliste. Les seules données exploitables sur la fécondité ont longtemps été celles de la démographie humaine. Or il est un "fait" qui hante l'esprit de tous les démographes du dix-neuvième siècle : les classes et les races "inférieures" tendent à être plus prolifiques. Les pauvres, note Galton, se marient plus tôt et, peu attentifs à prévoir l'avenir, répugnent à limiter le nombre de leurs enfants.^[92] Dans le même temps, les classes "supérieures", prudentes et soucieuses de donner la meilleure éducation à leur progéniture, restreignent leur fécondité. Quant aux génies, Galton note avec effroi qu'ils ont une tendance marquée à ne pas se marier et à ne pas laisser de descendants.^[93] D'où la crainte que les nations civilisées soient à terme submergées par leur prolétariat, et ainsi engagées dans une "évolution rétrograde". Si la population est principalement maintenue par le prolétariat, alors - déclare Galton - "un élément majeur de dégradation est inséparablement associé à ceux des éléments qui tendent à améliorer la race."^[94] De tels propos, si marqués soient-ils par l'idéologie du moment, ou justement parce qu'ils le sont avec la plus grande efficacité rhétorique, ne pouvaient qu'accréditer l'idée que les différences en fécondité n'avaient rien à voir avec la sélection naturelle, puisqu'elles pouvaient en vérité travailler contre elle. Il est d'ailleurs arrivé que certains auteurs aient renversé purement et simplement la signification du principe darwinien au nom de cet argument. On le voit par exemple dans ces propos tenus par Greg en 1868, et relevés par Darwin dans la *Descendance de l'homme*

(1871) :

“L'Irlandais, malpropre, sans ambition, insouciant, se multiplie comme le lapin ; l'Ecossais, frugal, prévoyant, plein de respect pour lui-même, ambitieux, moraliste rigide, spiritualiste, sagace et très intelligent, passe ses plus belles années dans la lutte et le célibat, se marie tard et ne laisse que peu de descendants. Etant donné un pays primitivement peuplé de mille Saxons et de mille Celtes, - au bout d'une douzaine de générations, les cinq sixièmes de la population seront Celtes, mais le dernier sixième, composé de Saxons -, possédera les cinq sixièmes des biens, du pouvoir et de l'intelligence. Dans l'éternelle lutte pour l'existence, c'est la race inférieure et la moins favorisée qui aura prévalu, - et cela, non en vertu de ses bonnes qualités, mais en vertu de ses défauts.” ^[95]

On trouve d'innombrables propos du même genre dans toute la littérature anthropologique de l'époque. Il était courant de dire dans certains cercles parisiens que la population française était en voie de devenir bretonne, tant les bretons étaient fertiles... :

“Monsieur Galton me dit qu'il a été informé dans des autorités médicales crédibles à Paris que la population française est en train de devenir bretonne, en raison du fait que cet élément de la population ne limite pas sa fertilité de manière comparable à celle des autres éléments.” ^[96]

Il est à partir de là assez facile de saisir la configuration conceptuelle qui conduisait à exclure la fécondité du principe de sélection naturelle. Les populations humaines, tout

particulièrement les “nations civilisées”, étaient - disait-on - soustraites à l'action de la sélection naturelle. Elles étaient dans cet état que Weismann appelait “panmixie”. En panmixie, la sélection naturelle est suspendue, tous les individus arrivent à l'âge de reproduction ; non contrôlée par une mortalité sélective, la fécondité indiscriminée de tous aboutit à la prolifération des inaptes, et donc à une “évolution régressive”.. Les comportements des classes sociales accentuent la tendance : Galton et tous les eugénistes considèrent comme une évidence que les classes “supérieures” limitent le nombre de leurs enfants pour mieux les élever et leur donner ainsi une chance supérieure de triompher dans la compétition sociale. Les classes populaires font exactement l'inverse, et une mécanique infernale se met ainsi en place qui conduit toutes les grandes civilisations à la décadence, par une dysharmonie croissante entre une compétition sociale toujours plus âpre, et une sélection naturelle toujours moins intense dans le cours de l'histoire humaine.

Tel est le schéma spéculatif sur lequel s'est appuyé l'eugénisme victorien. Le programme eugénique lui-même n'est rien d'autre qu'une entreprise de sélection artificielle destinée à entraver la marche rétrograde de la “civilisation” en agissant précisément sur ce que la sélection naturelle ne tient plus en échec chez l'homme : la fécondité. Il y parvient de deux manières possibles : soit en “accroissant la productivité des meilleures souches” (eugénique positive), soit en “réprimant la productivité des souches les pires (eugénique négative). Ces formules sont de Galton, dans une conférence de 1901 sur “l'amélioration possible de la race humaine”. ^[97]

On est là, de manière très cohérente, dans le langage même de l'éleveur. En élevage, la "sélection" ne consiste pas à tuer les animaux plus ou moins médiocres, mais à les empêcher de se reproduire, et à favoriser la reproduction de ceux qu'on juge les meilleurs. Il serait d'un coût prohibitif pour un éleveur de massacrer tous les jeunes animaux qui ne conviennent pas au type qu'il recherche. La sélection artificielle est typiquement une sélection par reproduction. C'est elle que les eugénistes ont proposé d'appliquer à l'homme, pour pallier les carences d'une sélection naturelle censée ne plus faire son œuvre. Lorsque l'entreprise ne tourne pas à la folie du génocide, c'est - dirons-nous - une idéologie de classe moyenne^[98] qui consiste à croire qu'on peut "améliorer l'espèce humaine" en stérilisant les fous et en donnant des allocations familiales et des primes diverses aux honnêtes gens, pour les inciter à se reproduire, à se laver et à envoyer leurs enfants à l'école.

Ce n'est pas là sans doute de la grande et pure épistémologie. Nous y voyons toutefois un moment crucial dans l'histoire du concept de sélection naturelle. Darwin avait construit un concept qui impliquait une collaboration subtile entre la mort et la reproduction. Les premières générations de darwiniens en ont retenu un modèle d'évolution par mortalité sélective, sans référence à la fécondité. Sans doute était-il théoriquement difficile de concevoir comment fécondité et mortalité s'articulaient dans le processus de sélection naturelle. Toutefois, il est probable que ce sont plutôt des motifs anthropologiques du genre de ceux que nous avons mentionnés qui ont au départ accompli la mise à l'écart de la fécondité (ou "productivité") dans le principe de sélection naturelle. Darwin ne s'y est d'ailleurs pas trompé. Lorsqu'il a

mentionné dans la *Descendance de l'homme* les réflexions de Galton et de quelques autres sur la “marche rétrograde” des nations civilisées prétendument minées par la fécondité des classes les plus déshéritées, il prit la peine d'aller aux sources démographiques, et de les réinterpréter dans un sens très différent. Ainsi constate-t-il au chapitre de *La descendance* que la mortalité des enfants dans les cinq premières années de la vie est dans les villes le double de ce qu'elle est dans les campagnes. Il note aussi que la mortalité des femmes mariées très jeunes est anormalement élevée. De tels faits, et quelques autres, le conduisent en définitive à dire que la fameuse marche rétrograde “rencontre des obstacles” : la plus grande fécondité des classes les plus pauvres peut après tout être interprétée comme une stratégie pour faire face à la mortalité infantile effroyable qui sévit dans les villes, chez les riches comme chez les pauvres, mais sans doute un peu plus chez les pauvres.^[99] Cette réponse ne témoigne pas seulement d'une vision du peuple assez différente de celle de son cousin Francis Galton, elle vaut comme un rappel ferme et discret de la manière dont il faut conduire un raisonnement sélectionniste.

Sans prendre en compte ces éléments de contexte idéologique, il n'est guère possible de comprendre les raisons pour lesquelles les premiers travaux quantitatifs sur la sélection naturelle, bien loin de concevoir la sélection naturelle en termes de “reproduction différentielle”, ont au contraire soigneusement dissocié les effets des différences en fécondité de ceux de la “sélection naturelle”. Nous avons déjà analysé le texte de 1877 dans lequel Galton a proposé la première expression connue du processus de sélection naturelle dans le formalisme de la statistique mathématique (cf *supra* Chap. 5,

sect. II, §2). ^[100] Qu'il nous soit permis d'y revenir, et d'attirer l'attention sur un aspect que nous avons laissé de côté. Dans ce texte remarquable, qui a servi de base aux études expérimentales et théoriques des premiers biométriciens (Weldon, Pearson), Galton présentait la sélection naturelle comme un processus modifiant la courbe de fréquence d'un caractère mesurable et héritable dans une population, du fait d'un "pourcentage de survie" variant en fonction du caractère. Il indiquait par ailleurs que l'effet de la fécondité différentielle (ou "productivité") était exprimable dans une fonction algébrique de forme rigoureusement identique à celle exprimant la sélection naturelle. ^[101] Cette similitude formelle résultait de ce que les deux processus pouvaient tous deux être mesurés par des "pourcentages de survie" :

"La sélection naturelle se mesure par le *pourcentage de survie* chez les individus nés avec les mêmes caractéristiques. La productivité se mesure par le nombre moyen des enfants issus de parents ayant les mêmes caractéristiques, mais on peut la considérer d'un point de vue physiologique comme le *pourcentage de survie* d'un grand nombre d'embryons possibles productives par ces parents." ^[102] (nous soulignons)

Il semblerait qu'on soit ici très proche d'une notion opératoire de la sélection naturelle comme intégrant les chances de mort et les chances de reproduction. Or c'est exactement le contraire qui se passe. Galton n'envisage pas un instant d'appeler "sélection naturelle" un processus qui prendrait en compte la fécondité. Si la symétrie de traitement formel lui importe, c'est parce qu'elle lui permet de comprendre

comment la fécondité peut contrecarrer l'action de la sélection naturelle. Dans un tel contexte, il est clair qu'il n'est pas possible de penser la "fitness" comme un index démographique global. De fait, cet usage du terme est absent de la littérature darwinienne ordinaire, et tout particulièrement biométrique, jusqu'à la fin des années 1890. Dans les célèbres travaux, déjà évoqués, où Weldon (1893-98) et l'américain Bumpus (1898) ont établi les premières preuves directes de faits de sélection naturelle, il n'est jamais question que de mortalité différentielle.

Ces précisions étaient nécessaires pour comprendre l'étrange réflexion que Pearson, prosélyte indéfectible du darwinisme orthodoxe en même temps que de l'eugénique galtonienne, a engagée dans la fin des années 1890 sur le rapport entre "sélection reproductive" et "sélection naturelle".

On ne peut guère douter que la réflexion de Pearson sur le rôle de la fécondité dans la dynamique évolutive ait été motivée par un puissant engagement eugéniste. Il n'est guère difficile de reconnaître cet engagement dans la plupart des textes théoriques qu'il a consacrés au problème, tout particulièrement dans la longue série des "Contributions à la théorie mathématique de l'évolution" (1894-1912). On ne saurait toutefois réduire une pensée aux motifs qui l'inspirent. C'est bien à Pearson, le plus eugéniste des biométriciens, qu'il revient d'avoir réconcilié le concept de sélection naturelle avec celui de fécondité, et proposé pour la première fois semble-t-il un usage du mot "fitness" proche de l'acception moderne du terme (comme index démographique global, incluant la longévité et la performance reproductive).

Pearson n'est pas venu d'emblée à cette notion intégrée de la sélection naturelle, dont il avait clairement conscience qu'elle correspondait aux vues originelles de Darwin, et qu'elle était difficilement compatible avec les conceptions eugénistes. Nous avons déjà noté comment il avait introduit dans son grand mémoire de 1896 le concept de “sélection reproductive”, comme facteur d'évolution distinct de la “sélection naturelle” et de la “sélection sexuelle”. ^[103]

Il faut bien comprendre ce qu'impliquait le concept de “sélection reproductive”. Il impliquait d'abord que le degré de fécondité fût un caractère héritable, au même titre que tout autre caractère. Dans la méthodologie qui était celle des biométriciens, la confirmation empirique de cette hypothèse exigeait de raisonner sur des généalogies d'individus prélevés dans des populations homogènes, et de calculer les corrélations entre enfants, parents et divers ancêtres pour la fécondité. Pearson s'y est essayé sur les rares types de données accessibles sur le sujet : des livres de généalogie portant sur la noblesse des campagnes anglaises, ^[104] et les registres de divers haras. ^[105]

Ce genre d'étude était absolument inédit, et s'est révélé extrêmement complexe, en raison d'un grand nombre de biais statistiques. Pearson trouvait des coefficients de corrélation parent-enfant passablement faibles, sensiblement inférieurs dans la plupart des cas à 0,1. Ceci ne l'empêchait pas de conclure, dans le plus développé des mémoires qu'il a consacré à la question :

“Les recherches de ce mémoire ont été quelque peu obscures et difficiles, mais le résultat général est hors de

doute. La fertilité et la fécondité, comme le montrent les enquêtes sur l'homme et sur les chevaux pur-sang, sont des caractères hérités." ^[106]

L'hypothèse de sélection reproductive exigeait par ailleurs que les variations en fécondité soient corrélées avec celles de tel ou tel caractère. Faute de cela, on ne pouvait en effet concevoir que des différences en fécondité aient quelque pouvoir modificateur que ce soit dans l'évolution des espèces. Les travaux empiriques de Pearson sur ce point sont demeurés très parcellaires. Du moins les a-t-il entrepris, constatant sur quelques populations de plantes que la fécondité n'était pas uniformément distribuée parmi les individus pour un caractère donné, et que la fécondité maximale correspondait en général à la valeur modale du caractère. ^[107]

Ces approches empiriques étaient exposées à beaucoup d'objections méthodologiques. Mais elles furent les premières du genre, et elles indiquent clairement la direction théorique dans laquelle Pearson s'aventurait. Il s'agissait d'appliquer à la fécondité différentielle un traitement comparable à celui que Weldon avait appliqué aux "taux de mortalité sélective". Ce qui signifiait : raisonner sur une population homogène, ^[108] et établir que les différences en fécondité étaient bien à même de maintenir ou modifier la distribution de fréquence d'une population pour un caractère donné.

Cela dit, dans le temps même où ils s'aventurait à tester l'hypothèse de "sélection reproductive", Pearson avait eu une conscience aiguë des implications théoriques fondamentales de ce concept pour le darwinisme. L'essentiel de la réflexion est concentré entre 1897 et 1900, date au-delà de laquelle le

statisticien s'est investi de manière prioritaire dans une querelle avec les premiers mendéliens. Le concept et le mot de "sélection reproductive" avaient été introduits dans le grand mémoire de 1896 sur "La régression, l'hérédité et la panmixie". Divers textes montrent que Galton avait manifesté les plus grandes réticences à l'encontre de l'expression de "sélection reproductive", à laquelle il aurait préféré celle de "sélection de prolifération" [proliférai selection], ou encore celle de "sélection génétique", probablement parce que l'expression de "sélection reproductive" lui semblait interférer avec ce qu'il appelait lui-même "sélection sexuelle" (Cf *supra* Chap. V). Par déférence pour Galton, Pearson a souvent utilisé l'expression de "sélection génétique", à côté de celle de "sélection reproductive", à laquelle il n'a pas renoncé. ^[109] Cette dernière expression lui semblait en fait parfaitement appropriée à ce qu'il avait en tête, c'est-à-dire un processus capable de modifier graduellement la distribution de fréquence d'un caractère dans une population, du fait d'une corrélation entre ce caractère et la "reproductivité", c'est-à-dire le nombre moyen d'enfants par individu présentant le caractère.

Quoi qu'il en soit, c'est en 1897, dans un livre intitulé *Les Chances de mort*, ^[110] que Pearson envisage les implications théoriques de la sélection reproductive. Il les introduit dans un vocabulaire dont la solennité indique qu'il avait conscience de toucher à un point fondamental de la théorie de la sélection. Ainsi déclare-t-il que si la fécondité est héritable, et si elle est corrélée à un caractère quelconque, on doit reconnaître là "une *vera causa* de l'évolution progressive". ^[111] L'expression de *vera causa*, la cause vraie et non fictive, est celle-là même que Darwin avait revendiquée dans sa recherche des facteurs

fondamentaux de la modification des espèces. En utilisant ce terme imprégné de l'idéal newtonien de la science, Pearson mettait la sélection reproductive sur le même pied que la sélection naturelle : la sélection reproductive devait être considérée comme un facteur majeur de la modification *naturelle* des espèces.

Cette assertion était fondée sur une considération statistique assez évidente : une population ne peut être stable si la valeur modale d'un caractère et celle de la fécondité associée ne coïncident pas ; ^[112] aussi la distribution du caractère doit-elle évoluer de telle manière que les individus les plus fertiles soient aussi les plus "typiques". Autrement dit, il y a un autre facteur de changement orienté que la "sélection naturelle" ou la "sélection sexuelle". Même en l'absence de celles-ci, il est possible de concevoir une évolution graduelle et non aléatoire. La "sélection reproductive", si elle existe, doit en fait être conçue comme l'une des plus puissantes et des plus rapides puissances de modification qui soient. Pearson ne manque pas de mentionner au passage qu'une sélection reproductive constituerait l'analogie exact, dans la nature, de la sélection artificielle humaine. ^[113] Pearson estimait que si les données empiriques confirmaient l'héritabilité de la fécondité et sa corrélation avec la distribution des caractères, l'hypothèse d'une sélection progressive par reproduction différentielle était absolument inévitable.

Toutefois, l'intention théorique de Pearson n'était pas d'introduire un nouveau facteur d'évolution, distinct de la sélection naturelle. Les textes postérieurs à 1897 montrent qu'il s'est en fait acheminé vers une révision du concept

communément reçu de sélection naturelle. En 1898, dans un long mémoire spécifiquement consacré à “La sélection reproductive ou génétique”, il en venait à soutenir que la fécondité était un caractère qui méritait un traitement tout à fait particulier du point de vue de la théorie de la sélection naturelle. Sans doute dans une perspective darwinienne était-il tout à fait raisonnable de penser que la performance reproductive était le produit d’une évolution par sélection naturelle, chaque espèce investissant dans la reproduction à proportion de son propre mode de vie. Mais - ajoutait Pearson - la fécondité n’était aucunement un caractère comme les autres :

“Le problème de savoir si la fécondité est ou non héritée est de la plus haute importance. Ce problème est d’une nature totalement différente de la question de l’hérédité des autres caractères. En effet, si un autre organe ou caractère est héritable, et pour autant que l’hérédité ne soit pas plus forte pour une valeur de l’organe ou du caractère que pour une autre valeur, ce fait est parfaitement compatible avec la stabilité organique de la communauté. Mais l’hérédité de la fécondité n’est pas compatible avec la stabilité d’une telle communauté, à moins qu’un taux de mortalité différentiel plus élevé pour les plus fertiles (..) ne tienne en échec la sélection reproductive. ^[114]

En d’autres termes, la fécondité ne peut être simplement pensée comme un caractère *affecté* par la sélection naturelle. Elle doit être pensée, sinon comme l’une de ses composantes (ce que ne dit pas Pearson en 1898), mais comme un facteur qui la perturbe dans son mécanisme intrinsèque. C’est

pourquoi deux ans plus tard, dans la seconde édition de *La grammaire de la science*, la pensée se durcit dans le sens d'une collaboration nécessaire de la mortalité et de la fécondité dans tout processus de sélection dans la nature :

"J'affirme que les changements progressifs dans les formes vivantes ne peuvent être considérés que comme le produit de l'action et de la réaction de la sélection naturelle et de la sélection reproductive." ^[115]

Arrivé à ce point, Pearson était en réalité au seuil d'un véritable remaniement du concept de sélection naturelle. Ce remaniement s'accomplit de deux manières.

Le remaniement se traduit d'abord par un glissement sémantique. Ce glissement est particulièrement clair dans le cas du mot "fitness", terme qui s'était peu à peu imposé à la fin du dix-neuvième siècle chez les darwiniens en conséquence du succès de l'expression spencérienne de "survie des plus aptes" [survival of the fittest]. Dans la vision traditionnelle, le plus "apte" était l'organisme le mieux adapté à l'environnement, l'"aptitude" connotant donc la vigueur, la santé, et l'ensemble des dispositifs qui permettent à un individu de "survivre" mieux ou moins bien que d'autres. Pearson a clairement posé que cette définition était insuffisante, et qu'il fallait aussi admettre que le "plus apte" est aussi "le plus fertile", ou plus exactement celui qui présente le meilleur compromis entre adaptation individuelle et prolificité. Ce qu'il a appelé "fécondité nette", c'est-à-dire la fécondité brute (le nombre effectif de la progéniture à la naissance) diminuée de tous ceux qui ne parviendront pas à l'âge adulte. ^[116] Dès lors les concepts de fécondité et d'aptitude devenaient

indistinguables : la véritable “aptitude” enveloppe la fécondité, et la véritable fécondité enveloppe l’espérance de survie de la progéniture :

“Nous ne devons pas voir la fécondité comme limitée aux seuls caractères reproductifs. Il faut considérer la fécondité nette comme étroitement liée à la santé, à l’aptitude [fitness], et à la vigueur du complexe total des organes et des caractères qui font un individu. (..) On peut supposer que la santé, la vigueur, et la fécondité, sont des fonctions de l’aptitude [fitness] d’un complexe d’organes, dans un organisme individuel, et dans un environnement donné.” ^[117]

Ce texte est à notre connaissance le premier dans lequel le concept de “fitness” (aptitude) ait été clairement posé comme nécessaire synthèse de la vigueur individuelle et de la fécondité. Une fois ce pas sémantique franchi, la voie était ouverte à un concept pleinement démographique de la sélection naturelle. ^[118] Pearson pour sa part en reste à la métamorphose verbale. On peut considérer que c’est avec lui que s’est accomplie la rupture symbolique avec la conception sacrificielle de la sélection (la sélection comme bilan des morts), au profit de la conception productiviste qui caractérise l’évolutionnisme darwinien du vingtième siècle (la sélection comme bilan reproductif) ; rupture qui, rappelons-le une nouvelle fois était aussi un retour à la lettre même des textes darwiniens.

Cependant le remaniement n’était pas de l’ordre de la convention terminologique. En incluant la fécondité dans le jeu de la sélection naturelle, Pearson introduisait l’idée que la

sélection naturelle ne devait pas être conçue comme une puissance omniprésente contrôlant sans partage et sans défaillance tous les caractères, mais plutôt comme l'effet résultant d'une force en équilibre toujours instable avec d'autres. Sans doute était-il raisonnable de penser que la sélection reproductive et la sélection par mortalité comme plus ou moins ajustées. C'est pourquoi Pearson a cherché des indices empiriques d'une corrélation statistique entre fécondité et longévité :

“La relation entre fécondité et durée de vie ne cesse pas avec la période de fécondité. Nous en arrivons au résultat important que les caractères déterminant la constitution la plus apte à survivre sont aussi ceux qui encouragent la plus grande fécondité.” ^[119]

Mais il a aussi indiqué que le rapport entre les deux sélections méritait d'être pensé comme une “balance” en perpétuelle oscillation. ^[120] Fécondité et mortalité sont en effet toutes deux des fonctions de l'environnement, et il est peu probable que les changements de celui-ci affectent l'une et l'autre de manière parfaitement coordonnée. ^[121] Les suggestions de Pearson demeurent en tout cas très allusives. Cependant, le principe était posé : la théorie de la sélection doit être pensée dans les termes d'une pluralité de forces qui interagissent.

Nous concluons cet intermède sur la “sélection reproductive” en indiquant sa relation à la pensée eugéniste de Pearson. Nous avons déjà souligné que celui-ci a constamment oscillé entre une volonté de réhabiliter, contre Galton, le darwinisme orthodoxe, et un prosélytisme eugéniste qui se réclamait aussi de Galton. Or les textes montrent que l'attitude de Pearson à

l'égard de la sélection reproductive est assez franchement différente selon que le contexte est plutôt "darwinien" ou plutôt "eugéniste". Dans *La grammaire de la science*, quelques pages après le passage les concept de "fitness" et de fécondité différentielle étaient littéralement fusionnés, la réflexion se prolonge en un commentaire politique dont la nature ne fait guère de doute :

"Je suis prêt à soutenir que les classes moyennes (..) produisent en valeur relative beaucoup plus d'individus capables que la classe ouvrière. (..) Dans une société saine, la fécondité maximale s'observerait dans cette classe, et les artisans seraient issus de la classe moyenne plutôt que l'inverse. Mais qu'observons-nous ? -Une diminution accrue du taux de naissance dans les classes moyennes, et un fort mouvement en faveur de la limitation de la fécondité et de la famille, mais ce mouvement ne touche que les intellectuels et l'aristocratie des travailleurs manuels ! (..) La pénurie d'aptitude est la pire des choses qui puisse advenir à un peuple en temps de crise. Une nation peut tranquillement dégénérer et s'effondrer, indépendamment de toute guerre extérieure, pour la simple raison qu'elle aura laissé jouer la sélection génétique [i.e. reproductive] et négligé de reproduire les meilleurs d'entre elle. Du point de vue du patriote, tout autant que celui de l'évolutionniste, la fécondité différentielle est fondamentale. (...) Nos instincts sociaux ont réduit à un minimum l'action de la sélection à l'intérieur de la communauté ; ils doivent maintenant nous aider à nous prémunir consciemment des pires effets de la sélection génétique [i.e. : reproductive], à savoir : la survie des plus féconds, alors que les plus féconds ne sont pas

socialement les plus aptes.” ^[122]

Ce texte se passe de commentaire. Il indique clairement dans quel contexte Pearson a puisé l’inspiration d’une tension entre la sélection par mortalité différentielle et la sélection “reproductive”. Si Pearson a contribué à renouveler le concept naturaliste de sélection, c’est donc en vertu d’un bénéfice équivoque de son idéologie eugéniste. On peut se demander comment Pearson pouvait concilier sa vision de la sélection naturelle comme facteur progressif d’évolution progressive associant viabilité et reproduction, et l’utilisation des mêmes concepts dans la perspective franchement décadentiste de sa propagande eugéniste. Il serait sans doute vain de vouloir à tout prix chercher une cohérence rationnelle dans les doctrines. Plus vraisemblablement, Pearson était conscient du caractère de plus en plus intenable des propos que les eugénistes tenaient sur la théorie de la sélection naturelle ; sans doute a-t-il estimé que, quitte à gérer quelques difficultés inédites, la cause eugéniste serait plus forte si elle ne se voyait pas objecter de reposer sur un malentendu “scientifique”.

* * *

Comme on le voit, l’épisode biométricien était complexe, et l’on comprend qu’il ait fasciné plus d’un historien des sciences. On peut incontestablement créditer les biométriciens anglais d’avoir défini les paramètres qu’il fallait mesurer pour établir la sélection naturelle comme un fait. On peut juger l’entreprise dérisoire. Toutefois la recherche du fait n’est jamais vaine dans les sciences : -qui reprocherait à Foucault d’avoir cherché une preuve directe de la rotation de la terre trois siècles après Copernic ? La grande faiblesse épistémologique des

biométriciens était en réalité dans l'intransigeance de leur épistémologie phénoménaliste. Si celle-ci les a portés dans leur enthousiasme à établir la factualité de la sélection naturelle, elle les a conduits aussi à croire que la théorie pouvait en être construite sans aucune hypothèse biologique, en particulier sans hypothèse sur l'hérédité. C'est pourquoi après avoir démontré, ou cru démontrer la réalité du principe darwinien, ils se sont engagés dans une controverse sans issue avec les premiers mendéliens. Quant aux sympathies eugénistes de plusieurs parmi les biométriciens, il faut en tenir compte, mais savoir ne point les exagérer. À vrai dire, une majorité de statisticiens et de biologistes de l'hérédité ont adhéré, à la fin du dix-neuvième et au début du vingtième siècles, à une idéologie de la dégénérescence et du contrôle social par l'eugénique. Les mendéliens n'ont guère été plus brillants sur ce terrain que les biométriciens anglais.^[123] Dans d'autres contextes, la même matrice idéologique a pris la forme de l'hygiène autoritaire, et n'était guère plus sympathique. Nous avons voulu pour notre part insister sur un effet théorique négligé de l'ambiance eugéniste sur la problématique de la sélection naturelle. À force de répéter que dans l'espèce humaine, la sélection naturelle est suspendue, et que les nations civilisées dégénèrent par prolifération des inaptes, les eugénistes ont fini par attirer l'attention des évolutionnistes sur l'idée que le concept naturaliste de la sélection devait inclure la fécondité différentielle. Le bénéfice était ambigu dans ses motifs, mais il était fondamental pour le darwinisme, et il ramenait au jour une leçon qu'on pouvait en vérité apercevoir dans la lettre des écrits fondateurs de Darwin.

Notes du chapitre VII

- [1] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1959), Chap. 13, § intitulé “Embryologie” (dans la sixième édition, Chap. 14). Sur cet aspect de la pensée de Darwin, voir notre étude sur “Le concept de récapitulation à l’épreuve de la théorie darwinienne de l’évolution” (1991).
- [2] ↑ Sur cet aspect important de la biographie de Weldon, voir W. B. PROVINE, *The Origins of Theoretical Population Genetics* (1971), p. 29.
- [3] ↑ K. PEARSON, “Walter Frank Raphael Weldon, 1860-1906”.
- [4] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 143.
- [5] ↑ K. PEARSON, “Walter Frank Raphael Weldon 1860-1906” (1906).
- [6] ↑ W.F.R. WELDON, “Remarks on Variation in Animals and Plants” (1895), p. 380.
- [7] ↑ F. GALTON, “Co-Relations and their Measurement, chiefly from Anthropological Data” (1888).
- [8] ↑ K. PEARSON, *The Chances of Death and Other Studies in Evolution* (1897), p. 63.
- [9] ↑ W.F.R. WELDON, “On Certain Correlated Variations in *Carcinus moenas*” (1893), p. 329.
- [10] ↑ Voir W.F.R. WELDON, “Report of the Committee...” (1895), p. 360.
- [11] ↑ Sur l’histoire détaillée de la dispute, on consultera P. FROGGATT & N.C. NEVIN, “The ‘Law of Ancestral Heredity’ and the Mendelian-Ancestrarian Controversy in England, 1889-1906” (1971), et W.B. PROVINE, *The Origins of Theoretical Population Genetics* (1971), Chap. 2 & 3.
- [12] ↑ W.F.R. WELDON, “The Variations occurring in certain Decapod *Crustacea* -1. *Crangon vulgaris*” (1890).
- [13] ↑ *Ibid.*, p. 446.
- [14] ↑ *Ibid.*, p. 451.
- [15] ↑ W.F.R. WELDON, “Certain Correlated Variations in *Crangon vulgaris*” (1892).
- [16] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 143 ; trad. fr., p. 156.
- [17] ↑ K. PEARSON a contesté l’interprétation numérique de Weldon, et, reprenant les données de celui-ci, estimé que les différences observées pour “r” étaient significatives (Voir “Heredity, Regression and Panmixia”, 1896, p. 267).

- [18] ↑ W.F.R. WELDON, loc. cit. n. 902, p. 11.
- [19] ↑ W.F.R. WELDON, “On Certain Correlated Variations in *Carcinus moenas*” (1893).
- [20] ↑ *Ibid.*, p. 324.
- [21] ↑ K. PEARSON, “Contributions to the Mathematical Theory of Evolution” (1894). Ce mémoire considérable est paru dans les *Philosophical Transactions* de la Société Royale. L’“abstract” en est paru dans les *Proceedings*, un an plus tôt, et en appendice de l’article de Weldon sur *Carcinus moenas*.
- [22] ↑ Voir sur ce point S. STIGLER, *The History of Statistics*, 1986, pp. 222-225 et 229-233
- [23] ↑ Le problème général des courbes de distribution asymétriques pour un matériau homogène est traité dans un texte ultérieur, avec application particulière à la mortalité infantile : K. PEARSON. “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution - II. Skew Variation in Homogeneous Material” (1895 et 1896). Voir aussi *The Chances of Death* (1897), Chap. I.
- [24] ↑ K. PEARSON, “Contributions to the Mathematical Theory of Evolution (Abstract)” (1893), p. 332.
- [25] ↑ W.F.R. WELDON, “On certain Correlated Variations in *Carcinus moenas*” (1893), p. 324.
- [26] ↑ K. PEARSON, “Contributions to the Mathematical Theory of Evolution -II. Skew Variation in Homogeneous Material” (1895).
- [27] ↑ L’épisode est rapporté par K. PEARSON dans “Walter Frank Raphael Weldon (1860-1906)” (1906).
- [28] ↑ W.F.R. WELDON, “Report of the Committee... Part I. An Attempt to Measure the Death-rate due to the Selective Destruction of *Carcinus moenas* with respect to a Particular Dimension” (1895).
- [29] ↑ K. PEARSON, “Walter Frank Raphaël Weldon (1860-1906)” (1906), p. 25.
- [30] ↑ W.F.R. WELDON, “Remarks on Variation in Animals and Plants. To accompany the first Report of the Committee for conducting Statistical Inquiries into the Measurable Characteristics of Plants and Animals” (1895), p. 380.
- [31] ↑ *Ibid.*
- [32] ↑ *Ibid.*, pp. 360-367.
- [33] ↑ *Ibid.*, p. 367.
- [34] ↑ F. GALTON, “Typical Laws of Heredity” (1877). Cf *supra*, Chap. V, section II, §

1.

[35] ↑ W.F.R. WELDON, “An Attempt...” (1895), p. 371.

[36] ↑ *Ibid.*, p. 379 : voir aussi “Remarks on Variation in Animals and Plants” (1895), p. 381.

[37] ↑ *Ibid.*, p. 379.

[38] ↑ A.R. WALLACE, *Darwinism : An Exposition of the Theory of Natural Selection with Some of its Applications*, 1889 ; “The Problem of Utility : Are Specific Characters always or generally Useful ?” (1896) Cette radicalisation “utilitariste” du darwinisme était déjà sensible depuis les années 1860, comme en témoigne cette déclaration de 1867 : “Peut-être aucun principe n’a-t-il jamais été aussi fertile en résultats que celui dont Monsieur Darwin nous a imprégnés avec tant de conviction, et qui est à vrai dire une déduction nécessaire de la théorie de la sélection naturelle. Ce principe est qu’aucun des faits déterminés de la nature organique, aucun organe spécial, aucun ornement caractéristique, aucune particularité de l’instinct et de l’habitude, aucune relation entre espèces ou groupes d’espèces, ne peut exister si elle n’est maintenant -ou n’a été dans le passé- utile aux individus ou aux races qui les ont possédés.” (“Mimicry and other Protective Resemblances among Animals”, 1867, pp. 2-3).

[39] ↑ W.F.R. WELDON, “Remarks on Variation in Animals and Plants” (1895), p. 381.

[40] ↑ W. BATESON, *Materials for the Study of Variation, treated with especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species* (1894).

[41] ↑ E. Ray LANKESTER, Lettre à *Nature* (1896), 54, p. 245 ; réponse de Weldon dans *Nature* (1896), p. 294.

[42] ↑ Pearson a vers la fin de la vie exprimé avec la plus grande franchise comment il était venu à cette idée, qui occupe une grande place dans *La grammaire de la science* (1892). Comme bien d’autres, c’est en lisant *Natural Inheritance* de Galton qu’il a rêvé de la statistique comme d’une méthode capable d’élargir le champ des objets mathématiques : “(...) Il existait une catégorie plus large que la causalité [causation], la corrélation, dont la causalité n’était que la limite, et ce concept nouveau de corrélation entraînait la psychologie, l’anthropologie, la médecine et la sociologie en grande partie dans le domaine du traitement mathématique. Ce fut Galton qui le premier me libéra du préjugé que les mathématiques fondamentales ne pouvaient être appliquées aux phénomènes naturels que sous la catégorie de causalité.” (K. PEARSON, in : *Speeches Delivered... in Honour of Professor Karl Pearson*, 23 Avril 1934). Sur ces lignes, on consultera avec fruit les commentaires de M. VEUILLE, “Corrélation, le concept pirate” (1987).

[43] ↑ W.F.R. WELDON, “Remarks on Variation in Animals and Plants”, 1895, p. 381.

[44] ↑ W.F.R. WELDON, “An Attempt...” (1895a), p. 371.

[45] ↑ H. C. BUMPUS, “The Elimination of the Unfit as illustrated by the Introduced Sparrow, *Passer domesticus*. (A Fourth Contribution to the Study of Variation)” (1898).

[46] ↑ *Ibid.*, p. 217.

[47] ↑ H. C. BUMPUS, “The Variations and Mutations of the Introduced Sparrow, *Passer domesticus*” (1896).

[48] ↑ H. C. BUMPUS, “The Elimination of the Unfit as illustrated by the Introduced Sparrow, *Passer domesticus*”, p. 214.

[49] ↑ *Ibid.*, pp. 218-219.

[50] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution -III. Regression, Heredity and Panmixia” (1896), p. 257.

[51] ↑ W.F.R. WELDON, “Report of the British Association for the Advancement of Science, section D, Zoology. Presidential Address” (1898).

[52] ↑ W.F.R. WELDON, “An Attempt...” (1895), p. 371.

[53] ↑ W.F.R. WELDON, “Report of the British Association...” (1898), p. 900.

[54] ↑ *Ibid.*, p. 901.

[55] ↑ W.F.R. WELDON, “A First Study of Natural Selection in *Clausilia laminata* (Montagu)” (1901).

[56] ↑ K. PEARSON, “Walter Frank Raphael Weldon 1860-1906” (1906).

[57] ↑ Voir W.F.R. WELDON, “On Certain Correlated Variations in *Carcinus moenas*” (1893), p. 329 ; “An Attempt...” (1895), p. 379 ; “Remarks...” (1895), p. 381 ; “Presidential Address...” (1898), p. 902.

[58] ↑ B.J. NORTON a bien rendu l'esprit global du projet pearsonien dans : Karl Pearson and the Galtonian Tradition : Studies in the Rise of Quantitative Social Biology (1978). Voir aussi D.A. MACKENZIE, *Statistics in Britain 1865-1930* (1981), Chap. 4 & 7.

[59] ↑ WELDON à GALTON, 27 Nov. 1892 : “Ou bien Naples est le point de rencontre de deux races distinctes de crabes, ou bien l'on a affaire à un ‘sport’ en cours d'établissement. Vous avez si souvent parlé de cette sorte de courbe comme devant nécessairement se produire que je suis heureux de vous adresser le premier cas que j'aie trouvé” (*Cit. in* P. FROGGATT & N.C. NEVIN, “The « Law of Ancestral Heredity »...”, 1971, p. 25).

[60] ↑ K. PEARSON, “Contributions to the Mathematical Theory of Evolution” (1894).

[61] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. -II. Skew Variation in Homogenous Material” (1895).

[62] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. -III. Regression, Heredity, and Panmixia” (1896), pp. 268-318 ; “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity” (1898).

[63] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. -III. Regression, Heredity, and Panmixia” (1896), pp. 308 et 314.

[64] ↑ *Ibid.*, p. 317.

[65] ↑ K. PEARSON, “Further Remarks on the Law of Ancestral Heredity” (1911), p. 243.

[66] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. XI- On the Influence of Natural Selection on the Variability and Correlations of Organs (Abstract)” (1902), p. 331. La théorie est en fait exposée dans : “Contributions to the Theory of Evolution. -IV. On the Influence of Random Selection on Variation and Correlation” (1898). Voir aussi : “On the Criterion that a given System of Deviations from the Probable in the Case of a Correlated System of Variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from Random Sampling” (1900).

[67] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. XI- On the Influence of Natural Selection on the Variability and Correlations of Organs (Abstract)” (1902),, p. 331.

[68] ↑ K. PEARSON, “Regression, Heredity and Panmixia” (1896), “Definitions”, pp. 254-261.

[69] ↑ F. GALTON, “Typical Laws of Heredity” (1877).

[70] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 6è éd. (1872), PECKHAM (1959), pp. 173-174, trad. fr., p. 94.

[71] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 3è éd. (1861), PECKHAM (1959), pp. 164-165.

[72] ↑ F. GALTON, “Co-relations and their Measurement, chiefly from Anthropological data” (1888).

[73] ↑ A. BRAVAIS, “Analyse mathématique sur les probabilités des erreurs de situation d’un point” (1846).

[74] ↑ Cette possibilité avait en fait déjà été explorée par F.Y. EDGEWORTH : “The Law of Error and Correlated Averages” (1892) et “A New Method of treating Correlated Averages” (1893).

[75] ↑ K. PEARSON, “Regression, Heredity and Panmixia” (1896), § 10a, “Fundamental Theorem in Selection”, pp. 298.

[76] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity”, 1898.

[77] ↑ Voir à cet égard cette remarque de Pearson dans “The Law of Ancestral Heredity” (1903), appendice I, p. 228 : “Je crois que mon mémoire de 1896 fut le premier dans lequel les équations de régression multiple ont été élaborées et appliquées au problème de l’hérédité. De telles équations constituent -semble-t-il- ce à quoi Mr. Yule se réfère lorsqu’il dit qu’on peut les appeler ‘loi de l’hérédité ancestrale.’”

[78] ↑ K. PEARSON, “Regression, Heredity and Panmixia” (1896), § 10d, pp. 306-318.

[79] ↑ *Ibid.*, p. 318. Il convient de bien distinguer ce raisonnement de celui, déjà évoqué, dans lequel Pearson réfutait l’idée de Galton selon laquelle l’hérédité ancestrale impliquait l’inefficacité de tout processus de sélection progressive graduelle. Dans sa critique de Galton en effet, Pearson raisonnait dans l’hypothèse où les coefficients de régression des enfants sur les générations appartiendraient à la série géométrique $1/2$, $1/4$, $1/8$, etc., ce qui était l’hypothèse de Galton. Dans cette hypothèse précise, l’hérédité ancestrale est impuissante contre la sélection. Cependant, la conception galtonienne de l’hérédité ancestrale n’était pas celle de Pearson, qui estimait, à juste titre, que les coefficients de régression multiple ne pouvaient être déduits *a priori*, et n’étaient probablement pas ordonnés dans une série géométrique dont la somme fût égale à l’unité.

[80] ↑ K. PEARSON, *The Chances of Death and Other Studies in Evolution* (1897), p. 65. Voir aussi : “Regression, Heredity and Panmixia” (1896), p. 259.

[81] ↑ J.B.S. HALDANE, *The Causes of Evolution* (1932), “Outline of the Mathematical Theory of Natural Selection”, p. 171.

[82] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity” (1898) ; “The Law of Ancestral Heredity” (1903) ; “Further Remarks on the Law of Ancestral Heredity” (1911).

[83] ↑ Cette ambiguïté apparaît bien dans un appendice à l’article de 1903 sur la loi d’hérédité ancestrale. A son collègue YULE qui lui reproche d’introduire *post hoc* la sélection sexuelle, la sélection naturelle, la sélection reproductive, l’effet des circonstances dans ses “constantes d’hérédité”, Pearson répond en disant que, depuis ses premiers travaux sur l’hérédité et la sélection, il n’a cessé de dissocier ces facteurs d’évolution, pour estimer précisément leur effet sur les “constantes d’hérédité” ! Autrement dit, si Yule a tort, c’est de ne pas voir que cette entreprise est délibérée, et non *post hoc*. (Cf. G.U. YULE, “Mendel’s Laws and their Probable Relations to Intra-Racial Heredity”, 1902).

[84] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity” (1898), p. 411.

[85] ↑ R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), Chap. 2. Nous

utiliserons souvent l'expression anglaise "fitness" dans la suite de ce travail. Non pas qu'il n'existe pas de traductions possibles en français. Il y en a de fait plusieurs, dont l'inconvénient est d'aggraver, dans tous les cas, les problèmes que le terme soulève en anglais. Aussi suivrons-nous l'usage, largement répandu dans la littérature évolutionniste, consistant à reprendre l'expression anglaise.

[86] ↑ Dans la littérature de langue anglaise, le terme utilité est celui de "fertility". Pour des raisons historiques complexes, au nombre desquelles il faut compter la priorité des français dans la définition des concepts fondamentaux de la démographie, et la priorité des anglais en matière de biométrie, le terme anglais "fertility" (qui désigne le taux de reproduction net) correspond au français "fécondité", tandis que "fecundity" correspond à "fertilité". C'est en accord avec cet usage que, dans cette étude, nous rendons systématiquement "fertility" par "fécondité", non sans faire quelque violence aux textes.

[87] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 194.

[88] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 5^e éd. (1869), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 362.

[89] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 62, trad. fr., p. 68.

[90] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), pp. 80-81, trad. fr., p. 86.

[91] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 6^e éd. (1872), éd. critique par M. PECKHAM (1959), pp. 227-228, trad. fr., pp. 228-229.

[92] ↑ F. GALTON, "Hereditary Talent and Character" (1865).

[93] ↑ F. GALTON, *Hereditary Genius* (1869), p. 330.

[94] ↑ F. GALTON, "On the Probability of the Extinction of Families" (1874), p. 138.

[95] ↑ M. GREG, *Fraser's Magazine*, Sept. 1868, cit. in C. DARWIN, *Descendance de l'homme* (1871), Chap. 5, trad. fr. (1981), p. 150.

[96] ↑ K. PEARSON, *The Chances of Death and Other Studies in Evolution* (1897), p. 83.

[97] ↑ F. GALTON, "The Possible Improvement of the Human Breed under the Existing Conditions of Law and Sentiment" (1901).

[98] ↑ Voir sur ce point D.A. MACKENZIE, *Statistics in Britain 1865-1930* (1981) ; et J. GAYON, "L'intelligence naturelle : mode de fabrication et mode d'emploi" (1988).

[99] ↑ C. DARWIN, *Descendance de l'homme* (1871), Chap. 5, trad. fr. (1981), pp. 150-151.

[100] ↑ F. Galton, "Typical Laws of Heredity", *Nature*, 15 (1877), pp. 492-495, & 512-533.

- [101] ↑ F. Galton, *loc. cit.* n. 16, p. 533.
- [102] ↑ *Ibid.*, p. 514.
- [103] ↑ K. PEARSON, “Regression, Heredity and Panmixia” (1896), pp. 257-259.
- [104] ↑ K. PEARSON, A. LEE & L. BRAMLEY-MOORE, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. -VI. Genetic (Reproductive) Selection” (1899), Part D : “On the Inheritance of Fertility in Mankind”.
- [105] ↑ *Ibid.*, Part. III : “On the Inheritance of Fecundity in Thoroughbred Racehorses”.
- [106] ↑ *Ibid.*, p. 314.
- [107] ↑ K. PEARSON, *The Grammar of Science*, 2^e éd. (1900), pp. 443-445.
- [108] ↑ “La reproduction sélective suppose que la courbe de fertilité et les surfaces de corrélation ne portent que sur un matériau homogène” (“Note on Reproductive Selection”, 1896, p. 301, note).
- [109] ↑ Sur cet aspect terminologique, voir Voir K. PEARSON, “Contributions to the Mathematical Theory of Evolution. Note on Reproductive Selection” (1896), p. 301, note ; K. PEARSON, A. LEE & L. BRAMLEY-MOORE, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. -VI. Genetic (Reproductive) Selection” (1899), p. 257, note.
- [110] ↑ K. PEARSON, *The Chances of Death and other Studies in Evolution* (1897).
- [111] ↑ K. PEARSON, *The Chances of Death and Other Studies in Evolution* (1897), p. 65. L’affirmation est réitérée dans “Contributions to the Mathematical Theory of Evolution. -VI. Genetic (Reproductive) Sélection” (1899), p. 258.
- [112] ↑ K. PEARSON, *Regression, Heredity and Panmixia* (1896), p. 259.
- [113] ↑ K. PEARSON, *ibid.*, p. 259. Voir aussi : *The Chances of Death and Other Studies in Evolution* (1897), p. 65.
- [114] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. -VI. Reproductive or Genetic Selection (Abstract)” (1898), p. 163.
- [115] ↑ K. PEARSON, *The Grammar of Science* (1900), p. 440.
- [116] ↑ K. PEARSON, *The Chances of Death and Other Studies in Evolution* (1897), pp. 91-95. Nous rappelons que nous nous conformons à l’usage français, qui veut que l’on utilise “fécondité”, où les démographes anglais utilisent “fertility” (Cf *supra* n. 85).
- [117] ↑ K. PEARSON, *The Grammar of Science* (1900), pp. 446 et 448.
- [118] ↑ Sur l’ensemble de cette histoire, voir J. GAYON, “Sélection naturelle ou

Survie des plus aptes. Éléments pour une histoire du concept de *fitness* dans la théorie évolutionniste” (1992).

[119] ↑ K. PEARSON, “Data for the Problem of Evolution in Man. -V. On the Correlation between Duration of Life and the Number of Offspring” (1900), p. 171.

[120] ↑ Pour l’utilisation de ce terme, voir *The Grammar of Science* (1900), p. 441.

[121] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. -VI. Genetic (Reproductive) Selection” (1899), pp. 314-315.

[122] ↑ n. 120, pp. 467-468. L’expression de “sélection génétique” est dans ce texte rigoureusement synonyme de “sélection reproductive”. Pearson utilisait parfois l’expression pour complaire à Galton, qui trouvait l’expression de “sélection reproductive” ambiguë. Voir K. Pearson, A. Lee, L. Bramley-Moore, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. VI. Genetic (Reproductive) Selection : Inheritance of Fertility in Man, and of Fecundity in Thoroughbred Racehorses”, *Phil. Trans. Roy. Soc., A*, 192, p. 257, note.

[123] ↑ Sur ce point, voir les remarques intéressantes de R. OLBY, “The Dimensions of Scientific Controversy : The Biometric-Mendelian Debate” (1988).

Chapitre VIII. La démonstration de la sélection naturelle (3)

La rencontre avec le mendélisme

S'il y a eu un événement capital dans l'histoire du darwinisme, c'est assurément sa rencontre avec le mendélisme. Au contact de la nouvelle science de l'hérédité, la théorie de la sélection a trouvé les fondements de son intelligibilité. À la stratégie de confirmation du principe darwinien par la conséquence ou par le fait, s'est substituée une réflexion sur les conditions objectives de possibilité du processus. En clarifiant le sens expérimental de concepts tels que la variation et l'hérédité, la génétique mendélienne a transformé ce qui n'était chez Darwin que prérequis du principe de sélection en un socle expérimental et théorique sur lequel il était possible de reconstruire le concept de sélection.

Le mariage ne s'est pas fait sans heurt. La science expérimentale de l'hérédité qui s'est mise en place autour de 1900 a d'abord semblé donner le coup de grâce au concept darwinien de sélection. Et si dans un second temps cette même science s'est révélée être complémentaire du darwinisme, c'est au prix d'une modification subtile mais décisive du principe de sélection.

Dans les analyses qui suivent, nous serons amenés à commenter certains des épisodes les plus célèbres de l'histoire

de la biologie du début de ce siècle, épisodes relatifs aux commencements de la génétique. Ils ne seront cependant évoqués que dans la mesure où ils ont interféré avec la théorie de la sélection. On ne trouvera pas ici à proprement parler une histoire méthodique des origines et des développements de la génétique mendélienne.

Lorsqu'on parle de "mendélisme" il convient de soigneusement distinguer les principes posés par Mendel en 1865, et le contexte théorique dans lequel ces principes ont été redécouverts et exploités en 1900 et au delà. Les premiers mendéliens se sont presque tous réclamés d'une école de pensée qu'il est classique d'appeler "mutationnisme", du nom que Hugo de Vries -l'un des artisans de la redécouverte des lois de Mendel- avait donné en 1901 à sa propre théorie de l'origine des espèces.^[1] Cette orientation évolutionniste, qui devait beaucoup à Galton, était cependant bien en place dès le début des années 1890. Les mutationnistes considéraient que seule la variation "discontinue" (Bateson, 1894) était la source du changement évolutif. Pour cette raison, ils se sont vigoureusement opposés aux darwiniens, avant même la redécouverte des lois de Mendel en 1900. Lorsque la nouvelle science de l'hérédité, bientôt appelée "génétique", vint à s'organiser autour de celles-ci, elle apparut dans un premier temps comme favorable aux thèses mutationnistes, en raison de la conception particulière de l'hérédité qu'elle enveloppait. Aussi est-il parfois difficile de distinguer ce qui relève du "mutationnisme" de ce qui revient au "mendélisme" dans les premières années du vingtième siècle. L'historien a cependant tout intérêt à dissocier les concepts de l'un et de l'autre, pour des raisons qui, nous le verrons, ne sont pas seulement

chronologiques. C'est pourquoi nous considérerons séparément les critiques mutationnistes du principe darwinien autour des années 1900, et les effets précoces du mendélisme sur la théorie de la sélection.

I - Les critiques mutationnistes de la sélection

Parmi les objections que Fleeming Jenkin avait adressées à Darwin, il en était au moins une à laquelle les biométriciens n'avaient pas apporté de réponse. Cette objection était celle de la limite de la variation disponible pour l'action de la sélection naturelle. Jenkin justifiait son objection en s'appuyant sur l'expérience des éleveurs :

“Nous sommes tous convaincus qu'un éleveur qui partirait d'un grand nombre de chevaux moyens pourrait obtenir par sélection, et en l'espace d'un très petit nombre de générations, des chevaux capables de courir beaucoup plus vite que l'un quelconque des animaux à partir desquels ils ont été sélectionnés. (...) Mais la différence en rapidité ne s'atténuerait-elle pas à chaque nouvelle génération de sélection ? (...) Le taux de variation dans une direction donnée n'est pas constant, et il n'est pas erratique ; il diminue constamment, et tend par conséquent vers une limite.” ^[2]

À cette objection, Darwin n'avait d'autre réponse que d'insister

sur l'ampleur des transformations accomplies par les éleveurs et les horticulteurs dans les espèces domestiquées. Mais il ne disposait d'aucune évidence expérimentale directe sur la disponibilité de variation nouvelle à l'issue d'un processus de sélection.

Quarante ans plus tard, l'objection de Jenkin valait toujours, mais cette fois contre les biométriciens, remarquablement discrets sur le problème de la limite de la variation disponible pour la sélection. Weldon n'en fait pas une condition de la démonstration empirique de la sélection naturelle, et n'y consacre aucun de ses travaux expérimentaux. Quant à Pearson, ses modèles mathématiques de sélection admettent sans justification que lorsqu'on sélectionne, la variabilité des enfants est suffisante à toute génération pour déplacer indéfiniment la moyenne de la population. Pearson ne dit certes pas qu'une telle dérive est physiologiquement possible, ce qui serait parfaitement absurde, mais sa description formelle de la sélection est construite comme s'il n'y avait aucune limite intrinsèque au pouvoir de la sélection.

La question de la limitation de la variation disponible n'en était pas moins cruciale pour l'hypothèse darwinienne. Or cette question se prêtait particulièrement bien à une approche expérimentale directe. C'est en elle en vérité qu'il faut reconnaître la source majeure des théories "mutationnistes". Les concepts fondamentaux du mutationnisme, tout particulièrement ceux de "mutation" et de "lignée pure", mais aussi certains des concepts centraux de la future "génétique" comme la distinction du "génotype" et du "phénotype", se sont construits dans l'ambiance d'une tentative de réfutation du

principe darwinien de sélection, la réfutation consistant dans son principe à établir que la nature de la variation est incompatible avec l'idée d'une sélection graduelle et indéfiniment efficace. Deux noms illustrent l'entreprise : Hugo De Vries (1848-1935) et Wilhelm Johannsen (1857-1927), tous deux botanistes, et tous deux acteurs de premier plan dans l'émergence de la génétique mendélienne. Nous nous appuierons sur eux pour circonscrire les critiques mutationnistes du darwinisme.

1 - La théorie mutationniste de l'origine des espèces (De Vries)

En 1889, l'année même où Galton publie *l'Hérédité naturelle*, Hugo De Vries publie un brillant essai sur la *Pangenèse intracellulaire*.^[3] L'ouvrage constitue sans aucun doute l'un des textes les plus vigoureux et imaginatifs sur l'hérédité dans la période prémendélienne. Comme l'indique le titre, il est dirigé contre l'hypothèse darwinienne de la pangenèse, mais la thèse soutenue sur la nature de l'hérédité conduit aussi De Vries à mettre en question le modèle darwinien de la sélection.

De Vries interprète la théorie darwinienne de la pangenèse comme consistant en deux thèses distinctes : (1) Dans chaque cellule germinale, les qualités héréditaires individuelles de l'organisme sont représentées par des particules matérielles définies. Ces particules sont capables de division, et sont transmises de cellule-mère à cellule-fille au cours de la division

des cellules germinales. (2) Tout au long du développement de l'organisme, les cellules du corps expulsent des particules comparables à celles présentes dans les cellules germinales. Ces particules sont transportées dans le corps, et capables de transmettre aux cellules germinales les qualités de l'organisme. De Vries appelle "hypothèse du transport" cette seconde proposition, qu'il refuse, tandis qu'il admet la première. À partir de là, il formule sa propre intention théorique :

"Dans les pages qui suivent, mon problème sera de reconstruire l'idée de la pangenèse indépendamment de l'hypothèse du transport (...) Je serai guidé par l'idée que la physiologie de l'hérédité -en particulier les données sur les faits de variation et d'atavisme- indique les phénomènes dont il faut chercher l'explication, tandis que l'examen microscopique de la division cellulaire et de la fécondation est à même de nous révéler le substrat morphologique de ces processus." ^[4]

Comme il récuse l'origine bourgeonnante assignée par Darwin aux particules héréditaires, De Vries s'interdit d'utiliser le terme darwinien de "gemmules", et propose de les désigner du nom de "pangènes". Les pangènes sont "les supports matériels spéciaux des divers caractères héréditaires". ^[5] Les pangènes appartiennent à un nombre limité de types distincts, et correspondent spécifiquement à des caractères déterminés de l'organisme. De Vries les conçoit comme des "facteurs séparés et plus ou moins indépendants" :

"Ces facteurs sont les unités que la science de l'hérédité se doit d'étudier. Tout comme la physique et la chimie sont

fondées sur la considération des molécules et des atomes, les sciences biologiques doivent pénétrer ces unités de manière à expliquer par leurs combinaisons les phénomènes du monde vivant.” ^[6]

Une fois défini le pangène, De Vries était en mesure de distinguer deux types radicalement différents de variabilité. La première sorte était la “variabilité fluctuante”, qu’il attribuait à une altération du rapport numérique entre les pangènes des divers types, ^[7] chaque type de pangène pouvant être représenté en un nombre plus ou moins grand d’exemplaires dans le noyau de chaque cellule. De Vries estimait que ce nombre dépendait des conditions particulières d’environnement auxquelles les organismes individuels sont exposés. ^[8] Il pensait que la variabilité fluctuante n’avait pas de signification fondamentale pour l’évolution. À la variation fluctuante, la *Pangenèse intracellulaire* opposait une variation affectant les pangènes dans leur constitution même, et se traduisant par l’apparition soudaine et aléatoire de pangènes d’un type nouveau. Cette seconde sorte de variabilité était la seule susceptible d’expliquer l’apparition de caractères authentiquement nouveaux, et aussi l’origine des variétés et des espèces. ^[9]

La distinction entre variation fluctuante du *nombre* et variation constitutive du *type* des pangènes est, de l’aveu même de De Vries, le point de départ de ce qu’il a appelé en 1901 “Théorie de la mutation”, en opposition déclarée à la représentation darwinienne classique de l’origine des espèces. Entre la *Pangenèse intracellulaire* et la *Théorie de la mutation*, le cheminement de De Vries s’est déployé selon deux axes. Le

mieux connu est celui de l'hybridation : en croisant des variétés et des espèces aussi dissemblables que possible, De Vries espérait mettre en évidence l'existence des pangènes qu'il avait postulés en 1889. Ce genre de travail devait le conduire à "redécouvrir" en 1900 les lois de ségrégation de Mendel. ^[10] Dans la terminologie qui était celle de la Pangenèse intracellulaire, cette découverte revenait à renoncer à la théorie des répliques multiples des pangènes, et à admettre que chaque type de pangène existait en deux exemplaires et deux seulement dans les cellules de chaque individu, mais sous deux formes alternatives. L'autre axe de recherche était directement lié à une critique du principe darwinien de sélection. C'est à cet axe particulier que nous nous intéresserons ici.

Dans le courant des années 1890, De Vries prit connaissance des travaux statistiques de Galton sur l'hérédité et s'enthousiasma particulièrement pour l'idée selon laquelle les courbes de distribution asymétriques sont l'indice de populations hétérogènes. Dans un travail publié en 1894 sous le titre "Les demi-courbes galtoniennes comme indice de variation discontinue" ^[11] il montrait sur un matériel végétal comment l'on pouvait par sélection séparer une population de courbe asymétrique et plus ou moins bimodale en deux populations normalement distribuées et de moyenne différente. Expérience de sélection artificielle qu'il interprétait en disant qu'un nouveau centre racial avait subitement surgi, qui définissait une population en discontinuité avec la population générale, et éventuellement capable de remplacer celle-ci. Dans son inspiration théorique, cette étude était assez proche de celle dans laquelle Weldon avait en 1893 démontré

le dimorphisme du crabe enragé dans la baie de Naples. Dans les deux études, on reconnaît sans peine le modèle galtonien de la sélection, comme remplacement d'une population homogène par une autre, toutefois l'approche de De Vries se distinguait par l'usage d'une méthode plus résolument expérimentale : au lieu de réaliser une dissection théorique de la courbe, De Vries montrait qu'il était effectivement possible de dissocier la population en deux races toutes deux homogènes, et discontinues l'une par rapport à l'autre. Ainsi était illustrée l'idée que la sélection, tant artificielle que naturelle, ne modifie pas une population, mais ne peut que dissocier des formes discontinues en concurrence les unes avec les autres.

Dans le même temps, De Vries entreprenait de montrer que la sélection était sans efficacité si elle agissait sur la "variabilité fluctuante", dont il admettait qu'elle était distribuée de manière gaussienne. Dans la *Théorie de la mutation*, l'auteur expose longuement sa démarche, dans un chapitre suggestivement intitulé "La sélection seule ne conduit pas à la formation de nouvelles espèces".^[12] Pour une bonne part, celle-ci consistait en une compilation des registres des sélectionneurs de céréales et de diverses plantes cultivées. De Vries reconnaissait que souvent, la sélection avait accompli des modifications quantitatives de grande ampleur dans les plantes, par exemple en doublant la teneur en sucre de la betterave sucrière. Mais il objectait que d'une part l'amélioration atteint vite une limite, et que d'autre part, elle ne se maintient qu'aussi longtemps que la sélection est exercée.^[13] Une fois la sélection suspendue, les plantes tendent à revenir à la moyenne de la population générale avant

sélection. Pour justifier de cette assertion, De Vries rapportait ses propres expériences de sélection sur le maïs (1886-1894). Dans le détail, ces expériences étaient passablement ambiguës et suscitèrent une polémique avec les biométriciens anglais, qui a été analysée avec beaucoup de soin par W.B. Provine. ^[14]

De l'ensemble de ses travaux sur l'hybridation, les monstruosités végétales et la sélection artificielle des plantes, De Vries tirait une conception générale de l'origine des espèces. Les espèces émergent à l'occasion de périodes de variations brusques et de grande ampleur, les "mutations". Ces périodes sont exceptionnelles, et la plupart des espèces sont en général "immuable" en un point donné du temps. À tout moment assurément elles présentent une variabilité distribuée de manière continue. Mais cette variabilité, que Darwin appelait "individuelle", est inessentielle, et ne peut servir de base à une quelconque modification des espèces : "Selon la Théorie de la mutation, la variation individuelle n'a rien à voir avec l'origine des espèces. Cette forme de variation (...), même si on la soumet à la sélection la plus rigide et la plus soutenue, ne peut pas conduire à dépasser les limites de l'espèce, et encore moins à former des caractères nouveaux et constants." ^[15] La thèse darwinienne de la transformation graduelle et indéfinie des espèces par la sélection était donc irrecevable. Cependant, De Vries ne rejetait pas en bloc le concept de sélection naturelle. La sélection naturelle agit après coup, en exterminant les formes qui ne sont pas adaptées. Elle a en cela un rôle régulateur fondamental. Mais ce n'est pas en elle qu'il faut chercher l'*origine* des espèces. La sélection naturelle ne transforme rien, elle ne fait jamais que sanctionner a posteriori des variations brusques et massives dans

l'apparition desquelles elle ne joue aucun rôle :

“La lutte pour l'existence, c'est-à-dire la compétition pour les moyens de subsistance, peut renvoyer à deux choses entièrement différentes. D'une part la lutte pour l'existence a lieu entre les individus d'une même et unique espèce, d'autre part entre les espèces elles-mêmes. La première est une lutte entre des fluctuations, la seconde entre des mutations. Dans le premier cas, ceux qui survivent sont les individus qui trouvent des conditions qui leur sont favorables, c'est-à-dire en règle générale, les individus les plus forts. (...) La sélection naturelle d'espèces élémentaires nouvellement exposées à la lutte pour l'existence est un processus entièrement différent. Ces espèces élémentaires surgissent soudainement et sans cause évidente ; elles croissent et se multiplient parce que leurs caractères sont héréditaires. Lorsque cette croissance conduit à une lutte pour l'existence, les plus faibles succombent et sont éliminés. (...) Pour que les espèces entrent en compétition les unes avec les autres, une condition essentielle est évidemment qu'elles existent déjà ; la lutte décide de celle qui survivra et de celle qui disparaîtra. (...) En un mot, du point de vue de la théorie de la mutation, il est clair que le rôle joué par la sélection naturelle dans l'origine des espèces est destructif, et non constructif.” ^[16]

Telle est la vision de l'évolution que De Vries appelait “théorie de la mutation”. Dans cette expression, le terme de “mutation” était en réalité ambigu. En un sens, la mutation était l'occurrence subite d'une nouvelle unité héréditaire ou “pangène”, et relevait à ce titre du vocabulaire de la

variation.^[17] Mais De Vries estimait que ce type de variation était assez rare et important dans ses effets qu'on devait aussi voir dans la "mutation" le processus même par lequel de nouvelles espèces se forment : "Je propose d'appeler Mutabilité la variabilité *formatrice d'espèce*".^[18] La "mutation" n'était donc pas seulement un concept dans la théorie de l'hérédité et de la variation, c'était le nom d'une théorie de l'évolution. Bien que De Vries ne récusât point la sélection naturelle, sa théorie était la plus anti-darwinienne qui soit, car elle impliquait que les espèces se forment *ex abrupto*, par "saltation",^[19] en une seule génération, dans des individus ayant d'emblée le statut d'"espèces élémentaires". Dans un tel schéma, la sélection naturelle ne pouvait avoir le moindre rôle dans la *formation* des espèces. Elle n'avait rien à voir avec leur *origine*, mais seulement avec leur survie.

La "théorie de la mutation" n'était pas totalement spéculative. De Vries s'appuyait en fait sur le comportement d'une plante qu'il avait longuement étudiée, *Œnothera lamarckiana*. L'histoire est bien connue des généticiens. Rappelons-la brièvement. En 1886, De Vries observe dans un champ abandonné un grand nombre d'onagres de l'espèce *Œnothera lamarckiana*. Il s'agit d'une espèce américaine très proche de notre herbe-aux-ânes (*Œnothera biennis*), et parfois cultivée dans les jardins européens. Parmi ces onagres, le botaniste remarque deux variétés insolites, différant du type sauvage par de nombreux caractères. Une fois transférées dans un jardin expérimental, les deux variétés devaient se révéler parfaitement stables. Mais surtout la culture systématique de la forme normale montrait que celle-ci engendrait spontanément les deux variétés et quelques autres (au total

sept) avec une grande fréquence. Les résultats quantitatifs étaient en vérité impressionnants. Sur 50 000 plantes cultivées en conditions artificielles, 800 se distinguaient par l'une des variations brusques, et donnaient de surcroît une descendance stable, sans réversion au type de l'espèce. C'est à ce phénomène précis que le botaniste décida de donner le nom de "mutation". La mutation était le surgissement brutal d'une authentique "espèce élémentaire". *Oenothera lamarckiana* demeura la seule espèce sur laquelle De Vries ait jamais pu documenter la "théorie de la mutation". En dépit de beaucoup d'efforts, il ne put jamais trouver une autre espèce présentant le même comportement. Ce n'était cependant pas dans son esprit une objection fondamentale. Dans la mesure où la "mutation" était le processus même par lequel se forment de nouvelles espèces, il était raisonnable de penser qu'il fût exceptionnel. Les espèces sont en règle générale stables, et entrent exceptionnellement dans des périodes de "mutabilité". Dans de telles périodes, les mutations sont extrêmement fréquentes et orientées dans des directions précises. Dans ce contexte théorique, il est clair que non seulement la sélection n'a pas de rôle constructeur, mais en outre que l'initiative et le rythme du changement reviennent à la mutation. C'est donc bien la pression de mutation qui est le facteur fondamental de l'évolution. ^[20] Cependant De Vries affirmait aussi avec force que les mutations se produisent dans toutes les directions possibles, et récusait toute "tendance à varier dans une direction définie". C'est pourquoi, en dépit de son opposition à l'hypothèse darwinienne de sélection graduelle, il rendait hommage à Darwin d'avoir montré que l'on pouvait rendre compte de l'évolution du monde vivant sans invoquer d'agent surnaturels :

“Selon [Darwin], la variabilité génératrice d'espèce existe sans référence aucune à l'aptitude des formes qu'elle engendre. Et, que la sélection se produise entre individus, comme Darwin et Wallace le pensaient, ou qu'elle décide de l'existence de l'espèce entière, comme je le pense, c'est la possibilité d'existence dans des conditions externes données qui détermine si une forme survivra ou non.” ^[21]

Autrement dit, la sélection, si elle n'a pas de rôle formateur, n'en a pas moins un rôle régulateur dans l'émergence des espèces. Elle n'est pour rien dans leur *origine*, mais elle est décisive pour leur *survie*.

Cette représentation de l'évolution s'est diffusée avec un succès foudroyant dans les premières années du siècle. La plupart des pionniers du mendélisme (Darbishire, Lock, Punnett, Goldschmidt, Johannsen, Cuénot, Castle, Morgan), ont au moins dans un premier temps adhéré à la vision “mutationniste” de l'évolution. Celle-ci avait pour elle, et à la différence de toutes les autres, que l'hérédité y semblait enfin susceptible d'avoir une approche expérimentale ; elle n'avait pas les résonances philosophiques passéistes et confuses du lamarckisme ou de l'orthogénèse ; enfin, elle ne niait pas l'existence de la sélection naturelle, mais elle récusait le rôle formatif que lui avait assigné Darwin. C'est le succès des thèses mutationnistes qui, au début du siècle, a fondé tant de proclamations de la “mort” du darwinisme.

2 - “Lignées pures” et sélection (Johannsen)

Les thèses de De Vries étaient passablement spéculatives, et sérieusement exposées à l'objection qu'elles reposaient pour l'essentiel sur l'observation d'une unique espèce. C'est en réalité dans les travaux expérimentaux des années 1900 sur les "lignées pures" qu'on trouve l'expression la plus achevée de la critique mutationniste du principe de sélection. C'est sur ce concept en vérité que les destins de la théorie de l'hérédité et de la théorie de la sélection en sont venus pendant un court laps de temps à être absolument indistinguables.

Il est à peine besoin de rappeler l'importance immense des "lignées pures" dans l'histoire de la génétique. On doit se garder cependant d'en situer le concept dans le seul cadre du mendélisme. L'étude dans laquelle Johannsen a introduit en 1903 la notion de "lignée pure" ^[22] doit être appréciée dans la complexité de son contexte. Sans doute, le botaniste danois a-t-il entrepris son travail (en 1901) dans le contexte de la redécouverte des lois de Mendel, et de la théorie de la mutation de De Vries. Sans doute aussi sa monographie fut-elle l'un des moments les plus marquants dans les débuts de la "génétique". Mais le travail de Johannsen n'était "mendélien" ni dans sa méthode ni dans son objectif. Les expériences réalisées ne s'appuyaient pas sur des croisements ; elles n'avaient pas de rapport direct avec les lois de l'hybridation ; elles portaient enfin sur la variabilité des caractères quantitatifs, c'est-à-dire sur le genre de variation qui intéressait les biométriciens.

L'objectif de Johannsen était en fait de réévaluer la question de la nature de la sélection, en tranchant par un test expérimental l'alternative entre les interprétations galtonienne et

darwinienne de celle-ci. Cette question en enveloppait en réalité trois. Il s'agissait : (1) de tester la validité de la loi de régression à la moyenne de Galton ; (2) de déterminer si les produits d'un processus de sélection sont stables (comme le pensait Darwin), ou s'ils doivent faire retour vers la moyenne de la population générale dans laquelle on a sélectionné (Galton) ; (3) de déterminer s'il y a une limite définie au-delà de laquelle la sélection ne peut aller. On reconnaît dans ces trois questions les trois objections que Jenkin avait adressée en 1867 à Darwin, objections que Galton avait développées dans une perspective statistique, et De Vries dans une perspective expérimentale. La monographie de Johannsen avait l'allure d'une expérience cruciale, susceptible de clarifier le champ conceptuel commun à l'hérédité et à la sélection. Ajoutons que la méthode de Johannsen était biométrique (elle consistait à mesurer et comparer la moyenne et la dispersion d'un paramètre quantitatif), mais que le texte de 1903 a été le point de départ de la distinction ultérieure, et capitale dans l'histoire de la génétique, entre "génotype" et "phénotype" (Johannsen, 1909). On comprend par conséquent que la monographie sur les "lignées pures" se soit inscrite dans un contexte théorique exceptionnel : enracinée dans la méthodologie statistique de Galton, mais portée par la révolution mendélienne, elle fut cruciale à la fois pour la théorie de la sélection et pour la théorie de l'hérédité.

Le mémoire de 1903 portait sur le haricot commun, *Phaseolus vulgaris*, très précisément la variété "haricot princesse", disponible en quantité sur le marché. L'intention première de Johannsen semble avoir été de tester la validité de la loi de Galton, pour lequel il avait une grande admiration (l'étude est

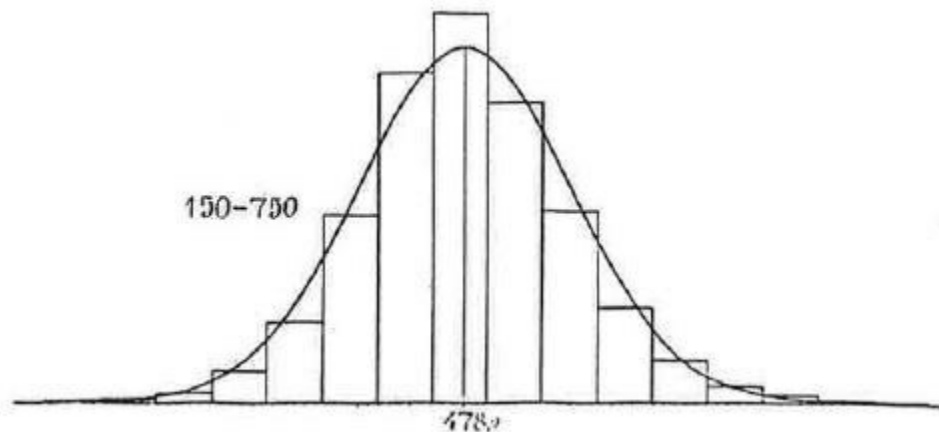
dédiée à Galton). On se souvient que Galton avait découvert la loi de régression (ou “réversion”) sur le pois-de-senteur, une autre papilionacée auto-fécondée. De la même manière que Galton, Johannsen a travaillé sur le poids des graines. Ayant acheté un échantillon de 16 000 graines récoltées en 1900, il montra d’abord que le poids de ces graines était distribué de manière normale. Puis il en retint un certain nombre qu’il rangea en classes de poids. Il les planta en 1901, récolta les produits et vérifia de manière très classique la loi de régression à la moyenne, en travaillant sur des échantillons traités en masse.

Mais outre cette vérification de la loi de Galton, Johannsen entreprenait de clarifier le concept de “lignées pures”. Par lignée pure, le botaniste entendait l’ensemble des descendants issus d’une unique graine autofécondée. On doit se garder d’interpréter le texte de 1903 dans le langage mendélien de “l’homozygotie” (Bateson & Saunders, 1902) ^[23], car le poids n’est précisément pas un caractère qui se comporte de manière mendélienne. À partir du stock de graines achetées (récolte 1900), dix-neuf lignées pures de haricots furent initiées en 1901, à partir de dix-neuf graines individuelles. L’expérience portant au total sur trois générations, Johannsen appelait graines “grand-parentales” ces graines-souches (récolte 1900). À partir de ces graines individuelles, il obtint à l’été 1901 une première génération qu’il rangea en classes de poids, au sein de chaque lignée pure. Ces graines “parentales” (récolte 1901) furent elles-mêmes plantées en 1902, donnant une génération de “graines-filles” (récolte 1902).

Considérée en masse, l’ensemble de la génération filiale se

distribuait selon une belle courbe gaussienne, d'apparence tout à fait conforme à ce que Quételet ou Galton auraient attendu d'une population "homogène" (Fig.25). Cependant, la procédure utilisée permettait d'examiner si l'homogénéité était réelle. Les résultats de l'expérience étaient en effet disposés en une série de vingt tableaux correspondant chacun à une "lignée pure" (désignées "A", "B", "C", ..., "T"). Nous reproduisons ci-dessous (en le traduisant), l'un de ces tableaux, où l'on voit qu'une graine "grand-parentale" récoltée en 1900 et pesant 950 mg, donne en 1901 des graines "parentales" de poids moyen de 520 mg, celles-ci donnant à leur tour en 1902 des "graines-filles" classées selon le poids des parents, (en toute rigueur, il faudrait dire *le* parent, car le mode de reproduction est uniparental).

Fig. 25



Variation du poids des 5494 graines de la récolte de 1902. (W. L. JOHANNSEN. 1903)

Fig. 26

Mean weight of grand-parent seeds (1900): 950			
Mean weight of parental seeds (1901): 520			
Weight classes of parental seeds (1901)	Descendants (1902)		
	Mean weight	Number of seeds	Standard deviation
350-400	572	86	85.1
450-500	535	118	89.7
500-550	570	77	105.4
550-600	565	72	98.4
600-650	566	48	65.7
650-700	555	74	98.4
All lines pooled	557.19	475	93.0

Variation des graines-filles dans l'une des lignées pures ("lignée B") de Johanssen (W.L. JOHANNSEN, 1903 ; notre traduction). La monographie de 1903 donnait dix-neuf tableaux similaires, correspondant à autant de "lignées pures". Les chiffres essentiels à comparer sont le poids moyen des graines parentales (520 mg) et le poids des graines-filles en fonction des classes de poids parentales. On voit clairement qu'il n'y a pas de corrélation entre le poids parents-enfants

La leçon d'un tel tableau est dépourvue d'équivoque. On voit que dans la génération filiale, le poids des graines fluctue autour d'une valeur qui est *leur* propre moyenne (ici : 557,19 mg), de manière indépendante des fluctuations des graines parentales. Il n'y a pas de corrélation entre les écarts des graines filiales à *leur* moyenne, et les écarts des graines

parentales à *leur* propre moyenne. Ceci suggère que les fluctuations à l'intérieur d'une lignée pure sont totalement aléatoires du point de vue de l'hérédité, et que les "lignées pures" sont homogènes dans leur constitution héréditaire ou "stirpe", pour reprendre l'expression de Galton (ce que fait Johannsen ^[24]). Si cette observation est fondée, les lignées pures ne sont pas seulement "pures" dans leur généalogie, mais aussi dans leur "type" héritable. Il faut dès lors renoncer à la conception du "type" qui était celle de Galton : le "type" ne se manifeste pas dans la moyenne de la population générale, qui est hétérogène, mais dans les "lignées pures" qui s'y juxtaposent

Johannsen interprétait l'ensemble de l'expérience dans la double perspective de la "régression" statistique de Galton, et de la question du pouvoir modificateur de la sélection. La superposition des deux grilles interprétatives apportait une clarification tout à fait inédite dans l'articulation des concepts d'hérédité et de sélection.

L'ensemble des données se prêtait d'abord à une interprétation dans le langage galtonien de la régression. Johannsen notait qu'aussi longtemps que l'on travaille en masse sur la population générale, la loi de régression vers la moyenne était vérifiée. Si par exemple on plante 25 graines très grandes et 25 graines très petites, les graines de la génération suivante sont en moyenne moins extrêmes que leurs parents, autrement dit, il y a régression partielle à la moyenne. Mais les choses n'apparaissent plus du tout de la même manière si l'on raisonne sur des lignées pures. Au sein de chaque lignée pure, il y a régression *totale* des graines

filiales vers le type de la lignée. Ou en d'autres termes, la corrélation entre parents et enfants est nulle à l'intérieur d'une lignée pure (ce qu'en jargon statisticien on peut aussi dire ainsi : le coefficient de régression des enfants sur les parents est nul). Les graines-filles "régressent" donc intégralement, et non partiellement, vers la moyenne de leur lignée, à une génération donnée. Dans une lignée pure, des parents de grande taille n'ont pas spécialement des enfants grands, ni les parents petits des enfants petits. Les fluctuations ne sont donc pas attribuables à la constitution héréditaire, mais à des différences dans l'environnement, comme par exemple la position de la graine dans la gousse, la position de la gousse sur la tige, la disposition des plants dans le champ, etc. Toutes ces petites différences d'environnement font que les graines de parents d'un poids donné ont une distribution approximativement normale, mais cette distribution est la même que celle de graines issues de parents de poids différent. Bref, dans une "lignée pure", les individus ne régressent qu'au type de *leur* lignée, et pas du tout à la moyenne de la population générale. ^[25]

Une telle conclusion avait une incidence immédiate sur la théorie de la sélection. Johannsen montrait en fait deux choses. D'une part la sélection peut être efficace, à l'échelle de la population générale : la descendance d'une graine donnée est stable, et ne fait pas retour à la moyenne de la population dont elle est tirée. Cette affirmation valait contre Galton. Mais d'autre part, la sélection est totalement inefficace à l'intérieur d'une "lignée pure". Au sein d'une lignée pure, il n'est pas possible d'obtenir un changement progressif : les classes parentales extrêmes ne peuvent reproduire en moyenne que le

type de la lignée, et non leur caractère propre. L'efficacité du processus de sélection est donc intrinsèquement liée aux possibilités de "purification" de la population, et il n'y a aucun sens à croire que le changement par sélection puisse se poursuivre indéfiniment :

"On comprend maintenant que l'action de la sélection ne puisse s'étendre au-delà de limites connues : elle doit cesser avec l'achèvement de la purification, ou, concrètement parlant, de l'isolement des lignées pures les plus divergentes." ^[26]

Cette déclaration vaut manifestement contre Darwin, ou au moins, contre l'interprétation biométricienne classique de Darwin (Pearson).

Nous avons dans la figure 27 résumé schématiquement la conclusion majeure du mémoire de 1903 sur les "lignées pures". Dans la partie supérieure de la figure (A), la courbe représente la distribution des graines dans l'échantillon initial. Les parties inférieures illustrent respectivement l'effet de la sélection *d'une* lignée pure (B), et *dans* une lignée pure (C et D). En C, la sélection des graines les plus grosses aboutit au même résultat que la sélection des graines les plus petites (D). Il faut s'imaginer le même schéma pour les dix-neuf lignées pures, et au sein de chaque lignée pure, pour chaque classe de poids dans les graines "parentales". L'élégance et l'efficacité de l'étude de Johannsen vient de ce qu'elle rassemble dans un même schème : (1) une représentation biométrique d'une population ; (2) une conception de l'hérédité (le mémoire préfigure la distinction entre phénotype et génotype) ; (3) une représentation claire de l'efficacité *et* de la limite de la

sélection.

Fig. 27

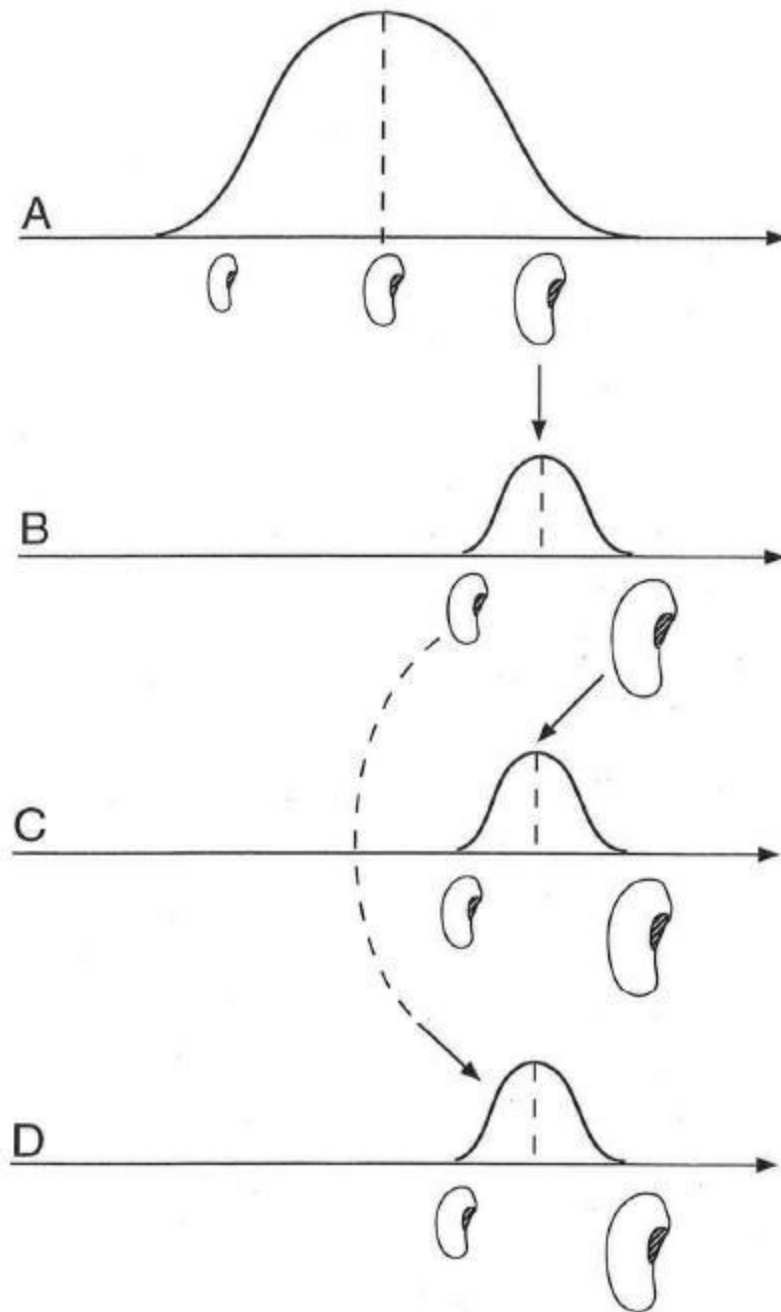


Illustration schématique de l'analyse des lignées pures de haricots (*Phaseolus vulgaris*) par JOHANNSEN (1903). Ce schéma n'est pas de Johannsen

Il convient maintenant d'évaluer les effets conceptuels fondamentaux de la théorie des "lignées pures". Comme nous l'avons déjà suggéré, cette théorie est caractéristique d'une

période dans laquelle beaucoup de biologistes ont cru qu’avec l’avènement de la génétique, la théorie causale de l’évolution trouvait *ipso facto* solution à tous ses problèmes. C’est sans doute chez Johannsen qu’on trouve la figure la plus explicite et la plus élaborée de cette croyance, dans la mesure où la théorie des “lignées pures” est à l’origine à la fois une théorie de l’hérédité et une théorie de la sélection. Il y avait une bonne part d’illusion dans cette démarche syncrétique. Toutefois la vigueur de la conceptualisation a suffisamment marqué la biologie du vingtième siècle pour qu’il vaille la peine d’en démêler les deux versants.

Considérons d’abord les implications des “lignées pures” pour la science que Bateson allait bientôt appeler “génétique”.^[27] Le mémoire de 1903 est sans doute possible le point de départ et la justification fondamentale de la distinction entre “phénotype” et “génotype”, proposée par le même Johannsen 1909.

L’origine lointaine de la distinction entre génotype et phénotype est à chercher dans la vieille opposition entre la “constitution” et l’apparence externe. Dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle, Galton puis Weismann avaient donné une interprétation anatomique de cette opposition. Galton distinguait la “stirpe” et la “personne”. La stirpe (du latin *stirpes* : racine) est l’ensemble des caractères “latents” transmis par les cellules germinales, tandis que les caractères “patents” sont ceux qui s’expriment dans les tissus différenciés de la personne visible, et “représentent” la stirpe, au sens où une assemblée élue représente un groupe.^[28] Weismann préférait parler de “germen” et de “soma”, le soma étant le

véhicule transitoire des qualités indépendantes et potentiellement immortelles du germen. ^[29] Dans sa *Pangenèse intracellulaire*, De Vries avait par ailleurs accrédité l'idée que les unités héréditaires (les “pangènes”) étaient intégralement présentes dans les noyaux de toutes les cellules de l'organisme. “Stirpe”, “germen”, “pangènes” : c'étaient là autant de façons d'isoler “l'hérédité” en lui assignant un lieu anatomique. Toutefois, cette manière de représenter l'hérédité avait une limite : la localisation de l'hérédité n'était en effet d'aucune utilité pour déterminer ce qui, dans les caractères observables, est héritable, et ce qui ne l'est pas. C'est pourquoi Galton et l'école biométrique avaient développé une théorie purement phénoménaliste de l'hérédité, fondée sur la comparaison des caractères mesurables entre individus apparentés. Dans ce contexte théorique, c'est l'analyse de régression et l'estimation de corrélations qui organise la représentation de l'hérédité. L'avantage de cette démarche était que, à défaut de connaître la nature physiologique de l'hérédité, l'on pouvait au moins spéculer sur “l'héritabilité” d'un caractère quelconque. La limite de cette approche statistique était à son tour qu'elle donnait à voir l'hérédité comme une force d'intensité variable, selon les caractères et selon les situations : la littérature biométrique des années 1890-1900 n'en finit pas d'aligner des chiffres de signification théorique obscure sur la force comparée de la “nature” et de la “nurture”. ^[30] À la fin du dix-neuvième siècle, la représentation de l'hérédité était donc partagée entre un concept anatomique qui identifiait l'hérédité par quelques oppositions anatomiques simples (germen/soma, noyau/cytoplasme), mais laissait échapper l’“héréditaire”, et un concept phénoménaliste, qui reposait sur la mesure de l'intensité héréditaire, mais laissait dans l'ombre la nature

physiologique de l'hérédité.

Le travail de Johanssen sur les lignées pures a totalement subverti cette configuration conceptuelle. Car d'une part sa méthodologie était biométrique : c'est en termes de courbes de distribution, de moyenne, d'écart-type que Johanssen analysait les "lignées pures". Mais d'autre part, l'étude aboutissait, non à une mesure de l'hérédité, mais à un schème de dualité. Ce schème lui-même n'était pas de nature anatomique, à la différence de l'opposition classique entre germe et soma. Johanssen opposait en effet le "type" de la lignée et les "fluctuations de la lignée", qui ne sont pas deux choses séparées, mais deux aspects d'une même réalité. Ce sont ces deux aspects que le biologiste a nommés six ans plus tard "génotype" et "phénotype", termes dans lesquels l'usage insistant du mot "type" doit être remarquée, et située. Essayons de comprendre comment l'analyse *non-mendélienne* des lignées pures a pu conduire à l'une des distinctions les plus essentielles du mendélisme.

Il convient à nouveau de partir du "type" tel que l'entendait Galton. Le type galtonien est la moyenne de la population générale ; c'est le "centre racial" vers lequel les individus tendent en moyenne à revenir. Johanssen transfère la notion de "type" de la population générale aux lignées pures qui la composent. Or dans les lignées pures, la "régression" au type n'est pas partielle, mais complète. Statistiquement, ce ci revient à dire que la corrélation parents-enfants *dans la lignée* est nulle. Autrement dit il y a dans la lignée pure une "fluctuation" qui n'a pas de signification héréditaire. Par ailleurs, d'une génération à l'autre, la moyenne en valeur

absolue dans une lignée n'est pas absolument constante, pour des raisons qui tiennent sans doute aux circonstances. Mais les différences entre les lignées sont maintenues. On arrive ainsi à une notion paradoxale du "type" : le type de la lignée pure a bien une manifestation biométrique, dans des distributions de fréquence. Mais celles-ci n'en épuisent pas la réalité, elles n'en sont que la manifestation phénoménale. C'est là très exactement l'origine de la notion de "phénotype", catégorie dont Johannsen a très explicitement marqué la signification descriptive et biométrique, dans le texte de 1909 où il a introduit le mot :

"Au sens de Quételet, le *type* est un phénomène qui peut être trompeur. Seule une étude approfondie peut décider s'il y a [dans une population] plusieurs types biologiquement différents (...). C'est pourquoi j'ai appelé *type apparent* [Erscheinungstypus] ou *phénotype* un type statistique, c'est-à-dire un type établi de manière purement descriptive. Les phénotypes sont des réalités mesurables ; ils sont simplement ce que l'on peut observer comme étant caractéristique, autrement dit, le centre autour duquel se regroupent les variants, dans des distributions de fréquence visant à exprimer la mesure *typique*. Une réserve impérative doit être faite sur le terme de phénotype : l'apparence n'autorise en elle-même aucune conclusion. Un phénotype donné peut être l'expression d'une unité biologique, mais ce n'est pas une nécessité. Les phénotypes identifiés dans la nature par des méthodes statistiques sont cependant dans la plupart des cas l'expression de telles unités." [\[31\]](#)

Le concept de “génotype” impliquait quant à lui un élément mendélien, celui-là même qui est absent de l’étude sur les lignées pures de 1903. Quelque temps après avoir publié cette étude, Johannsen entreprit d’en étendre les conclusions aux populations à reproduction croisée, dans un texte intitulé : “l’hybridation accroît-elle la variation fluctuante ?” ^[32] C’était une donnée bien connue des hybrideurs que, lorsqu’on croise deux variétés ou deux espèces, la première génération filiale (F_1) est homogène, tandis que la suivante est beaucoup plus variable que l’hybride et les souches parentales. Johannsen était donc exposé à l’objection que sa théorie des lignées pures n’avait aucune valeur pour des populations hybrides et panmictiques. Aussi dans sa nouvelle étude faisait-il observer qu’en croisant artificiellement ses lignées pures de haricot, il obtenait des hybrides de première génération dont le poids n’était pas davantage variable que celui des populations parentales. Dès lors, si l’on admettait qu’un caractère quantitatif comme la taille fût déterminé par un nombre inconnu mais défini de caractères mendéliens, il devenait possible de concevoir le “type” comme une combinaison mendélienne définie. À la première génération hybride, une et une seule nouvelle “combinaison typique” se manifeste. À la génération suivante, la ségrégation des facteurs indépendants produit toute une série de nouveaux “types” combinatoires.

À ce point du raisonnement, on peut se demander ce qui reste de la notion de “type”. Johannsen ne pouvait pas ignorer une remarque que Mendel avait faite dans son célèbre mémoire de 1865, et où il voyait l’une des plus importantes conséquences de sa “loi de développement des hybrides”. Mendel remarquait que dans une population hybride, le nombre de formes

possibles augmentait très vite avec le nombre de “traits différents”. Si n était le nombre de caractères ségrégeant, le nombre total de formes possibles était 3^n . Par exemple, pour sept caractères, on avait 2187 “formes” possibles. En conséquence, Mendel concluait que même dans une population petite, la probabilité était grande que les individus fussent tous différents, et que l’on devait s’attendre à voir surgir à chaque génération des formes absentes dans les précédentes. ^[33] Johannsen connaissait bien cette remarque de Mendel. S’il gardait néanmoins le langage du “type”, c’était pour exprimer l’idée que, quelque soit le nombre des “types” dans une population, l’opposition entre “variabilité fluctuante” et “différence de type”, gardait toute sa validité. C’est ainsi que s’est construite l’idée de “génotype” comme combinaison de gènes. Le nom n’apparaît cependant qu’en 1909 : “nous désignons la constitution par le mot génotype.” ^[34]

En résumé, la distinction du phénotype et du génotype apparaît à l’historien comme l’effet d’une synthèse entre la théorisation biométrique et la description mendélienne de l’hérédité. Le phénotype est bien un “type”, au sens des biométriciens : c’est une analyse statistique qui peut le révéler. Quant au génotype, c’est une hypothèse sur la structure de la constitution héréditaire. Seule une procédure d’hybridation peut le mettre en évidence. Les deux concepts sont certes complémentaires, mais il y a une différence capitale entre les deux. Un phénotype n’est véritablement défini qu’à l’échelle d’une population, aussi est-ce une entité statistique. En revanche un génotype est la structure factorielle d’un zygote ; plusieurs individus ou des populations entières peuvent avoir “même génotype”, mais le génotype n’est pas une entité

statistique. Il est sans doute inféré à partir de données et de méthodes statistiques, mais il n'est pas défini par des paramètres statistiques.

Nous comprenons donc mieux maintenant quelles étaient les implications de la “théorie des lignées pures” pour la nouvelle science de l'hérédité. Cette théorie n'était pas en 1903 mendélienne dans sa méthode. Mais en extrapolant audacieusement ses conclusions aux “populations mendéliennes” (autrement dit hybrides), Johannsen jetait les bases de la distinction du phénotype et du génotype, c'est-à-dire de la philosophie génétique. Tout discours sur l'hérédité était désormais exposé à se voir demander s'il appréhendait son objet par une voie purement descriptive et statistique, ou par celle d'une hypothèse causale sur la structure des déterminants héréditaires.

Les complications généticiennes des “lignées pures” étant précisées, nous en évaluerons maintenant les effets et les prolongements pour la pensée évolutionniste du début du vingtième siècle.

Dans le mémoire de 1903, Johannsen se rangeait clairement aux côtés de De Vries et des partisans de la “théorie de la mutation”. Les expériences sur les lignées pures illustraient en effet de la manière la plus convaincante l'idée que la sélection n'est pas une puissance de transformation, et qu'on ne devait la concevoir que comme un tri *a posteriori* de nouveautés qu'elles ne construit pas : “dans les cas que j'ai examinés, la sélection n'agit dans les populations que pour autant qu'elle choisisse des spécimens de types déjà existants.” ^[35] La sélection ne forme rien, elle ne peut qu'isoler. Elle ne crée pas,

elle ne transforme pas, elle n'est jamais qu'éliminatrice. Cet argument est caractéristique de tous ceux qu'on a appelés les "mutationnistes".

Nous en arrivons ici à un point souvent mal compris. En un sens, l'idée était déjà chez Darwin. Celui-ci a toujours dit que la sélection ne créait pas la variation, mais la présupposait. Comment donc les biologistes mutationnistes ont-ils pu croire qu'ils avaient sonné le glas du darwinisme ? Le point théorique important est ici celui de la nature de la variation exposée à la sélection. Darwin estimait que la sélection agissait sur une variabilité du plus ou du moins, qu'il qualifiait parfois lui-même comme "fluctuante".^[36] Comme l'expérience montre que ce genre de variabilité est toujours présente, dans toutes les espèces et pour la plupart des caractères, cette représentation de la sélection impliquait que bien qu'elle ne crée pas la variation, elle puisse en permanence agir sur les espèces, les transformer et les modeler. Or c'est très exactement cette notion centrale du darwinisme que les mutationnistes ont récusée, en faisant valoir que la "variabilité fluctuante", étant non héréditaire, était une source de variation totalement stérile pour la sélection. Il fallait dès lors se représenter la sélection comme une puissance strictement bornée dans les limites de la variation discontinue disponible.

On doit convenir que le darwinisme du vingtième siècle s'est reconstruit sur la base de cette critique. Ce n'est pas seulement dans les exposés vulgarisés du néo-darwinisme que celui-ci se présente comme une théorie de la "mutation-sélection". Tous les grands darwiniens de ce siècle, de R.A. Fisher à E. Mayr, ont répété à la suite de De Vries que l'évolution est un processus à

deux étapes, dans lequel le rythme de la sélection dépend en dernier recours du rythme des mutations. Toutefois, la doctrine n'a pas été d'emblée de la plus grande clarté, pour la raison simple que le concept de mutation s'est révélé être lui-même d'une grande difficulté expérimentale. Les critiques mutationnistes de la sélection avaient en fait leur talon d'Achille ; il était dans le concept même qu'elles faisaient valoir contre le darwinisme.

La théorie des lignées pures nous sera une dernière fois un repère précieux pour éclaircir ce point. Lorsqu'il concluait en 1903 que la sélection ne pouvait que trier et non transformer ses lignées pures de haricots, Johannsen se sentait fondé à affirmer que les "mutations" de De Vries étaient le seul moyen pour l'évolution d'aller au-delà de ces "limites" contre lesquelles la sélection des variations "fluctuantes" ne peut rien. Toutefois le concept de mutation n'avait guère alors de signification opératoire.

Or le schème mendélien, si favorable en apparence aux premiers mutationnistes, devait bientôt perturber de manière fatale leur scénario évolutionniste. Très vite en effet apparut le soupçon que les "mutations" pourraient bien n'être que des combinaisons rares des facteurs mendéliens. Pearson a formulé très explicitement cette objection dans un texte écrit l'année même où Johannsen a publié son mémoire sur les lignées pures. Supposons -dit-il- que les individus d'une population hybride diffèrent par dix caractères mendéliens. La probabilité d'avoir un individu "purement allogénique" (c'est-à-dire homozygote à tous les loci pour un allèle), est de $(1/4)^{10}$, autrement dit elle est inférieure à un sur un million : "On voit

par là que la rareté de certaines des constitutions, normales bien qu'exceptionnelles, peut aisément induire à les considérer comme des *mutations*, même si elles n'apparaissent dans une population qu'un grand nombre de générations après l'hybridation". ^[37] Dans un modèle mendélien en vérité, "il n'y a pas place pour l'apparition de *mutations*, bien que certaines variations de fréquence très petite soient extrêmement rares dans une population limitée". ^[38] Au mot de "mutation" près, cette observation ne fait que reprendre une réflexion de Mendel déjà évoquée. Pearson tire quant à lui la combinatoire mendélienne dans le sens des thèses biométriciennes : pour le statisticien qu'il était, il était évident que la "loi de développement des hybrides" était une loi binomiale, et que pour un grand nombre de caractères, cette loi de distribution pouvait être assimilée à une distribution continue. Pour peu que le nombre des combinaisons réalisées à une génération donnée soit limité par rapport au nombre des combinaisons possibles, on avait là une source quasi illimitée de variabilité, et tout à fait compatible avec le modèle darwinien de sélection graduelle.

Il semble que Johannsen n'ait pas perçu cette éventualité lorsqu'il proposa d'étendre aux populations hybrides les conclusions établies sur les lignées pures. Dans le texte de 1907 sur l'hybridation et la variabilité fluctuante, ^[39] il affirme en effet que la sélection ne peut jamais faire que *trier* des types de combinaison. Affirmant que toutes les combinaisons mendéliennes possibles étaient données dès la deuxième génération d'hybrides, il en inférait que la situation théorique était exactement la même que dans le cas des lignées pures, et que la sélection ne pouvait jamais aller au-delà des "types"

combinatoires, ce qui confirmait la mutation comme source nécessaire du changement progressif. Ce raisonnement reposait sur le postulat que toutes les combinaisons possibles étaient réalisées à la deuxième génération. Or, pour peu que le nombre de facteurs mendéliens soit grand, ou que la population soit d'effectif limité, ce postulat est erroné. On pouvait parfaitement concevoir que le nombre des combinaisons mendéliennes possibles soit tel que leur exploration exhaustive dans un temps fini (comme par exemple, celui de l'histoire de la terre) relève d'une vue de l'esprit. Dès lors, rien n'empêchait de penser que la combinatoire mendélienne ait pu à elle seule fournir toute la variabilité nécessaire à l'évolution des espèces depuis les origines de la vie. Cette perspective était totalement spéculative, mais elle ne l'était guère moins que le concept de "mutation" dans les années 1900.

On ne doit pas s'étonner dans ces conditions que certains mendéliens aient tiré le mendélisme vers des horizons radicalement opposés à ceux du mutationnisme. L'exemple le plus extrême est sans doute celui de J.P. Lotsy, qui proposait en 1916 que la diversité de la vie ait tout entière surgi de l'hybridation. Lotsy était un botaniste hollandais qui s'était illustré dans l'analyse mendélienne de cas difficiles d'hybridation. Dans un livre *L'évolution par hybridation*,^[40] Lotsy soutenait que non seulement les espèces, mais aussi les taxa de rang élevé, y compris classes et embranchements, devaient être conçus comme ayant leur origine dans des événements répétés d'hybridation. Outre la combinatoire mendélienne, le modèle exigeait que l'histoire de la vie se soit réalisée à partir de plusieurs formes primitives, et non d'une

seule. Dans la préface de l'ouvrage, le botaniste hollandais exprime avec humour cette implication de la théorie de l'évolution par hybridation :

"[l'auteur] est très peu impressionné par ce genre de critique qui juge *inconcevable, absurde*, etc., de croire que le croisement ait pu être la cause de l'origine des espèces nouvelles, surtout lorsqu'il vient d'auteurs qui croient fermement que l'origine des espèces devrait être attribuée à quelque sorte de variabilité. Il est peu impressionné, car il lui semble à lui *absurde* que ceux qui défendent l'origine des espèces à partir d'un ancêtre unique, puissent reprocher à un auteur soutenant que l'origine des espèces doit être conçue à partir de deux formes ancestrales, d'émettre ainsi une opinion *inconcevable*." ^[41]

Le modèle de Lotsy impliquait aussi que l'évolution ne soit pas à proprement parler une "progression", mais une "succession" de formes, épuisant peu à peu le champ immense, mais fini, des combinaisons possibles. ^[42] Comme l'a justement noté justement P.J. Bowler, ^[43] le plus étonnant n'est pas tant que ce genre de spéculation ait pu exister, mais que les critiques en aient été rares, en dépit de la notoriété de leur auteur.

On trouverait en vérité chez le plus actif et le plus déterminé des premiers mendéliens, William Bateson, une vision de l'évolution qui n'est pas si éloignée de celle de Lotsy. Bateson, on le sait, interprétait la dominance et la récessivité selon une théorie qu'on appelle classiquement "théorie de la présence-absence". Selon cette théorie, un gène récessif est en fait un gène qui a disparu. L'une des conséquences de cette interprétation était le refus de la notion de mutation comme

altération spécifique d'un gène : un gène demeure ou disparaît, il ne se transforme pas. De ce parti-pris théorique, Bateson tirait une représentation générale de l'évolution : l'évolution consiste en pertes successives et irréversibles de gènes. Comme il lui fallait bien expliquer l'apparition de *caractères* nouveaux, Bateson postulait l'existence de gènes inhibiteurs d'autres gènes : à chaque fois qu'un tel gène disparaissait, des gènes jusque-là latents se révélaient, et produisaient l'apparence d'une nouveauté dans l'évolution. Il fallait ainsi supposer que le plasma germinatif originel contenait toutes les dispositions nécessaires à l'évolution de la vie. ^[44]

Cette théorie évolutionniste, issue de l'un des grands noms de l'histoire précoce de la génétique, est au moins aussi déconcertante que celle de Lysy. Les deux théories datent du milieu des années 1910, c'est-à-dire quinze ans après la redécouverte des lois de Mendel. Elles sont toutes deux marquées par un parti-pris explicitement préformiste et dégénératif, et toutes deux formulées dans un langage mendélien. On ne doit sans doute pas en exagérer l'influence. Mais par leur existence même, elles indiquent que le mendélisme pouvait servir des interprétations de l'évolution en complète opposition avec les théories mutationnistes. Elles indiquent aussi que dans les deux premières décennies du vingtième siècle, le mutationnisme représentait une position théorique assez équivoque pour se retourner aisément en son contraire. Aussi bien représentait-il un adversaire théorique assez faible pour le darwinisme, en dépit de l'arrogance de ses premiers adeptes, et de la promptitude de ceux-ci à proclamer le déclin et la mort du darwinisme.

Le concept de “mutation” ne devait d’ailleurs pas tarder à être ébranlé dans la base expérimentale même que lui avait donnée De Vries. Dès la fin des années 1900, de nombreux généticiens suspectaient que les “mutations” d’*Oenothera lamarckiana* n’étaient peut-être que des hybrides permanents, cas dans lequel leur fréquence élevée s’expliquait aisément. Cette suspicion de Bateson, ^[45] devait être confirmée dans les années 1910 par les travaux de Davis, Renner et Muller, qui comptent parmi les plus beaux épisodes de l’histoire précoce de la génétique. Les “mutations” d’*Oenothera* se révélaient être dues pour l’essentiel à des recombinaisons relativement rares dans certains hétérozygotes, et produisant une forme stable en raison de la létalité des homozygotes. ^[46] Le concept de mutation ne pouvait qu’en être fortement ébranlé, au moins jusqu’à ce que les travaux de Muller lui donnent dans les années 1920 une signification expérimentale claire, en distinguant avec précision les événements d’altération génique (mutations *stricto sensu*) de ceux de recombinaison intra-chromosomique. ^[47]

On ne doit donc pas s’étonner qu’une fois clarifié dans sa signification empirique, le concept de “mutation” ait pu se laisser absorber facilement par la théorie de la sélection naturelle. C’est en réalité dans la rationalité spécifique du mendélisme qu’il convient d’identifier l’origine du profond renouvellement qui a affecté la théorie de la sélection à partir de 1900. Nous examinerons donc maintenant les effets conceptuels fondamentaux du modèle mendélien de l’hérédité sur le darwinisme.

II - Les effets du mendélisme sur la théorie de la sélection

Nous en venons au moment crucial. S'il y a eu un événement fondamental dans l'histoire du darwinisme, c'est sa rencontre avec le mendélisme. Dans la théorie mendélienne de l'hérédité, le principe de sélection a vite trouvé les fondements de son intelligibilité. C'est dans le cadre de la génétique mendélienne que les biologistes de l'évolution ont su donner un sens méthodologique clair à la sélection, représenter son mode d'action, et comprendre les raisons de son efficacité dans la nature et dans l'industrie humaine. La reconstruction du principe darwinien sur cette nouvelle base n'a pas été sans exercer quelque effet en retour sur le principe. Dans cette section, nous analysons le surgissement et les caractères de la nouvelle figure de la sélection.

Bien que notre travail ne porte pas spécifiquement sur l'histoire de la génétique, il serait impensable de ne pas évoquer Mendel. Nous commencerons donc par une mise au point sur la difficile question du rapport entre Mendel et le "mendélisme". Nous analyserons ensuite l'incidence de celui-ci sur la problématique de l'évolutionnisme darwinien.

1 - Préalable : que signifie *mendélisme* ?

Qu'est-ce que le "mendélisme" ? Cette question est délicate.

C'est en effet rétrospectivement que les premiers généticiens ont identifié dans Mendel l'origine de leur théorie physiologique de l'hérédité. Mais c'est aussi en relisant le mémoire de 1865 sur l'hybridation végétale que les pionniers de la génétique ont trouvé occasion, dans les années 1900-1903, de clarifier leurs prémisses théoriques. L'historien des phases précoces du mendélisme est en vérité confronté à un problème qui est à peu près l'inverse de celui rencontré par l'historien du darwinisme. Celui-ci n'a guère de peine à repérer le principe central : le principe de sélection naturelle a un nom, il a sans équivoque possible un auteur, et l'on sait parfaitement ce qu'il était censé expliquer. Si le principe de sélection fait difficulté, c'est dans sa signification opératoire et dans sa réalité empirique.

Dans le cas du mendélisme, c'est exactement le contraire : le schéma opératoire de Mendel était exemplairement clair, il était reproductible, et il avait d'emblée une portée phénoménologique. Mais on est en peine de lui donner un nom : Mendel parlait d'une "loi" qu'il appelait "loi de la formation et du développement des hybrides". ^[48] Dans cette loi de forme algébrique, l'élément conceptuel crucial ne va pas de soi : est-ce la disjonction de types gamétiques, est-ce l'hypothèse de "dominance", est-ce l'indépendance dans la ségrégation des caractères ? Ce n'est pas par hasard que la tradition didactique parle des "*lois* de Mendel", bien que Mendel n'ait jamais parlé que d'une loi. Les premiers mendéliens ont en fait hésité sur l'essentiel. Assez rapidement toutefois, ils se sont fixés sur ce qu'ils appellèrent la "loi de pureté des gamètes", où Bateson a vu en 1901 la "part essentielle de la découverte [de Mendel]", ^[49] et Castle la "loi de

l'hérédité de Mendel".^[50] Toutefois, si ladite loi existe bien chez Mendel d'un point de vue opératoire, il n'est aucunement évident qu'elle y ait eu la même signification conceptuelle, et qu'elle ait visé à expliquer la même chose. L'historien du mendélisme est donc confronté à un authentique problème d'anticipation. Il lui faut comprendre si, et en quel sens, les principes mendéliens ont été "redécouverts", comme l'ont soutenu tous ceux qui ont jeté les fondements de la génétique dans les années 1900.

Comme nous l'avons déjà souligné, c'est sur la proposition centrale du mendélisme que nous concentrerons notre attention, car c'est à partir d'elle qu'on peut comprendre le renouveau du darwinisme. Nous l'analyserons d'abord dans la forme qu'elle a prise chez les premiers mendéliens, autrement dit chez ceux qui ont érigé "la loi de Mendel" en thèse cruciale de la science de l'hérédité. Nous examinerons ensuite en quel sens cette proposition existait bien dans la pensée propre de Mendel.

Mendélisme et génétique mendélienne

L'histoire de la "redécouverte" des principes de Mendel est bien connue.^[51] En Mars 1900, Hugo de Vries adresse à la société allemande de botanique un manuscrit en langue germanique sur "la loi de ségrégation [Spaltungsgesetz] des hybrides".^[52] Le texte paraît le 25 Avril et se réfère clairement à Mendel. De Vries avait cependant fait paraître un résumé en

français dès le 26 Mars dans les *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*.^[53] Ce texte, intitulé “Sur la loi de disjonction des hybrides” ne faisait pas mention de Mendel. Le 22 Avril de la même année, le botaniste Cari Correns (1864-1933), ayant pris connaissance du résumé français de De Vries, rédige en toute hâte un résumé de ses propres travaux sur l’hybridation, insiste sur la similitude de ses résultats et de ceux de De Vries avec ceux de Mendel, et expédie son article à la Société allemande de botanique sous le titre : “la loi de Mendel relative au comportement de la descendance des hybrides de variétés”. Ce texte paraît en Mai 1900.^[54] Enfin, en Juin de la même année, un jeune assistant autrichien du nom d’Erich von Tschermak (1871-1962), propose, toujours à la même société allemande de botanique, un article sur “le croisement artificiel de *Pisum sativum*, où il expose des résultats comparables à ceux qu’avait établis Mendel sur le même matériel.^[55] L’article était un résumé d’une thèse soutenue en Janvier 1900. Il paraît en Juillet, Tschermak ayant pris la précaution de faire publier sa thèse dès Mai 1900.

Ainsi donc, la même année, et dans la même revue, trois botanistes ont “redécouvert” l’interprétation mendélienne de l’hybridation. On a beaucoup glosé sur l’indépendance des cheminements des trois chercheurs. Il est vraisemblable d’affirmer qu’ils avaient pris connaissance du mémoire de Mendel de manière indépendante. En revanche, la coïncidence des publications, ou plus exactement leur succession immédiate dans la même revue, n’est pas arbitraire. De même la référence appuyée à Mendel a toutes les apparences d’une stratégie efficace de la part de chacun pour relativiser la part d’innovation des deux autres. On doit noter que le terme de

“redécouverte” n’est pas dû aux historiens, mais à Correns lui-même, dans la note de 1900 où il expose comment non seulement il a découvert la même loi que De Vries, mais “la même exactement” que celle à laquelle était parvenu l’abbé Grégoire Mendel trente-cinq ans plus tôt. ^[56]

Nous nous limiterons à deux observations sur le contenu des trois textes dans lesquels Mendel a été “redécouvert”. La première est de nature nominale. Aucun des trois auteurs ne fait référence à l’hérédité dans son titre. Dans les trois cas, c’est bien de l’hybridation qu’il est question, comme chez Mendel. Le détail des textes montre que ni De Vries, ni Correns n’utilisent le mot “hérédité”. Tous deux parlent de “traits”, de “caractères”, de “facteurs”, de “predispositions” (Anlagen). Ces termes avaient en 1900 des rapports évidents avec le vocabulaire des “pangènes” de De Vries. Mais outre que ces termes étaient déjà employés par Mendel dans son mémoire sur l’hybridation on ne voit pas De Vries ni Correns suggérer qu’une théorie générale de l’hérédité pourrait s’édifier sur cette base. En ce qui concerne Tschermak, son texte utilise explicitement le vocabulaire de l’hérédité. Mais comme l’a très justement noté Robert Olby, la manière dont il s’exprime est typique des représentations pré-mendéliennes de l’hérédité, et l’effet de “redécouverte” est dans son cas très contestable. ^[57]

Il apparaît donc assez clairement que la “redécouverte” de Mendel en 1900 ne peut passer pour l’acte de fondation d’une nouvelle science de l’hérédité. Si on laisse de côté le cas de Tschermak, dont on admet qu’il est passé à côté de l’essentiel, ^[58] De Vries et Correns redécouvrent un schème d’explication des séries hybrides. Sans doute expriment-ils

tous deux que la loi mendélienne de ségrégation est d'une grande généralité, encore qu'ils s'opposent sur le degré de cette généralité : De Vries incline en 1900 à la considérer comme universelle, ^[59] tandis que Correns conteste énergiquement cette assertion. ^[60] Mais ni l'un ni l'autre ne voient au-delà du croisement des hybrides. L'évolution ultérieure des deux biologistes montre d'ailleurs qu'ils ne pensaient pas avoir identifié une loi générale de l'hérédité. Correns devait consacrer l'essentiel de son énergie à étudier des faits d'hérédité cytoplasmiques. Quant à De Vries, qui n'évoque pas une seule fois la loi de Mendel dans sa *Théorie de la Mutation* (1901-1903), il en vint à soutenir que cette loi qui s'appliquait si mal à ses Œnothères était en fait une exception aux règles générales du croisement. ^[61]

Notre seconde observation porte sur ce que De Vries et Correns ont “redécouvert”. Tous deux parlent de *la loi* de Mendel, en accord avec l'intention de celui-ci dans le mémoire de 1865. Mendel parlait de manière générale d'une “loi de la formation et du développement des hybrides”. De Vries l'appelle d'abord en français “loi de disjonction des hybrides”, puis opte pour le terme allemand de “Spaltungsgesetz”, qui signifie *scission* ou *division*, et que l'on retraduit en anglais et en français par “ségrégation”. Le postulat fondamental de cette loi est que les caractères qui différencient les formes hybridées peuvent s'analyser en termes de *paires* indépendantes. ^[62] Chaque paire est supposée constituée de caractères “antagonistes”, l'antagonisme signifiant que lorsque les deux caractères sont présents ensemble dans un organisme (en l'occurrence un hybride), ils ne peuvent pas coexister dans les gamètes, et par conséquent se séparent lors de la formation de ceux-ci.

Autrement dit, les cellules germinales issues des hybrides ne sont pas elles-mêmes hybrides. De Vries exprime en toute clarté cette hypothèse : “Les grains de pollen et les ovules ne sont pas des hybrides, *mais appartiennent exclusivement à l’un ou l’autre des types parentaux*”.^[63] La loi de ségrégation est exactement synonyme de ce que William Bateson a appelé un an plus tard la loi de “pureté des gamètes” :

“L’élément essentiel de la découverte [de Mendel] est que les cellules germinales (ou gamètes) produites par des organismes croisés, peuvent être de type parental pur pour un caractère donné, et sont donc incapables de transmettre le caractère opposé (...) L’élément essentiel est, en résumé, qu’il peut y avoir une discontinuité parfaite, ou presque parfaite entre les germes, eu égard à l’une des paires de caractères opposés.”^[64]

Cette proposition est sans nul doute la proposition centrale du “mendélisme”. Elle est bien connue. C’est elle qui fonde la combinatoire factorielle qui nous est aujourd’hui si familière. C’est elle en vérité qui donne le sentiment d’avoir affaire exactement à la même doctrine lorsqu’on lit Mendel lui-même, les textes de De Vries et Correns, et n’importe quel exposé didactique de ce que l’on a appelé plus tard la “génétique mendélienne”.

Il n’est toutefois pas satisfaisant de dire que la proposition centrale du “mendélisme” est aussi celle de la “science mendélienne de l’hérédité” (ou comme on a dit à partir de 1905, la “génétique”). Elle en est un ingrédient méthodologique, mais elle ne suffit pas à la définir. R. Olby a très clairement exprimé la proposition centrale de la théorie

mendélienne *de l'hérédité*, ou “génétique” (par contraste avec la pensée propre de Mendel) : *tous les caractères héréditaires des organismes sexués sont déterminés par un nombre fini d'unités présentes en deux exemplaires dans chaque individu, et susceptibles de prendre des formes alternatives* (les “allèles”). ^[65]

La supposition centrale de la *génétique* est donc que tout caractère héréditaire est déterminé par une ou plusieurs paires de facteurs non nécessairement identiques. On ne s'étonnera pas que nous ne donnions pas de référence précise. Il s'agit d'une proposition de nature heuristique, le pari en quelque sorte sur lequel s'est édifiée la science mendélienne de l'hérédité. On peut considérer que cette proposition fondamentale s'est mise en place dans les années 1901-1903. S'il n'est pas possible de l'identifier telle quelle dans les écrits de l'époque, il est possible de décrire avec précision la configuration méthodique et conceptuelle dont elle est l'horizon. Cette configuration se résume en deux formules : la génétique a été simultanément une généralisation et une interprétation du schème “mendélien” d'hybridation.

1.- Généralisation du mendélisme. Cette généralisation est celle d'un schème d'hybridation en un schème d'hérédité. On a souvent exprimé cette transition conceptuelle en disant que la génétique a étendu à l'hérédité intra-raciale ce que Mendel avait conçu pour l'hérédité inter-raciale. À mesure que se multipliaient les vérifications de la loi de ségrégation, les premiers mendéliens sont très vite arrivés à l'idée que les mêmes individus pouvaient être “hybrides” pour tel caractère, et “purs” pour tel autre, en sorte que la vieille terminologie de “l'hybride” et du “pur-sang” devenait désuète. Le glissement apparaît bien par exemple dans ces propos de Cuénot en 1902 :

“Le mot hybride et son opposé, le pur-sang, ont maintenant une signification très précise ; tout d’abord, ces deux termes n’ont qu’une valeur relative à un caractère donné ; dans la pratique, on spécifie toujours -ou on sous-entend qu’un individu est hybride ou pur-sang pour tel ou tel caractère ; ainsi le fils d’un Français blond et d’une Italienne brune est un hybride par rapport au caractère couleur des cheveux, mais il est pur-sang si l’on considère la race blanche, à laquelle appartiennent les deux parents.” ^[66]

La même année cependant, Bateson proposait un vocabulaire nouveau. Il suggérait d’appeler “allélomorphes” les caractères-unités susceptibles d’exister sous forme de paire antagoniste, et de parler d’“hétérozygotes” et d’“homozygotes” au lieu d’hybrides et de types purs. ^[67] Ces termes furent très vite adoptés, non pas pour leur ésotérisme (il en existait une foule d’autres), mais parce qu’ils exprimaient une rupture très claire avec la représentation raciale de l’hérédité. Hétérozygotes et homozygotes sont en effet des termes dont la connotation principale est cytologique, et non taxonomique. En outre, ils évoquent de manière très directe le schème mendélien dans ce qu’il avait de plus important : l’idée que des facteurs ou prédispositions (Anlagen) se disjoignent à l’état pur dans les gamètes, et se combinent dans l’œuf fertilisé.

2. - *Interprétation du schème mendélien.* En soi-même, le schème de ségrégation a une signification essentiellement formelle. En particulier, il n’implique pas que pour un caractère donné, il y ait en tout *individu* une paire d’éléments héréditaires (de quelque manière au demeurant que l’on conçoive ces éléments : germes, particules chimiques, ou

“prédispositions” de nature physiologique inconnue). Le schème de ségrégation, tel que De Vries et Correns l’avaient redécouvert en Mendel, implique simplement qu’un *croisement* soit décrit dans les termes d’une paire de caractères antagonistes. Si l’individu est hybride, il faut assurément que les deux caractères coexistent en lui comme deux éléments distincts, dont l’un sera en général “latent” ou “récessif”, et l’autre observable : “Dans l’hybride - écrit De Vries - les deux caractères antagonistes sont l’un à côté de l’autre comme des dispositions [Anlagen]”. ^[68] Mais nulle part, ni De Vries, ni Correns (ni jadis Mendel), ne disent que dans une forme pure, il faut concevoir la coexistence de deux *anlagen*, en l’occurrence identiques. Le zygote d’une forme parentale pure résulte sans doute de deux gamètes identiques pour le caractère considéré, mais rien ne suggère dans les textes qu’une fois le zygote formé, il y ait persistance de quelque chose comme deux particules. On doit se souvenir à cet égard que dans la *Pangenèse intracellulaire*, De Vries admettait qu’il pouvait y avoir un nombre très variable d’exemplaires du même pangène dans les cellules d’individus différents. Bref, la loi de ségrégation n’exige aucunement *a priori* que deux éléments (identiques ou distincts) se séparent dans les gamètes, et qu’ensuite deux éléments se joignent dans le zygote ; elle demande seulement que *si l’individu est hybride*, les “anlagen” se comportent de manière exclusive (donc en particulier ne fusionnent pas). Le symbolisme de Mendel et de tous les mendéliens dans les années 1900-1902 est d’ailleurs tout à fait cohérent avec cette interprétation. Une forme pure n’y est jamais représentée par “AA”, mais toujours par “A” ; alors qu’une forme hybride est, par nécessité, représentée par “Aa”. Le symbolisme ne fait au demeurant que refléter les

contraintes même de l'algorithme : À la suite de Mendel, De Vries, Correns, Cuénot, Bateson, ne spéculent au départ que sur les fréquences des formes "pures" et "hybrides", jamais sur celles des "éléments" ou "facteurs" (ce que nous appellerions aujourd'hui des "gènes").

Or ce qui distingue le plus sûrement la génétique mendélienne du mendélisme en général, c'est l'hypothèse qu'à tout caractère héréditaire correspond une structure paritaire en chaque individu. Il est difficile de dire exactement où et quand la thèse s'est dégagée. En un sens, les notions de réduction chromatique (Weismann), de continuité des lignées chromosomiques dans les cellules somatiques (Boveri), et de localisation des unités héréditaires dans les noyaux (De Vries), avaient préparé l'idée. Mais ce n'est qu'en 1902 que l'hypothèse d'une correspondance étroite entre la structure cytologique du noyau et la structure formelle des croisements mendéliens était énoncée par un étudiant américain de vingt-cinq ans, Walter Sutton (1877-1916). Le texte est célèbre, il est opportun de le rappeler :

"J'attire en conclusion l'attention sur une conjecture probable : l'association en paires des chromosomes paternel et maternel, et leur séparation ultérieure lors de la division réductionnelle (...) pourraient constituer la base physique de la loi mendélienne de l'hérédité." ^[69]

Une fois cette équivalence posée, il est clair que la théorie mendélienne de l'hérédité présente toutes les allures de ce que nous identifions aujourd'hui sous ce nom. La loi de ségrégation devient l'expression statistique d'un processus de division et de combinaison physique ; les allèles deviennent des parties de

chromosomes ; hétérozygotie *et* homozygotie deviennent les noms d'une parité structurale réelle ; enfin la distinction entre germe et soma se laisse interpréter en termes de dissociation entre une structure (le futur génotype) et sa manifestation variable (le phénotype). On comprend dans ces conditions pourquoi, au-delà de 1902, les mendéliens ont peu à peu modifié leurs conventions symboliques, en représentant les homozygotes par leur structure germinale (par exemple AA) et non plus seulement par leur apparence (A).

Ainsi la figure historique du "mendélisme" à l'orée du vingtième siècle nous apparaît-elle plus distinctement. Le mendélisme s'est d'abord présenté comme un schème formel de prédiction de la descendance des hybrides. Ce schème, que l'on appelait dans les années 1900 "loi de ségrégation", "loi de pureté des gamètes", ou "loi de Mendel", reposait, selon la formule élégante de W. Castle, sur l'idée que "la formation des gamètes est l'inverse de la fertilisation". ^[70] Si les gamètes qui s'unissent pour former un zygote sont différents, l'organisme issu du zygote formera à son tour des gamètes différents. La simplicité et l'élégance de l'hypothèse tiennent à ce qu'elle réduit au minimum les hypothèses sur la structure du plasma germinale. Elle n'exige pas en particulier que pour tout caractère, il y ait dans chaque individu deux déterminants. Elle demande simplement que les hybrides, et eux seuls, soient, d'une manière ou d'une autre, "doubles" dans leur plasma germinale. C'est cela que De Vries et Correns ont "redécouvert" en 1900, sans se faire trop d'illusion sur la généralité du schème. Les deux botanistes en ont alors limité l'application aux "vrais hybrides", ^[71] et aux cas dans lesquels il y a dominance complète de l'un des caractères. ^[72] Deux ans plus

tard, non seulement ces restrictions paraissaient désuètes, mais le schème mendélien était érigé en proposition centrale d'une théorie générale de l'hérédité.

Mendel inclassable : ni la génétique, ni Darwin

La catégorie de mendélisme étant clarifiée dans sa signification historique conventionnelle, il nous sera maintenant plus aisé d'évaluer quelques aspects cruciaux de Mendel pour notre enquête. On a souvent remarqué que les textes originels de Mendel allaient dans leur visée théorique bien au-delà de ceux des premiers mendéliens. Il nous a semblé opportun de revenir aux sources du mendélisme au moment d'en apprécier la rencontre avec le darwinisme. Nous nous limiterons à deux questions : (1) En quoi la découverte de Mendel consistait-elle ? (2) Quelle était son incidence explicite sur le problème de la transformation des espèces ?

1.- La loi de Mendel. La date et le titre du premier mémoire de Mendel méritent d'être notés. Les "Versuche über Pflanzen-Hybriden" (Expériences sur les hybrides végétaux) sont datées de 1865, l'année même de la publication du premier texte de Galton sur l'hérédité. Dans son mémoire, Mendel n'utilise pas ce terme (en allemand *Erblichkeit*, ou *Vererbung*). Toutefois Mendel fait une large place à des termes comme : réversion, disposition (*Anlage*), ^[73] constance du type, caractères, facteurs, éléments des cellules germinales et polliniques. Ce vocabulaire

est caractéristique de tous ceux, horticulteurs, éleveurs, médecins, cytologistes, qui s'intéressaient à l'époque à ce que l'on commençait à nommer "hérédité". La correspondance avec Nägeli montre par ailleurs que l'une des intentions majeures du mémoire de 1865 était de rompre avec le vocabulaire flou dans lequel les hybrideurs décrivaient le rapports entre les membres apparentés des lignées hybrides. Evoquant les expériences de Gärtner sur le pois, Mendel écrit par exemple :

"Des assertions comme : Certains individus manifestent une ressemblance plus grande avec le type maternel, d'autres avec le type paternel, ou encore la progéniture a fait retour au type de l'ancêtre maternel originel, etc., sont trop générales, trop vagues pour fonder un jugement solide." ^[74]

Cette déclaration montre que l'ambition de Mendel, si elle n'était pas de construire une théorie générale de "l'hérédité", n'en était pas moins d'en clarifier le concept dans le cas des faits d'hybridation.

Cela dit, il convient de caractériser avec précision la découverte de Mendel. La tradition didactique veut que Mendel ait formulé plusieurs lois. Le nombre et la désignation varient selon les exposés. On parle classiquement de trois lois : "loi de l'uniformité de la première génération", "loi de ségrégation" (ou de "pureté des gamètes), "loi d'indépendance dans la ségrégation des caractères" (ou "loi d'assortiment indépendant"), à quoi les auteurs du début du siècle ajoutaient (à tort) une "loi de dominance". ^[75] Toutes ces "lois" ont assurément un rapport étroit avec le contenu du mémoire de 1865 : les trois premières correspondent à des doctrines

explicites de Mendel ; en ce qui concerne la dominance, Mendel en introduit le terme (avec celui associé de “récessivité”), mais il ne formule en aucune manière une loi de dominance universelle. ^[76]

Cependant, la présentation didactique traditionnelle ne rend pas compte de l’ambition théorique de Mendel. Celui-ci n’avait pas en vue *des* lois, mais *une* loi. Très précisément : -une “loi de la formation et du développement des hybrides, applicable de manière générale”. ^[77]

Le terme important dans cette formulation est celui de “développement”. Mendel a élaboré une loi de développement en série, au sens mathématique qu’a cette expression. La loi est fondée sur des principes très simples d’analyse combinatoire. Considérée d’un point de vue strictement formel, elle consiste à dire que tout hybride pour un caractère donné engendre une progéniture distribuée selon des proportions définies. Si les formes parentales pures sont notées A et a, et l’hybride Aa, la progéniture de l’hybride sera distribuée selon les proportions $1A : 2Aa : 1a$. (Ces conventions symboliques sont celles de Mendel lui-même). La loi suppose que l’on raisonne sur une “paire de “traits distinctifs”, et permet, sous certaines hypothèses restrictives (en particulier la constance des traits distinctifs) ^[78], de déduire la “série” des distributions sur un nombre de générations aussi grand que l’on voudra. Comme Mendel raisonnait sur le système de reproduction le plus simple qui soit (auto-fécondation), la procédure itérative engendrant la série était très aisée à manipuler : à chaque génération les formes pures (A et a) se reproduisent selon leur type, et les hybrides qui restent éclatent en $1A : 2Aa : 1a$. La

figure 28 reproduit le “tableau des rapports numériques dans la progéniture”, que Mendel établit sur la base de cette conjecture. ^[79]

Fig. 28

Generation				Expressed in terms of ratios
	A	Aa	a	A : Aa : a
1	1	2	1	1 : 2 : 1
2	6	4	6	3 : 2 : 3
3	28	8	28	7 : 2 : 7
4	120	16	120	15 : 2 : 15
5	496	32	496	31 : 2 : 31
n				$2^n - 1 : 2 : 2^n - 1$

Tableau (adapté en français) dans lequel Mendel exprime la distribution des formes dans la descendance d'un hybride pour une paire de traits distinctifs
(*Versuche über Pflanzen-Hybriden*, 1865)

Mendel étend par ailleurs cette loi à plusieurs caractères, en admettant que ceux-ci sont indépendants. Il le fait explicitement pour trois caractères, et étend à n caractères, en se contentant d'indiquer le nombre de formes constantes dans la descendance de l'hybride :

“Si n est le nombre des différences caractéristiques dans les deux plantes parentales, alors le nombre de termes dans la série combinatoire est 3^n , le nombre d'individus qui appartiennent à la série est 4^n , et le nombre de combinaisons constantes est 2^n .” ^[80]

Tout au long du mémoire, Mendel utilise abondamment l'expression de “série combinatoire”, et présente sa “loi de développement [des hybrides] comme une “loi de combinaison des traits distinctifs”. ^[81] J. Jindra a attiré l'attention des

historiens sur la source probable à laquelle Mendel a puisé l'idée de disposer la progéniture des hybrides en une série algébrique. Mendel avait suivi à l'Institut Physique de Vienne les enseignements d'Ettinghausen. Ettinghausen était l'auteur d'un *Traité d'analyse combinatoire* (1826). Il semble que les séries mendéliennes soient une application directe d'un schème de développement en série présenté par Ettinghausen sous le nom de "variation". ^[82]

Quel est le statut épistémologique de la loi algébrique de développement des hybrides ? Sur ce point encore, le mémoire de 1865 est exemplairement explicite. Dans la première moitié du texte, ^[83] Mendel procède de manière phénoménologique. Il se contente de raisonner sur des traits, et montre que les résultats de ses expériences de croisements se laissent interpréter dans le langage formel de l'analyse combinatoire, moyennant une approximation raisonnable. À ce stade de l'étude, aucune hypothèse biologique n'est avancée ni sur la signification physique des "traits", ni sur le processus sous-jacent à la combinatoire formelle. Il n'est en particulier question ni d'"éléments", ni d'"Anlagen", ni de cellules reproductrices. La "loi de combinaison" est établie indépendamment de toute hypothèse physiologique, et elle n'est commentée dans un premier temps que dans le seul langage phénoménal du "trait" (Merkmal). L'insistance avec laquelle Mendel utilise ce dernier mot n'est certainement pas involontaire. Le terme allemand *merkmal* connote l'indice visible, le caractère apparent.

Dans une lettre à Nägeli du 18 Avril 1867, Mendel a très fermement rappelé la signification phénoménaliste de la partie

du mémoire dans laquelle il établit la loi algébrique de “développement” des hybrides. Nägeli lui avait en effet adressé l’observation suivante :

“Vous devriez considérer que les expressions numériques ne sont qu’empiriques, car on ne peut pas prouver qu’elles sont rationnelles.” ^[84]

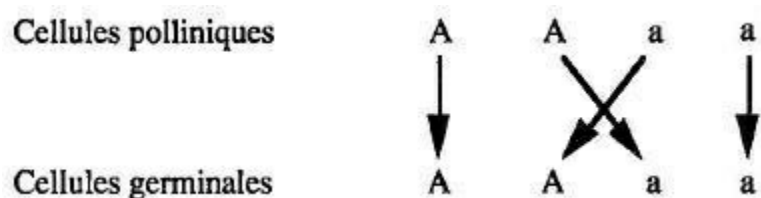
Or voici ce que répond Mendel (nous soulignons) :

“Mes expériences sur de simples traits mènent toutes au même résultat : à partir des graines des hybrides, on obtient des plantes dont la moitié présente de nouveau le trait hybride (Aa), et dont l’autre moitié reçoit les traits parentaux A et a en quantités égales. Ainsi, en moyenne, sur quatre plantes, deux ont le trait hybride Aa, une le trait parental A, et une autre le trait parental a. Par conséquent, $2 Aa + A + a$ ou $A + 2 Aa + a$ est *la série empirique simple* qui convient pour deux traits distinctifs. *C’est aussi de manière empirique* que l’on a montré que, dans le cas où deux ou trois [paires de] traits distinctifs sont combiné[e]s dans l’hybride, la série est une combinaison de deux ou trois séries simples. Jusque-là, je ne crois pas que l’on puisse m’accuser d’avoir quitté le royaume de l’expérimentation.” ^[85]

La partie empirique du mémoire est cependant suivie d’une partie typiquement explicative, que Mendel intitule “les cellules reproductrices des hybrides”. ^[86] L’explication consiste à interpréter les “combinaisons de traits”, comme résultant de l’“association” (ou “union”) de cellules reproductrices dont chacune porte de manière exclusive l’un ou l’autre “trait”. C’est

pourquoi il évoque la “constitution interne des formes individuelles”,^[87] de “facteurs identiques agissant ensemble dans la production de formes constantes”,^[88] de la “potentialité” (Anlage) des cellules reproductrices,^[89] et finalement d’“éléments antagonistes”.^[90] Mendel ne se contente pas de suggérer cette interprétation dans le vocabulaire de la théorie cellulaire. Il la “teste” par des croisements entre hybrides et formes parentales (ce qu’on appellerait aujourd’hui “backcross”).^[91] Et il élabore alors, et alors seulement un schématisme qui exhibe la correspondance entre la combinatoire des “traits” et l’union des gamètes lors de la fécondation. Ce schématisme mérite d’être rappelé dans sa littéralité. Dans l’extrait qui suit, tous les symboles utilisés sont rigoureusement conformes à ceux du texte originel. L’expression de “cellule germinale” doit être comprise au sens de “cellule-œuf” :

“En moyenne chaque forme pollinique A ou a s’unira de manière également fréquente avec chaque forme de cellule germinale A ou a ; par conséquent, dans la fécondation, l’une des deux cellules polliniques rencontrera une cellule germinale A, l’autre une cellule germinale a, et de la même manière, une cellule pollinique a s’associera avec une cellule germinale A, l’autre avec a.



Le résultat de la fécondation peut être visualisé en écrivant des associations de cellules germinales et polliniques sous formes

de fractions, les cellules polliniques au-dessus de la barre de fraction, et les cellules germinales en dessous. Dans le cas présentement discuté, on obtient :

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a}$$

(...) Ainsi se trouve expliqué le phénomène frappant consistant en ce que les hybrides sont capables de produire, outre les deux types parentaux, une progéniture qui leur est semblable :

$$\frac{A}{a} + \frac{a}{A}$$

constituent la même association Aa, puisque comme on l'a indiqué plus haut, il revient au même que dans la fécondation chacun des deux traits appartienne à la cellule pollinique ou à la cellule germinale. Par conséquent :

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2Aa + a."$$

Il nous a semblé opportun de rappeler cet extrait, ^[92] car il montre à quel point le schématisme de Mendel était proche de celui qui s'est imposé dans la génétique. On comprend en vérité que des générations entières de biologistes et d'historiens aient cru que la doctrine fondamentale de la génétique classique (à savoir l'idée que tout caractère est dans un individu déterminé par deux éléments héréditaires) était tout entière présente chez Mendel.

Cette croyance est cependant très probablement erronée. Le rapport conceptuel entre la schème de Mendel et celui de la génétique nous semble pouvoir être résumé en trois observations :

(1) On peut sans réserve attribuer à Mendel le concept de “pureté des gamètes”, autrement dit l’idée que dans un hybride, pour un caractère donné, les cellules reproductrices ne retiennent et ne transmettent chacune que l’un des traits unis dans l’hybride. L’implication majeure de ce concept est que le produit de l’association de deux gamètes similaires pour un caractère est totalement exempt du caractère hybride des parents : les individus A issus de l’hybride Aa sont ainsi comme déchargés du poids de leur ascendance.^[93] Comme l’a bien vu Bateson, c’est le point théoriquement essentiel dans la découverte de Mendel.^[94] Il est parfaitement clair pour Mendel que la pureté des cellules reproductrices est intrinsèquement liée aux postulats de constance et de ségrégation des traits :

“Le cours du développement [des séries hybrides] consiste simplement en ceci : à chaque génération, les deux traits parentaux apparaissent, séparés et inchangés, et rien n’indique que l’un d’entre eux ait hérité ou pris quelque chose de l’autre.”^[95]

(2) Il n’est pas possible d’attribuer à Mendel une anticipation claire de la distinction entre “génotype” et “phénotype”. Ceci apparaît bien dans le symbolisme que nous avons reproduit ci-dessus. Considérons en effet l’équivalence dans laquelle Mendel résume son *explication* de la loi de développement empiriquement observée :

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2Aa + a$$

Admettons un instant que le membre de gauche soit un “génotype”, comme on l’a classiquement soutenu. Dans ce cas,

quelle est la signification du membre de droite ? Ce n'est pas un "phénotype", car dans la situation de dominance parfaite que Mendel admet tout au long du mémoire, les classes apparentes sont en fait : $3A + a$.

La seule interprétation possible est en fait celle-ci : le membre de gauche donne la *structure des paires de gamètes possibles* ; le membre de droite donne la *constitution des zygotes*. Cette constitution ne prend en compte que le *type*, pas le *nombre* des éléments qui déterminent les traits. Par conséquent, le modèle de Mendel admettrait très bien, entre autres, que deux Anlagen identiques fusionnent en un seul.

(3) On ne peut attribuer à Mendel la doctrine qu'à chaque caractère d'un organisme sexué correspond une (ou plusieurs) paires de déterminants héréditaires. Rien ne permet de dire que Mendel conçoit le caractère observable comme déterminé par deux unités héréditaires permanentes, et éventuellement identiques. Ce point a été très bien établi dans les remarquables travaux de J. Heimans d'une part, R. Olby d'autre part. Nous nous contenterons de rappeler ici les deux arguments décisifs qu'on leur doit d'avoir versé au dossier. J. Heimans ^[96] a attiré l'attention sur une curiosité de certains manuscrits non publiés de Mendel. Ces manuscrits révèlent que Mendel, raisonnant sur *trois* traits mutuellement exclusifs dans les gamètes, concevait qu'ils pussent coexister *tous les trois ensemble* dans le même hybride. Ce qui reviendrait à dire en langage moderne qu'à un locus donné, un même individu pourrait posséder trois allèles en même temps. Une telle spéculation ébranle sérieusement l'idée que Mendel aurait eu l'idée d'une détermination bi-factorielle des caractères

héréditaires.

On ne trouve pas en fait chez Mendel la thèse que le zygote possède toujours deux exemplaires de chaque facteur, que ces deux exemplaires soient différents ou non. On trouve seulement l'affirmation que dans les organismes hybrides, le "compromis" entre les "éléments antagonistes" est temporaire et prend fin au moment de la formation des cellules reproductrices.^[97] Comme l'a fait remarquer R. Olby,^[98] il existe un passage du mémoire de 1865 qui suggère que la conception bi-factorielle de la constitution héréditaire n'est pas seulement absente, mais incompatible avec le modèle de Mendel. Le passage est extrêmement intéressant, car c'est le seul où Mendel spécule sur ce qui arrive aux "éléments" qui déterminent les "traits" lors du cycle vital (nous soulignons) :

"Puisqu'aucun changement dans les caractéristiques [d'une plante hybride] ne peut être observé tout au long de la période végétative, nous devons en conclure que les éléments différents ne réussissent à quitter l'association forcée qu'au stade où les cellules reproductrices se développent. Lors de la formation de ces cellules, tous les éléments présents participent en se disposant de façon tout à fait libre et égale, *à l'occasion de quoi seuls les éléments différents s'excluent réciproquement* [wobei nur die Differierenden sich gegenseitig ausschliessen]."^[99]

Ce texte étrange indique au moins une chose : -Mendel ne concevait pas de séparation nécessaire entre des éléments identiques ; seuls des éléments différents doivent se séparer. Ce texte suggère que les cellules contiennent pour chaque caractère davantage que deux "éléments" ou "facteurs". Dès

lors, si l'organisme n'est pas hybride pour un caractère, les éléments identiques ne se séparent pas nécessairement ; ils peuvent éventuellement rester ensemble, quitte à ce que leur partage en nombre soit équilibré.

Quoi qu'il en soit, nous retrouvons en Mendel ce que nous avons constaté dans les écrits des premiers mendéliens : le schème conceptuel repose sur la notion de paires de *traits distinctifs*, non sur une notion de l'hérédité comme *détermination bi-factorielle* des caractères observables. La combinaison mendélienne exige bien un principe de dualité, mais dans son aspect physique, cette dualité est tout entière définie dans la phase reproductive, donc au moment où l'organisme est effectivement accessible comme double pour un observateur des années 1860. La ségrégation postulée par Mendel ne concerne que des qualités typiques portées par les gamètes, non des paires de particules.

On doit observer que cette différence entre le mendélisme de Mendel et celui de la génétique n'affecte en rien la capacité prédictive de la loi de ségrégation. L'hypothèse bi-factorielle et son interprétation chromosomique se seraient-elles révélées fausses que le schème mendélien n'en aurait pas été affecté. Il pourrait toujours fonder avec la même pertinence une science formelle de l'hérédité, empiriquement testable. Le génie propre de Mendel est peut-être de n'avoir pas spéculé comme tant d'autres sur la structure du plasma germinatif, et d'avoir utilisé toute l'information que pouvait lui fournir la cytologie de l'époque, sans aller au-delà.

S'il nous est si difficile de voir dans le texte littéral de Mendel autre chose que la conception bi-factorielle de l'hérédité, c'est

sans doute en raison de la puissance de l'imagerie chromosomique que nous projetons rétrospectivement sur ce texte. La théorie chromosomique de l'hérédité consiste en effet à postuler que les caractères héréditaires sont véhiculés par deux lignées continues de filaments : une fois que l'on a en tête ce modèle physique, il est très difficile de concevoir que la combinatoire mendélienne ne soit pas définie sur des paires de *choses* qui auraient une existence individuelle bien délimitée dans l'espace et dans le temps. Or Mendel ne disposait pas d'une telle image. Sa vision du plasma germinatif était sans doute particulière, comme celle de Darwin et de Galton, ou plus tard, celle de De Vries ; mais comme chez ces auteurs, *le nombre des particules de même type* n'est pas fondamental. Ce paramètre n'y a de signification qu'intensive, et la loi de combinaison est définie sur les types, non sur les particules individuelles.

Pour en terminer avec la question du contenu de la loi de Mendel, nous nous hasarderons à imaginer comment peut-être Mendel s'est figuré les entités qu'il écrivait "A", "a", "Aa". Pour un ancien étudiant et assistant du physicien Doppler, pourquoi ces entités n'auraient-elles point été comme des ondes lumineuses, plutôt que des particules individualisées ? Si la lumière est composée (Aa), on peut l'analyser au moyen d'un prisme divergent (formation des gamètes), et la recomposer au moyen d'un prisme convergent (fécondation et reconstitution d'un hybride). Mais on peut aussi composer deux faisceaux monochromatiques (par exemple de type A) ; dans ce cas on obtient un faisceau monochrome unique, qui ne se distingue des faisceaux gamétiques que par son intensité. Un faisceau monochromatique à son tour n'est pas analysable dans un

prisme (il n'y pas ségrégation), mais on peut le diviser en deux faisceaux identiques par un jeu de miroirs (formation de deux gamètes A). Ce n'est là bien sûr qu'une image totalement hypothétique, une contre-image à usage d'historien.

2. Mendel et la transformation des espèces. Nous caractériserons maintenant la découverte de Mendel dans sa signification évolutionniste. Celle-ci est tout à fait explicite chez l'auteur lui-même.

Mendel ne s'est pas contenté d'évoquer l'"évolution" et la "transformation des espèces", il en a fait le contexte principal dans lequel ses expériences sur l'hybridation prenaient sens. Il suffit pour s'en convaincre de lire l'introduction et la conclusion du mémoire de 1865. Dans l'introduction, Mendel commente en ces termes son ambition de trouver une loi générale du développement des hybrides :

"Il faut en vérité du courage pour entreprendre un travail d'aussi grande portée ; il semble toutefois que ce soit la seule manière correcte de procéder pour atteindre en définitive la solution d'une question dont la signification ne peut être surestimée du point de vue de l'histoire évolutive des formes organiques." ^[100]

Cette déclaration inaugurale ne nous dit rien de la manière dont le problème de l'hybridation affecte la théorie de l'évolution. C'est dans la conclusion que Mendel s'explique sur ce point. Il y discute en effet longuement les expériences des hybrideurs (en particulier Gärtner) sur la "transformation d'une espèce dans une autre par fécondation artificielle". ^[101] Le schéma classique de ces expériences était très simple : on

croisait une espèce A avec une espèce B, puis l'hybride obtenu avec l'espèce B, puis les descendants les plus proches de B avec B, et ainsi de suite, avec l'espoir d'obtenir des individus dont la descendance soit stable de type B, sans trace de réversion vers A. Ces expériences étaient en pratique irritantes, car l'hybrideur constatait toujours quelque tendance à la réversion, quel que soit le nombre de croisements avec l'espèce B.

Or Mendel affirme qu'il y a une réponse théorique claire à cette question classique, pour peu que l'on admette sa "loi de combinaison". En effet, dès la première génération issue de l'hybride, il existe une proportion définie d'individus qui seront rigoureusement du même type que l'une ou l'autre. Cette proportion dépend du nombre de caractères par lesquels les espèces A et B diffèrent. Si elle ne diffèrent que par un caractère, il y aura $1/4$ d'individus du pur type de B ; pour deux caractères, la proportion est de $1/16$; pour trois caractères, $1/64$, pour n caractères, $1/2^n$. Cette fraction correspond aux individus issus de cellules polliniques et germinales qui seraient toutes de type B pour tous les caractères. On voit par là quel bénéfice théorique Mendel tire du postulat de pureté des cellules reproductives : lorsque les deux gamètes sont de même type pour un caractère, l'individu qui en est issu est comme libéré de toute sa généalogie hybride antérieure. Il est libéré de la "teinture" des croisements antérieurs, [\[102\]](#) il est stable. Ainsi le concept de "réversion" est-il interprété de manière opératoire, sans référence à quelque tendance obscure. La réversion obéit à des règles.

Mais la combinatoire de Mendel lui permet aussi d'expliquer

pourquoi les expériences de “transformation” complète et définitive sont si décevantes. Dans de telles expériences, les espèces diffèrent en effet par plusieurs et souvent beaucoup de caractères. Aussi faut-il s’attendre à ce que la proportion des combinaisons favorables soit extrêmement faible. Par exemple, pour sept traits différents, c’est-à-dire le nombre de caractères étudiés par Mendel sur le pois, la probabilité de réapparition d’une forme parentale pure dans la progéniture d’un hybride est de $1/16\ 384$. Or comme le note Mendel sur cet exemple précis, si la population est limitée, il y a de fortes chances pour que l’expérimentateur ne voie pas apparaître la forme qu’il recherche. ^[103]

S’appuyant sur cette remarque, le botaniste va beaucoup plus loin. Il affirme que son modèle combinatoire permet de comprendre l’extraordinaire variabilité des plantes cultivées. Celle-ci n’est pas due seulement ni principalement due au “changement des conditions” :

“Rien ne justifie le postulat que la tendance à former des variétés soit si extraordinairement accru [chez les plantes cultivées] que les espèces perdent aussitôt toute stabilité (...) Si le changement des conditions de vie était la seule cause de variabilité, on pourrait s’attendre à ce que les plantes cultivées, qui ont poussé pendant des siècles dans des conditions à peu près identiques, devraient avoir retrouvé leur stabilité. Or ce n’est pas le cas (...) Il est plus que probable que la variabilité des plantes cultivées repose sur un facteur qui n’a jusqu’ici reçu que peu d’attention. Diverses expériences nous forcent à admettre que nos plantes cultivées, à quelques exceptions près, sont des

membres de séries d'hybrides différents dont le développement régulier est altéré et retardé par de fréquents croisements intra-spécifiques." ^[104]

Ces lignes sont proprement stupéfiantes si l'on songe à la perplexité de Darwin, réfléchissant trois ans plus tard sur la grande variabilité des espèces domestiques.

Il est plus que probable que Mendel ne limitait pas sa spéculation sur l'origine de la variabilité aux seules espèces domestiques. Ainsi affirme-t-il clairement que les lois de l'hybridation sont probablement les mêmes pour toutes les plantes, et probablement pour tous les êtres vivants. ^[105] Par ailleurs, dans les dernières lignes du mémoire, l'allusion à une "évolution continue" des formes suggère que Mendel, si son objectif n'était pas de construire une théorie de l'évolution, n'en voyait pas moins la portée de ses thèses pour celle-ci. Il n'était aucunement innocent, en 1865, c'est-à-dire six ans après la parution de *l'Origine des espèces*, de proposer une hypothèse sur l'origine possible de la variabilité, problème sur lequel Darwin avouait son ignorance totale.

Il n'y a donc guère de doute que la monographie de Mendel s'inscrivait dans le contexte de préoccupations évolutionnistes. Il est cependant difficile de dégager une leçon claire sur la manière dont Mendel a pu concevoir son rapport à Darwin. Certains généticiens comme Bateson ont au début du dix-neuvième siècle soutenu que Mendel avait entrepris ses expériences sur les pois sur arrière-fond d'un désaccord avec les idées évolutionnistes de Darwin, tout particulièrement avec le continuisme de celui-ci. ^[106] Cette assertion est dénuée de sens, pour des raisons purement chronologiques : Mendel a

entrepris ses expériences sur les pois en 1857, soit deux ans avant la parution de *l'Origine des espèces*. Par ailleurs, d'un point de vue conceptuel, le “désaccord” mentionné par Bateson est contredit par un témoignage direct de Mendel. Dans l'une de ses lettres à Nägeli, celui-ci a en effet indiqué un point de convergence théorique très intéressant entre son propre postulat d'indépendance des traits dans les combinaisons hybrides, et l'idée darwinienne comparable de la variation indépendante des caractères :

“Darwin et Virchow ont insisté sur le haut degré d'indépendance qui est typique des caractères individuels et de groupes entiers de caractères chez les animaux et les plantes. Le comportement des hybrides végétaux fournit de manière indiscutable une preuve importante de la validité de ce point de vue.” ^[107]

Il est significatif que dans sa seule allusion directe à Darwin, Mendel ait mentionné son postulat de discontinuité des caractères comme “preuve” de l'une des doctrines cruciales de Darwin (puisque, rappelons-le, la sélection darwinienne opère sur les caractères, qu'elle suppose plus ou moins indépendants).

Cela dit, il serait déraisonnable de vouloir mener le parallèle ou la confrontation trop loin. On sait avec quasi-certitude que Darwin n'a pas eu connaissance du mémoire de Mendel. ^[108] Il est probable toutefois que, s'il l'avait lu et compris, il eût été très méfiant à l'égard d'une doctrine dont il a très fermement condamné le principe dans la *Variation des animaux et des plantes* (1868) : -la doctrine assignant l'origine de la variabilité au croisement et lui seul. Une telle doctrine, expliquait-il,

conduit à voir en toute variation nouvelle un effet de réversion. ^[109] Par ailleurs, vue du côté de Mendel, cette même doctrine laisse le lecteur dans l'insatisfaction. Mendel semble en effet avoir oscillé entre deux positions théoriques : d'une part, la vieille idée linnéenne et fixiste que les hybrides circonscrivent le domaine *fini* des transformations possibles *entre* espèces, idée dont le corollaire est qu'il n'y a pas de transformation réelle des espèces ; d'autre part, l'idée que le nombre des combinaisons possibles de caractères pourrait être si grand qu'il y aurait là, en pratique, une source de variabilité suffisante pour entretenir une évolution continue et indéfinie.

Nous laisserons donc la rêverie évolutionniste de Mendel en son état germinal, et nous nous tournerons maintenant vers les effets conceptuels réels du mendélisme sur la théorie de la sélection dans les années 1900-1920.

2 - De la génétique mendélienne au darwinisme : la nouvelle figure de la sélection

Nous sommes maintenant en mesure d'interpréter l'événement le plus important qui ait été dans l'histoire du darwinisme : la reconstruction mendélienne du principe de sélection. Dans les pages qui précèdent, nous avons attiré l'attention du lecteur sur la complexité de la constellation conceptuelle qu'on appelait "mendélisme" dans les années 1900. Il n'était aucunement évident pour un biologiste de

l'époque que le "mendélisme" fût simplement une "théorie de l'hérédité". Pour la majorité des pionniers du mendélisme, la nouvelle science expérimentale de l'hérédité était étroitement associée à une nouvelle théorie de l'évolution, non-darwinienne et mutationniste. Or c'est très précisément la science mendélienne de l'hérédité et de la mutation qui a émergé comme le socle expérimental le plus sûr pour l'évolutionnisme darwinien.

Il nous faut donc prendre la mesure des effets spécifiques de la théorie mendélienne de l'hérédité sur celle de l'évolution, et comprendre la cohérence propre du paradigme nouveau de la sélection qui s'est mis en place dans les deux premières décennies du vingtième siècle. La génétique mendélienne a eu trois effets majeurs sur la théorie darwinienne de l'évolution. (1) Elle a clarifié le rapport entre descendance et hérédité. (2) Elle a développé une vision de l'hérédité impliquant à l'échelle des populations que celles-ci sont structurellement stables, lorsque seule l'hérédité est prise en compte ; autrement dit la génétique mendélienne a ruiné la notion d'hérédité comme "force" ou "tendance" d'intensité variable. (3) Enfin cet aspect inertiel de l'hérédité mendélienne a permis de comprendre la stabilité des changements obtenus par sélection, et de concevoir une cinétique du processus sélectif. Ces trois effets théoriques sont étroitement solidaires : ils ont marqué la fin de toutes les problématiques obscures de la "réversion" dans la théorie évolutionniste.

Clarification du rapport entre

Clarification du rapport entre descendance et hérédité

Dans la biologie du dix-neuvième siècle, il y avait une très étroite imbrication des concepts de descendance et d'hérédité. On l'observe tout particulièrement chez Darwin, mais elle ne lui est aucunement spécifique. L'association a son origine dans la vieille représentation du “sang” qui coule dans les “lignées”. L'émergence après Darwin de la notion de la continuité et de l'indépendance de la lignée cellulaire germinale, loin de dissoudre l'association, ne pouvait que la renforcer. Nous avons vu comment chez Galton (comme aussi chez Weismann) ^[110] cette doctrine allait de pair avec le concept d’“hérédité ancestrale”, autrement dit l'idée que l'ascendance (ce que les anglais appellent “ancestry” ou “descent”) était essentielle au concept d'hérédité.

Or la méthodologie mendélienne a conduit à une rupture sans équivoque de cette représentation de l'hérédité. La nature de cette rupture peut être précisément définie par confrontation des présupposés des biométriciens et de ceux des mendéliens. Les biométriciens anglais ont sans doute élaboré la conception la plus radicale et la plus rigoureuse qui soit de l'hérédité comme “poids” de l'ancestralité. Nous avons déjà longuement insisté sur ce point : Galton, Weldon, Pearson, ont construit une théorie de l'hérédité quantifiant la ressemblance entre individus apparentés en fonction de la descendance. Dans cette théorie, chaque ancêtre contribue pour une certaine part à la constitution germinale d'un individu ; c'est bien pourquoi le point culminant de la théorie est une “loi d'hérédité

ancestrale”. Dans sa forme la plus achevée et la plus respectable (Pearson), cette loi est une équation de régression multiple de la progéniture sur les ancêtres de divers rangs. Elle se donne comme purement phénoménale, et libre de tout préjugé sur le mécanisme de l’hérédité. Mais on ne peut manquer d’y voir l’affirmation solennelle que l’hérédité doit être pensée dans le langage de la descendance, de la généalogie, du pedigree, du lignage.

Le parti-pris théorique des mendéliens est totalement différent. Le mendélien s’intéresse à la structure génétique de l’individu, très exactement à la composition du zygote. Une fois établie pour deux parents, cette structure détermine en nature et en proportions la progéniture. Si par exemple, un individu “aa” est croisé avec un autre individu “aa”, leur progéniture sera exclusivement aa, quelle que soit “l’hérédité ancestrale” de chacun des parents. C’est donc le facteur héréditaire qui compte, non l’origine de ce facteur ; le “déterminant” et non “l’ascendance”. Dans ce contexte théorique, le pedigree n’est qu’un instrument d’analyse, il ne dit rien de la nature de l’hérédité.

L’opposition méthodologique entre l’approche biométrique et l’approche mendélienne de l’hérédité peut se formuler d’une autre manière. Les deux écoles recourent largement à des méthodes probabilistes et statistiques. Mais l’outil mathématique n’a pas du tout le même sens dans les deux cas. Les biométriciens ont insisté sur l’importance de la statistique comme outil permettant d’utiliser un maximum d’information empirique en faisant le minimum d’hypothèses causales. C’est là le sens de la loi d’hérédité ancestrale : il s’agit d’affiner la

prédiction sur le caractère des enfants en intégrant le plus de données possibles sur le caractère des divers ancêtres. C'est pourquoi Pearson, à la suite de Galton, déclarait encore en 1903 : "La connaissance des caractères des parents ne définit pas avec précision le caractère de la progéniture".^[111] De la même manière, Weldon, critiquant les prémisses des mendéliens, leur objectait de se priver d'un instrument majeur de prédiction, tout particulièrement dans le cas des caractères à variation continue :

"L'erreur fondamentale qui corrompt tous les travaux fondés sur la méthode de Mendel est la négligence de l'ascendance [ancestry], et le parti-pris de considérer l'effet d'un parent particulier sur la progéniture comme due à l'existence de caractères structuraux particuliers dans le parent (...) Ce ne sont pas seulement les parents, mais leur race, leur ascendance [ancestry], qui doit être prise en compte dans la prédiction du résultat de leur appariement"^[112]

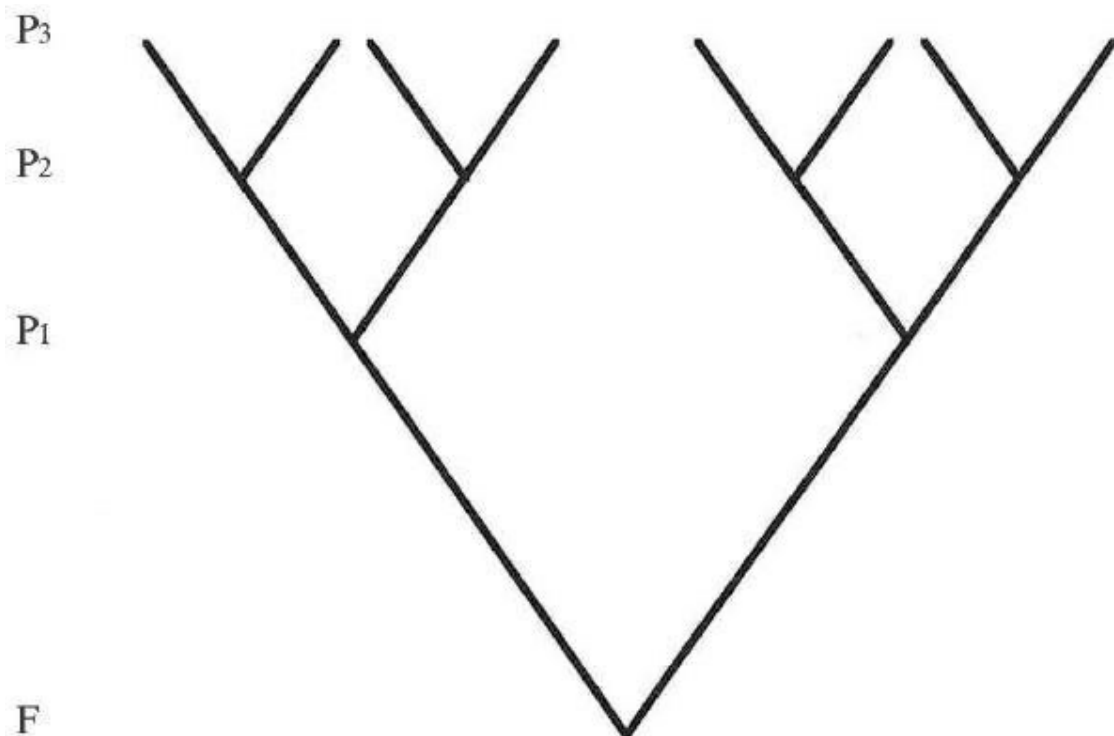
Dans une telle perspective, le recours à la statistique visait à pallier l'absence d'hypothèse causale sur le mécanisme de l'hérédité.

Le mendélisme procède de manière exactement opposée. Une fois donnés les génotypes parentaux, on déduit en probabilité les génotypes de la génération suivante. La probabilité est de la sorte incorporée dans le mécanisme. Le croisement $Aa \times Aa$ donnera en probabilité $1AA : 2Aa : 1aa$, parce que chacun des parents produit, par nécessité, des gamètes dans la proportion $1A : 1a$. Le schème prédictif est foncièrement causal et déterministe. La loi de ségrégation de Mendel n'est pas

statistiquement tirée de l'expérience (à la manière des lois empiriques de corrélation de Galton ou Pearson), elle est *statistiquement confirmée par l'expérience*.

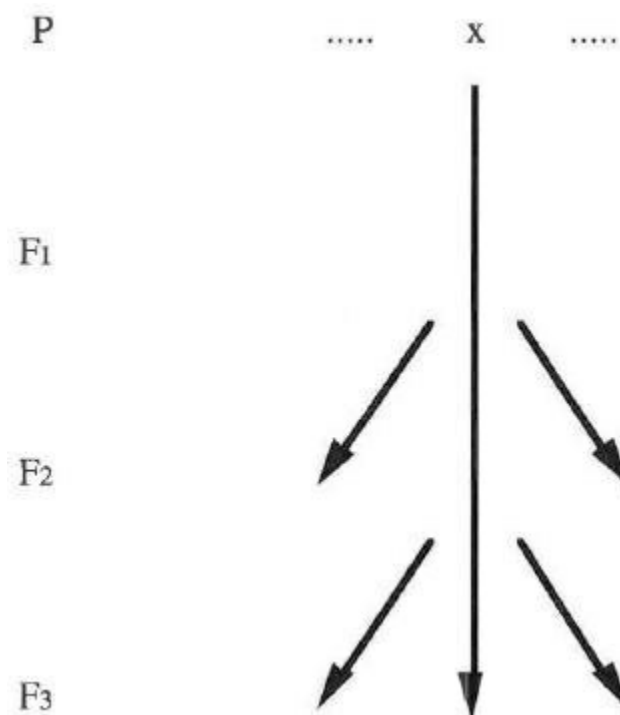
Cette opposition méthodologique s'exprime d'ailleurs très explicitement dans les conventions symboliques des deux écoles. Lorsqu'ils parlaient de générations successives, les biométriciens les notaient en général au moyen de la lettre P : $P_n \dots P_3, P_2, P_1$ sont les diverses générations ancestrales (P pour parent) qui convergent vers une progéniture F (génération filiale). Ce symbolisme exprime clairement que les biométriciens remontent vers les ancêtres (Cf Fig. 29). Les mendéliens descendent au contraire vers la progéniture. C'est pourquoi ils se donnent une (et une seule) génération parentale P, et des générations filiales $F_1, F_2, F_3 \dots$. Le mendélien va d'ailleurs rarement au-delà de deux ou trois générations, car son objectif est de reconstituer la structure de la génération P en observant comment elle "éclate" ou s'analyse, dans la descendance. Ces deux attitudes se laissent bien représenter schématiquement (Cf fig. 29 et 30).

Fig. 29



Représentation biométricienne des “générations”. (J. GAYON)

Fig. 30



Représentation mendélienne des “générations”. (J. GAYON)

En bref, ce qui distingue le mendélien, c'est qu'il ne s'intéresse pas au devenir des individus dans une lignée, mais à la déduction de la structure génétique. Une fois cette structure mise à jour, la généalogie effective des individus devient indifférente. Le mendélien récuse donc l'ancestralité (la "descendance" au sens darwinien) comme élément du concept d'hérédité. L'hérédité est affaire de structure, pas de lignage.

C'est là sans doute l'une des raisons pour lesquelles le mendélisme a semblé d'abord s'opposer violemment au darwinisme. En récusant l'hérédité "ancestrale", le mendélisme se donnait en effet comme une théorie de l'hérédité affranchie de la théorie de la descendance. Toutefois cet antagonisme devait se révéler assez superficiel, et la vision mendélienne de l'hérédité a en réalité joué en faveur de l'évolutionnisme darwinien. Car la doctrine de la pureté des gamètes mettait un terme à deux croyances étroitement liées, qui n'avaient cessé de miner obscurément le principe de sélection.

La première de ces croyances, très répandue chez les éleveurs, était que la "force de l'hérédité" était d'autant plus grande que le caractère avait été plus longtemps transmis dans une race. Darwin avait vivement combattu cette idée, mais sans disposer d'autre évidence empirique que celle de l'expérience commune des éleveurs. ^[113]

La seconde croyance consistait à dire que les races pouvaient toujours faire réversion à des caractères autrefois possédés, et qu'elles tendaient spontanément à le faire. Nous avons beaucoup insisté dans ce livre sur les modalités diverses de cette hantise de la "régression" dans la théorie évolutionniste

de la fin du dix-neuvième siècle.

À ces deux croyances, la doctrine fondamentale du mendélisme oppose ceci : si un caractère se comporte conformément à la loi de ségrégation (ou ce qui revient au même, la loi de “pureté” des gamètes), il n’y a aucune raison de penser “l’hérédité” soit à la manière d’un théorème des forces vives, soit dans le langage du retour. L’hérédité ne doit être pensée comme force, énergie ou tendance, mais comme une structure. Si donc la sélection interagit avec l’hérédité, ce n’est pas à la manière d’une puissance antagoniste, mais d’une force capable de modifier une structure.

Cette considération fondamentale ne trouve cependant sa pleine signification qu’à deux conditions : d’une part, il faut envisager les propriétés de structure de l’hérédité mendélienne à l’échelle d’une population, car ce que modifie la sélection c’est seulement la structure de la population, pas celle du zygote individuel ; d’autre part et corrélativement, il faut faire place à un facteur de changement dans les éléments de la structure : la mutation. Ces deux développements sont cruciaux dans la conciliation du darwinisme et du mendélisme. Nous les expliciterons maintenant l’un et l’autre.

L’équilibre panmictique (loi de Hardy et Weinberg, 1908)

L’année 1908 est sans aucun doute possible la date capitale

dans la rencontre du mendélisme et du darwinisme. Cette année-là, deux chercheurs, un obstétricien allemand, Wilhem Weinberg (1862-1937), et un illustre mathématicien anglais, Godfrey Harold Hardy (1877-1947), énoncent de manière indépendante la loi qui est le point de départ de la génétique des populations. ^[114] La loi est connue sous le nom de “loi de Hardy-Weinberg”, ou encore “loi de l’équilibre panmictique”. Cette loi, dont la démonstration est extrêmement simple, est une conséquence directe de la loi de ségrégation de Mendel. Elle consiste à dire que dans une population où les croisements se font au hasard, la distribution de fréquence des combinaisons mendéliennes pour un caractère (un locus) donné est stable, quelles que soient les fréquences des facteurs mendéliens (les gènes). La loi suppose que l’on fasse abstraction de toute force évolutive (déterministe ou stochastique), comme par exemple la sélection, la mutation, ou les fluctuations d’échantillonnage. Il s’agit là bien entendu d’une situation idéale qui n’est jamais réalisée. Mais elle fournit un modèle de référence par rapport auquel il est justement possible d’évaluer les effets des divers facteurs d’évolution. L’intérêt théorique fondamental de la loi de Hardy et Weinberg est d’isoler l’effet pur et simple de l’hérédité mendélienne dans une population sexuée où les croisements sont libres.

S’il y a quelque chose de surprenant dans la découverte de l’équilibre Hardy-Weinberg, c’est qu’on ne l’ait pas effectuée plus tôt. Mendel eût pu la dériver sans peine, de même que plusieurs généticiens et mathématiciens, qui, dès la redécouverte de la loi de ségrégation des hybrides, ont réfléchi sur ses implications à l’échelle des populations. Si tel n’a pas

été le cas, et s'il a fallu un mathématicien et un médecin non-évolutionnistes, c'est probablement en raison d'une pesanteur conceptuelle qui orientait le regard théorique vers tout autre chose. Aussi est-il opportun de retracer quelques antécédents de la loi de Hardy-Weinberg.

C'est chez Mendel lui-même qu'on trouve un premier pas vers l'équilibre Hardy-Weinberg, sous la forme d'une réserve apportée à la doctrine classique de la réversion chez les hybrideurs. Dans le mémoire de 1865, Mendel montrait comment sa loi permettait de calculer le devenir d'une population mono-hybride (c'est-à-dire hybride pour une seule paire de caractères) sur un nombre de générations aussi grand que l'on voulait. Nous avons reproduit plus haut la table qui résumait ce calcul (fig. 28). On y voit comment l'éclatement renouvelé des hybrides Aa en une progéniture $A + 2Aa + a$ aboutit à une réduction progressive de la proportion des hybrides Aa . Au bout de n générations, la population a la structure : $(2^n - 1)A : 2Aa : (2^n - 1)a$. Mendel commentait ce résultat en disant que sa loi confirmait l'idée de Gärtner, Kölreuter et bien d'autres hybrideurs selon laquelle "les hybrides ont une tendance à faire retour aux formes parentales". ^[115] Cette remarque était au demeurant assez importante pour être répétée dans la conclusion du mémoire. ^[116] Aussi peut-on dire que Mendel avait en tête une loi décrivant rigoureusement les causes et le rythme de la "réversion" des formes hybrides vers les types purs. En d'autres termes, une loi montrant pourquoi la forme hybride n'est pas stable, et pourquoi le retour au type pur est nécessaire. Envisagé sous cet angle, la "loi de développement" mendélienne s'accorde donc avec la thématique évolutionniste

de la réversion et de l'atavisme.

On pourrait objecter à cela que la loi de disjonction n'était chez Mendel une loi de réversion que parce qu'il raisonnait sur des plantes auto-fécondées (seule la première génération d'hybrides était produite par une fécondation croisée artificiellement obtenue). Si Mendel avait extrapolé ses calculs à une situation de panmixie, sans doute aurait-il pu déduire aisément la constance de la structure de la population. Le genre de mathématiques dont il aurait eu besoin n'allait pas au-delà du maniement des tables de multiplication. Or précisément, Mendel n'en a pas envisagé l'éventualité.

Il est un aspect des recherches de Mendel qui illustre bien son investissement théorique dans une loi de réversion. Après ses expériences sur le pois, Mendel a cherché d'autres plantes vérifiant sa loi de développement des hybrides. Il en a vite trouvé un certain nombre, mais il a aussi buté sur certaines espèces comme l'épervière (*Hieracium*), qui résistaient obstinément au traitement combinatoire. Chez l'épervière en effet, on observe une extraordinaire constance de la forme hybride. On sait aujourd'hui que cette plante est occasionnellement apomictique (elle peut se reproduire sans qu'il y ait fusion des gamètes). Mendel l'ignorait, et son archarnement sur *Hieracium* après le mémoire de 1865 ^[117] a quelque chose d'assez pathétique. On a beaucoup insisté sur la responsabilité de Nägeli dans cet épisode. Nägeli incitait Mendel à travailler sur *Hieracium*, avec l'intention patente de convaincre celui-ci que ses lois de l'hybridation n'avaient pas l'universalité qu'il leur attribuait. C'est là un aspect indéniable de l'histoire. Toutefois, les mésaventures de Mendel avec

l'épervière illustrent aussi sa propre intention théorique. Dans le mémoire de 1869, on lit ces lignes tout à fait instructives :

“La question de l'origine de nombreuses formes intermédiaires constantes a récemment acquis un intérêt qui n'est pas mince, depuis qu'un célèbre spécialiste de *Hieracium* a soutenu, dans l'esprit de l'enseignement darwinien, qu'on doit considérer ces formes comme issues de la transmutation d'espèces disparues, ou encore vivantes.” ^[118]

Cette déclaration indique sans doute quel était l'espoir de Mendel : il est probable qu'en s'acharnant sur *Hieracium*, il entendait montrer sur un cas exemplairement critique que ce que les “darwinienens” appelaient transmutation d'une espèce devait pouvoir se ramener d'une manière ou d'une autre à la combinatoire des hybrides, et par là peut-être à quelque dynamique de réversion.

Toutefois, ce n'est là que spéculation sur les motifs de Mendel. Le point le plus important est ailleurs. Dans le mémoire de 1865, à peine Mendel avait-il indiqué que sa loi rendait compte de la réversion des hybrides vers les formes parentales, qu'il faisait une importante réserve : bien que les hybrides se réduisent en proportion à chaque génération, “ils ne peuvent cependant jamais disparaître complètement”. ^[119] En théorie au moins, tout hybride restant dans la population donne des formes pures *et* des hybrides. Par conséquent, même dans la situation très restrictive de l'auto-fécondation, la rationalité mendélienne conduit à poser en principe la persistance indéfinie d'une variabilité résiduelle. Là est la racine conceptuelle de la loi de Hardy et de Weinberg.

Après la redécouverte de la loi de Mendel en 1900, les biologistes furent prompts à envisager ses conséquences pour une population panmictique. Le statisticien Udney Yule fut sans doute le premier à poser clairement la question en 1902 : “qu’arrive-t-il exactement si deux races A et a se croisent librement comme si elles ne constituaient qu’une seule race ?” ^[120] Yule montra sans peine que, si les deux populations initiales “A” et “a” avaient même effectif, le croisement des individus au hasard reproduisait indéfiniment la même structure de population génération après génération (soit 1A : 2Aa : 1a). Yule raisonnant dans l’hypothèse où l’un des caractères était totalement dominant, ceci signifiait que la population demeurerait dans un état stationnaire, où le rapport dominants-récessifs était 3 : 1. Mais il ne se demandait pas ce qui arriverait si “A” et “a” étaient au départ en proportions inégales.

La même observation vaut pour le mémoire que Pearson consacre à l’hérédité mendélienne en 1903. Usant de moyens formels plus raffinés que ceux de Yule, et raisonnant indépendamment de l’hypothèse de dominance, Pearson démontrait clairement qu’en panmixie, la stabilité de la population était une conséquence nécessaire de la loi mendélienne de ségrégation : “en régime de fécondation croisée, il n’y a pas de disparition de quelque classe que ce soit dans la progéniture des hybrides, mais chaque classe continue à se reproduire dans les mêmes proportions”. ^[121] Ces propos paraissent rétrospectivement si clairs qu’on a parfois attribué à Pearson la loi dite de Hardy-Weinberg. Cependant Pearson, comme Yule, raisonnait sur le cas particulier où les deux facteurs mendéliens étaient au départ présents en quantités

rigoureusement égales, et ne généralisait pas pour des fréquences alléliques quelconques.

Les circonstances dans lesquelles le mathématicien Hardy a été amené à formuler la loi qui porte son nom sont intéressantes à noter. Hardy rapporte que c'est à la demande du généticien R.C. Punnett qu'il a consenti en 1908 à résoudre le problème de l'évolution des proportions mendéliennes dans une population à croisement libre. Punnett avait des doutes au sujet de l'affirmation de Yule selon laquelle tout facteur mendélien dominant introduit dans une population devait s'établir à une fréquence telle que les formes (phénotypiquement) dominantes soient avec les formes récessives dans le rapport idéal 3 : 1. Si une telle assertion était vraie, elle aurait signifié par exemple que la brachydactylie, qui est un caractère dominant chez l'homme, devrait avec le temps, et en l'absence de forces contraires (comme la sélection), affecter les trois-quarts des individus humains. ^[122] Cette anecdote confirmerait s'il le fallait que ni Yule ni Pearson n'avaient établi en 1902-1903 la loi de l'équilibre panmictique.

Hardy n'eut guère de mal à résoudre le problème qu'on lui proposait. Il montrait en quelques lignes, et par des moyens qui relevaient de "la mathématique de la table de multiplication" que, quelles que soient les fréquences initiales des formes AA, Aa, aa, un équilibre stable devait s'établir dès la seconde génération. ^[123] Appliquant en particulier son modèle au cas où un unique individu homozygote AA serait introduit dans une population homogène aa, il montrait qu'un équilibre théorique s'établissait d'emblée, qui maintenait indéfiniment le nouveau caractère dans des proportions constantes, qu'il

soit dominant ou récessif. De là cette déclaration sans équivoque :

“En un mot, il n’y a pas le moindre fondement à l’idée qu’un caractère dominant devrait manifester une tendance à s’étendre dans toute la population, ou qu’un caractère récessif devrait disparaître.” ^[124]

Autrement dit, la structure génétique en probabilité d’une population panmictique est constante aussi longtemps qu’on ne prend en compte que les effets de l’hérédité mendélienne. La même loi avait été découverte quelques mois plus tôt par le médecin allemand Wilhem Weinberg, mais la co-découverte de Weinberg demeura longtemps inconnue. ^[125] On note par ailleurs que dès 1903, le généticien américain W.E. Castle était aussi parvenu, quoique de manière très empirique, à la conclusion que la structure mendélienne d’une race polymorphique est stable en l’absence de facteurs d’altération telle que la sélection. ^[126]

On ne saurait assez insister sur l’importance théorique fondamentale de la loi de Hardy et Weinberg, pour l’évolutionnisme. Cette loi d’équilibre a marqué la mort de la thématique de la réversion, en quelque sens qu’on prenne celle-ci. Une fois posé le principe d’équilibre panmictique, et sous réserve d’admettre que toute transmission héréditaire obéit de manière ultime à la logique mendélienne, il n’était plus possible de voir dans l’hérédité ni une force de retour au “type” (e.g. Galton), ni un principe incapable par soi-même de conserver les acquis d’une évolution progressive (e.g. Weismann). La loi de Hardy-Weinberg fournissait en réalité à la science causale de l’évolution quelque chose comme son

principe d'inertie. Elle revenait en fait à dire que toute population mendélienne panmictique conserve indéfiniment la même structure génétique aussi longtemps qu'elle n'est soumise à l'action d'aucune force évolutive. Par là même elle impliquait aussi que si une circonstance quelconque (par exemple sélection, mutation, fluctuations aléatoires) venait à altérer la structure de la population, l'effet de la perturbation devait se maintenir une fois la cause de modification disparue. Comme le notait Hardy dans son article de 1908, la "stabilité" des proportions mendéliennes ne devait pas se comprendre comme une loi de constance, mais comme la caractéristique d'une structure qui conserve les modifications successives qu'on lui imprime :

"Le sens dans lequel la distribution $p_1 : 2q_1 : r_1$ est *stable* est celui-ci : si nous admettons que se produisent des écarts accidentels dans n'importe quelle génération nouvelle, nous devons, selon la théorie, obtenir une nouvelle distribution *stable* différant légèrement de la distribution originelle." [\[127\]](#)

La loi de Hardy et Weinberg a donc bien les allures d'un principe d'inertie susceptible de fonder une mécanique de l'évolution. Il s'agit là assurément d'une simplification idéalisée : il n'existe en pratique aucune population qui ne soit soumise à l'action d'aucune force évolutive. Même en admettant qu'une population soit totalement isolée, et protégée contre tout processus sélectif ou mutationnel, sa structure génétique ne serait véritablement constante que s'il n'y avait pas de fluctuations aléatoires. Or cette condition suppose que l'effectif soit infini, ce qui évidemment ne

correspond à rien dans la réalité. Par ailleurs, la loi de Hardy-Weinberg n'a de sens que pour des espèces sexuées, et dont la reproduction implique un processus de méiose. Aussi le principe de l'équilibre panmictique n'a-t-il d'universalité que dans une région définie de l'histoire de la vie. Cependant ces restrictions ne sont pas fondamentalement de nature différente de celles qu'on rencontre dans les sciences physiques. Les principes de celles-ci sont aussi des abstractions simplificatrices dont la validité est pratiquement toujours liée à certaines restrictions spatio-temporelles.

Une fois donné le principe de l'équilibre panmictique, il est aisé de comprendre la série des ruptures conceptuelles qui s'imposaient à la théorie évolutionniste. Il va de soi que ces ruptures ne se sont pas imposées du jour au lendemain. On peut les résumer ainsi :

1° - Le modèle de l'équilibre panmictique rendait désuètes les querelles sur la primauté de tel ou tel "facteur d'évolution", de même que celles sur la priorité du "principe d'hérédité" sur le "principe d'évolution" (ou *vice versa*). Car la loi de Hardy-Weinberg fournissait un modèle de référence permettant d'évaluer, quantifier et détecter les effets des divers "facteurs d'évolution". Ainsi la mutation et la sélection devaient-elles apparaître bientôt non plus comme des explications alternatives, mais comme des forces en interaction dans la dynamique des fréquences génétiques.

2° - Le modèle mettait par ailleurs un coup d'arrêt à la masse des spéculations confuses sur la "panmixie" et la "régression". Dans la logique particulière et combinatoire de la génétique mendélienne, la panmixie cessait de connoter la régression, et

représentait désormais l'état stationnaire idéal d'une population sexuée sur laquelle n'agit aucune force évolutive. Dans la loterie mendélienne, la panmixie (ou croisement au hasard) équivaut formellement à l'union au hasard des gamètes, et par conséquent à la formation au hasard de paires d'allèles. Le modèle panmictique (qu'il serait plus juste d'appeler "pangamique") ^[128] enveloppe l'idée de population mendélienne comme un "pool génique" ^[129] auquel tous les individus contribuent également. On conçoit dès lors comment chaque "facteur d'évolution" peut se définir par son effet sur le champ homogène des fréquences géniques et génotypiques. Chaque facteur peut être décrit dans son effet comme un "écart à la panmixie", un peu comme les forces hétérogènes de la physique, qui, se manifestent néanmoins dans le langage homogène des écarts à une trajectoire inertielle idéale.

3° - À la différence de l'interprétation biométricienne de l'évolution, tout entière tournée vers la déduction du présent à partir du "passé ancestral", la statistique de la génétique populationnelle se donne comme une prédiction du futur d'une population à partir d'un état initial. Cette statistique n'est pas une mise en forme passive des données observées, elle a l'allure d'une cinétique qui prédit le rythme du changement sous telle ou telle hypothèse. Aussi est-elle d'emblée authentiquement expérimentale dans son projet, puisqu'elle s'appuie sur des hypothèses causales, et s'expose à la sanction de l'expérience.

La nouvelle figure de la sélection

Dans sa version mendélisée, la théorie de la sélection a deux caractères fondamentaux : 1°) Elle se donne comme une cinétique capable de prédire la vitesse avec laquelle un caractère se répand ou régresse dans une population sous l'effet de la sélection ; 2°) Elle s'articule nécessairement avec une théorie de la mutation, car si la sélection n'est que diffusion d'un allèle nouveau dans une population, il faut admettre que l'allèle nouveau n'est pas lui-même engendré par une sélection graduelle.

Ces deux aspects de la nouvelle théorie de la sélection se sont construits successivement dans les deux premières décennies du vingtième siècle.

L'idée d'une cinétique prédictive de la sélection est ancienne. Dans ses objections à Darwin, Fleeming Jenkin concluait qu'il y avait au moins un cas théorique dans lequel on ne pouvait guère douter de l'efficacité de la sélection : l'hypothèse où celle-ci agirait sur des "sports" à transmission prépondérante. Dans un tel cas en effet, la variation doit à terme envahir la population et se fixer, si elle est en quoi que ce soit avantageuse. Jenkin précisait que la mathématisation de cette hypothèse serait peut-être délicate, mais qu'elle devait être possible. Or c'est à peu près dans cette situation que se sont retrouvés les mendéliens des années 1900, mais avec deux réserves. D'une part la plupart d'entre eux, étant engagés dans la polémique mutationniste contre Darwin, n'ont tout simplement pas pensé à reconstruire le concept de sélection sur cette nouvelle base. D'autre part, le schème mendélien d'hérédité était sensiblement plus subtil que celui évoqué par Jenkin. Si les caractères sont déterminés par des paires de

facteurs, et s'il y a de surcroît des phénomènes de dominance et de récessivité, l'effet de la sélection ne peut pas être présumé de manière purement intuitive.

On doit au généticien américain Castle d'avoir le premier clairement tenté de penser la cinétique de la sélection sous hypothèse mendélienne. Il s'agit d'une étude de 1903, qui semble être passée inaperçue de la part des naturalistes, car l'auteur n'abordait la question que du point de vue de l'élevage et de la sélection artificielle. Le titre du texte mérite d'être noté ; il est exceptionnel pour l'époque : "Les lois de l'hérédité de Galton et de Mendel, et quelques lois réglant l'amélioration de la race par sélection".^[130] Il convient de se représenter cette étude dans son contexte : le travail de Castle était porté par l'exceptionnel climat de recherche qui régnait dans les instituts agronomiques américains du début du siècle.^[131] Dans cette atmosphère, les discussions sur le mendélisme et sur les facteurs d'évolution se sont développées dans une perspective opérationnelle et pragmatique, qui tranche avec les querelles anthropologiques aiguës chez les biologistes européens de l'époque.

Or c'était une demande insistante des éleveurs américains, très tôt informés des principes mendéliens que de savoir si les tares "récessives" pouvaient être extirpées, ou si elles devaient réapparaître indéfiniment, quoi que l'on fît. Castle répondit à cette question de manière très élégante, et aussi très pragmatique, en montrant que l'éleveur pouvait réussir à obtenir une race de "purs dominants" de deux manières.

La première manière de purifier une race consisterait à croiser un individu d'apparence dominante avec un récessif. Si

toute la progéniture est elle-même dominante, il y a de fortes chances pour que le géniteur dont l'apparence (on ne disait pas encore le "phénotype") est celle d'un dominant soit un pur dominant. Une race reconstituée avec de tels individus serait donc purifiée des récessifs indésirables. Castle note au passage qu'un tel résultat ne serait pas possible si la loi d'hérédité ancestrale de Galton ("l'atavisme" des éleveurs) était vraie.

Toutefois, il serait long et coûteux pour un éleveur de procéder ainsi, car cela impliquerait de sacrifier quasiment tout le cheptel existant. La question importante est donc de savoir si l'élimination systématique des récessifs a des chances de purifier la race. C'est en répondant à cette question que Castle élabore pour la première fois une cinétique de la sélection sous hypothèse mendélienne.

Le raisonnement est très simple dans son principe. Castle part d'une population intégralement hybride. Si les deux allèles sont notés A et B, et si A est dominant sur B, le type apparent des hybrides peut être noté "A(B)". Croisés entre eux, ces hybrides donnent des dominants homozygotes "A", des dominants hétérozygotes "A(B)", et des récessifs "B". Castle se demande simplement ce que produit le croisement au hasard des individus, dans l'hypothèse où l'on supprime à chaque génération tous les récessifs. Le tableau reproduit dans la figure 36 résume les résultats de ce genre de calcul sur huit générations. On remarque au passage que les proportions obtenues à chaque génération sont très exactement celles prédites six ans plus tard dans la loi de Hardy et Weinberg (c'est-à-dire, si les fréquences des allèles A et B sont p et q chez les parents, les fréquences génotypiques chez les enfants sont :

$p^2 : 2pq : q^2$). Castle montre de fait que, “aussitôt que l’on arrête la sélection, la race demeure stable au degré de pureté qu’elle a alors atteint.” ^[132] La démonstration n’a certes pas la généralité de celles de Hardy et de Weinberg en 1908, car elle ne repose que sur des vérifications numériques au cas par cas. Mais il est clair que dès 1903, Castle a vu l’implication majeure de la combinatoire mendélienne pour la théorie évolutionniste. Il montre en outre qu’il est indifférent que la dominance ne soit pas absolue, et qu’elle n’est par conséquent qu’un aspect accessoire et non nécessaire de l’hypothèse mendélienne.

On voit en tout cas sur le tableau de la figure 31 que la sélection des phénotypes dominants aboutit à une purification progressive, et que la structure génétique change bien que l’éleveur ait toujours affaire à des individus de même apparence : à chaque nouvelle génération, la proportion des dominants purs (“A”) augmente parmi les dominants ; corrélativement, la fréquence globale des individus d’apparence “dominante” augmente dans la population, et celle des récessifs diminue. Castle rassemble l’ensemble de ses résultats en un diagramme (fig. 32). Ce diagramme, obtenu par les seules ressources de l’arithmétique élémentaire, est à notre connaissance la première représentation connue d’une cinétique de sélection.

Fig. 31

Generation.	Parent's.	Offspring.	Per cent A or $A(B)$.
1	$A + B$	$A(B)$	100
2	$A(B)$	$A + 2A(B) + B$	75
3	$A + 2A(B)$	$4A + 4A(B) + B$	88.8
4	$A + A(B)$	$9A + 6A(B) + B$	93.7
5	$3A + 2A(B)$	$16A + 8A(B) + B$	96
6	$2A + A(B)$	$25A + 10A(B) + B$	97.2
7	$5A + 2A(B)$	$36A + 12A(B) + B$	98
8	$3A + A(B)$	$49A + 14A(B) + B$	98.4

“Effets de la sélection en faveur du caractère dominant “A”, sur plusieurs générations, après croisement entre un pur “A” et un pur “B”. (W.E. CASTLE, “The Laws of Heredity of Galton and Mendel, and Some Laws Governing Race Improvement by Selection”, 1903)

Fig. 32

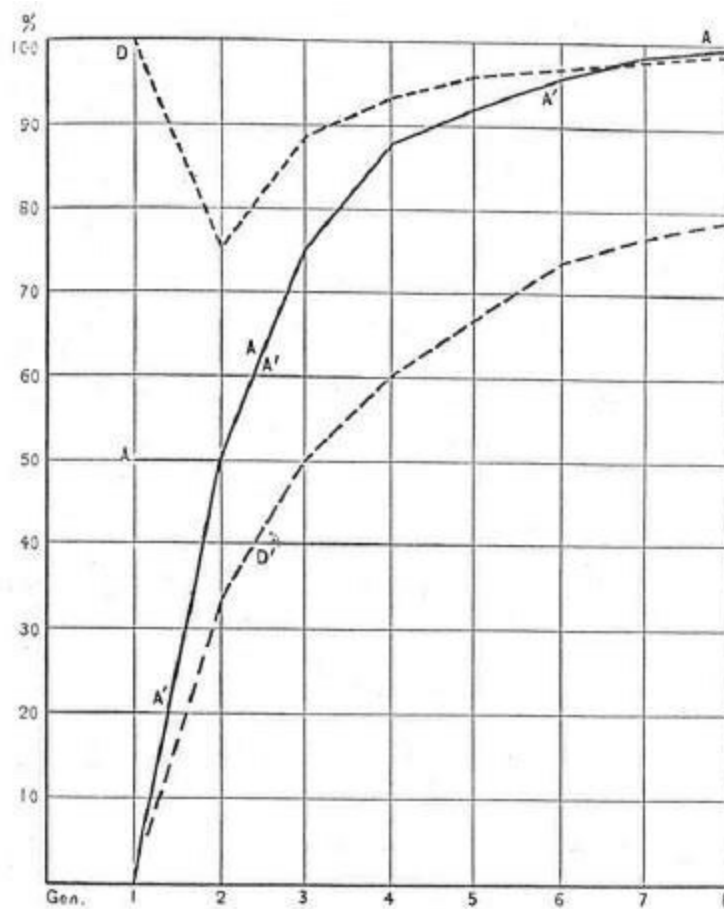


Diagramme montrant l'effet de la sélection éliminatrice des récessifs dans une population mono-hybride. En abscisse : les générations. En ordonnée : pourcentage de dominants

A : taux d'amélioration de la race par élimination, avec dominance incomplète.

D : taux d'amélioration de la race par élimination, avec dominance complète.

A' : probabilité, exprimée en pourcentage, d'obtenir un pur dominant, avec dominance incomplète.

D' : probabilité, exprimée en pourcentage, d'obtenir un pur dominant, avec dominance complète.

Tiré de : W.E. CASTLE, "The Laws of Heredity of Galton and Mendel, and Some Laws Governing Race Improvement by Selection" (1903).

Le modèle de sélection artificielle proposé par Castle

s'accordait bien avec les conceptions mutationnistes soutenues par De Vries et Johannsen. En effet, il ne présentait pas la sélection comme un processus capable de produire une race, mais seulement comme un moyen de l'améliorer, par diffusion et fixation d'un facteur mendélien. Castle devait d'ailleurs peu après adhérer à la théorie mutationniste de l'évolution, admettant que l'origine des facteurs mendéliens eux-mêmes n'est pas dans la sélection, mais dans des variations soudaines et de grande ampleur, autrement dit dans des "mutations". ^[133] Cet épisode montre qu'il y a eu très tôt une conciliation concevable entre la théorie de la sélection et le mutationnisme : le cadre formel mis en place par Castle dans les années 1903-1905 n'est pas différent dans son principe de celui qui a prévalu ultérieurement dans le néo-darwinisme.

Cependant, force est de reconnaître à l'historien que la synthèse ne s'est affirmée comme telle que sensiblement plus tard. Jusqu'au milieu des années 1910 au moins, mutationnisme et darwinisme sont apparus tantôt comme des positions théoriques incompatibles. Tous les mutationnistes des premières années de ce siècle (e.g. De Vries, Bateson, Darbishire, Lock, Goldschmidt, Johannsen, Cuénot, Morgan) estimaient que leur théorie disqualifiait la conception darwinienne d'une sélection formatrice ; mais réciproquement les rares darwiniens orthodoxes de la même époque n'ont pas manqué de demander d'où venaient les discontinuités chères aux généticiens. Ainsi Weldon, dans un remarquable texte de 1902, montrait que les variétés diverses (en particulier dans le cas des pois) sur lesquelles De Vries ou Bateson vérifiaient les lois de Mendel, étaient en réalité issues d'un long processus de sélection sur des caractères à variation continue. ^[134] Les

expériences mêmes de Mendel avaient en vérité commencé par une phase initiale de sélection des caractères ensuite utilisés pour établir la loi de développement des hybrides.

On peut rétrospectivement cerner les raisons pour lesquelles la fusion effective des théories de la mutation, de l'hérédité mendélienne, et de la sélection a été longue à s'exprimer, et plus longue encore à l'emporter dans le discours biologique. Il faut une fois de plus rappeler l'extraordinaire instabilité de catégories comme celles de "mutation" ou de "facteur mendélien" au début de ce siècle. Il n'était d'abord aucunement évident que les "mutations" fussent des altérations de facteurs mendéliens ou gènes. Au contraire, la littérature des années 1900-1910 montre que ce n'était pour la plupart des biologistes qu'un cas de figure possible parmi beaucoup d'autres. Par ailleurs, les premiers mutationnistes avaient tendance à penser que les mutations étaient orientées dans un sens défini, en vertu de contraintes propres à la mécanique du développement. Comme l'a bien montré P.J. Bowler, ^[135] les conceptions mutationnistes étaient souvent teintées d'orthogénèse. Elles enveloppaient l'idée d'une pression de mutation qui pousse l'espèce dans telle ou telle direction, que le caractère soit utile ou non. C'est pourquoi les mutationnistes ne pouvaient reconnaître à la sélection naturelle le rôle que lui conférait Darwin : sans doute la sélection naturelle pouvait-elle accélérer la transformation d'une espèce dans le cas d'un caractère avantageux, ou causer son extinction si le caractère était franchement inadapté, mais on ne pouvait voir en elle le facteur qui à proprement parler façonne la forme de l'espèce. Cette vision de l'évolution se manifeste par exemple dans un texte de Morgan, écrit en

1909 pour un journal de vulgarisation scientifique. Dans ce texte, équivoquement intitulé “pour Darwin”, Morgan, qui n’était pas encore alors acquis aux thèses mendéliennes, reprenait une idée-clef de De Vries, et soutenait qu’il existait de petites variations, héritables quoique discontinues, qu’il appelait les “variations définies”. Ces variations se tenaient dans les limites de l’espèce, mais semblaient pouvoir se renouveler spontanément dans la même direction, et chez beaucoup d’individus. Ceci conduisait Morgan à un étrange argument qui le mettait à mi-chemin des conceptions mutationniste et darwinienne de l’évolution :

“Ainsi tout caractère nouveau et défini [definite] apparaîtra graduellement chez tous les individus, qu’il soit utile ou non. S’il est utile, il s’implantera plus vite dans la race que s’il est neutre ; car il survivra plus d’individus qui le posséderont, que d’individus qui en seront dépourvus. Il se répandra plus vite, mais de toute façon, il se fixera sur le long terme. Ainsi voyons-nous qu’il se répand, non parce qu’il est avantageux, mais parce que c’est une variation définie.” ^[136]

À lire ces lignes, on sent que la conciliation entre les théories de la sélection et de la mutation n’est pas loin.

La conciliation s’est en réalité accomplie au cours des années 1910 sur deux bases : d’une part la théorie expérimentale de la mutation, d’autre part la prise de conscience des conséquences formelles de la génétique mendélienne, en particulier de l’équilibre Hardy-Weinberg pour la théorie de la sélection. Ces deux développements sont indépendants, mais c’est leur convergence qui a donné figure au nouveau paradigme de la

sélection naturelle.

La théorie expérimentale de la mutation a été principalement l'œuvre de l'école de Morgan, et ultérieurement de Muller, dans les années 1910-1920. On sait comment T.H. Morgan, très engagé dans la défense des conceptions mutationnistes, ne s'est converti au mendélisme qu'en 1910. Ce sont en fait les travaux de son laboratoire sur les nombreuses mutations survenues en conditions de laboratoire dans des souches de *Drosophiles* qui l'ont convaincu, à partir de 1911, que les "mutations" relevaient d'une analyse mendélienne. On ne saurait assez insister sur l'importance du travail expérimental de Morgan et de ses collaborateurs pour la réinterprétation des catégories du darwinisme. ^[137] En accumulant en quelques années près de deux cents "mutations" différentes dans la même espèce, et en montrant qu'on pouvait les analyser comme des altérations de gènes mendéliens, Morgan a littéralement dissous le concept de mutation comme création d'espèce.

Sans rentrer dans le détail de cet extraordinaire travail, on peut résumer en quelques formules les acquis expérimentaux de l'école de Morgan qui avaient une incidence directe sur la théorie de l'évolution. (1) Les mutations consistent fondamentalement en altérations des gènes, et se transmettent de manière mendélienne. Ces mutations sont dans une même espèce de très nombreux types, elles affectent virtuellement tous les caractères d'un organisme de manière plus ou moins indépendante, elles peuvent se combiner, et elles surviennent de manière régulière quoique rare. (2) Les mutations peuvent avoir des effets considérables, mais elles peuvent aussi être à

la limite du pouvoir de détection de l'observateur. Autrement dit l'ampleur des effets est secondaire du point de vue génétique : “petites” et “grandes” mutations sont des altérations locales des chromosomes. (3) Pour un même caractère, des mutations peuvent se produire dans toutes les directions : les mutations ne sont pas “dirigées”. (4) Il faut clairement distinguer un fait de mutation d'un fait de recombinaison. Le dénouement de ce dernier problème est l'œuvre propre de Muller : en démontrant sans équivoque possible en 1922 qu'il y a des altérations locales des gènes, Muller a mis un terme à l'idée que les modifications du matériau héréditaire (donc les mutations) pourraient se résoudre toutes en effets de combinaison. De là résultait que les mutations étaient d'authentiques nouveautés. ^[138]

L'ensemble de ces doctrines, progressivement étendues à de nombreux caractères et dans de nombreuses espèces, ont conduit à voir dans les mutations des gènes mendéliens la source ultime majeure, sinon unique, de la variabilité héréditaire des espèces. La nouvelle théorie de la mutation marquait bien sûr le triomphe de la représentation discontinuiste de la variation, mais on y retrouvait aussi plusieurs éléments cruciaux de la doctrine darwinienne de la variation : représentation de l'organisme comme une mosaïque de caractères plus ou moins indépendants, petitesse et omni-directionnalité de la variation héréditaire, irréductibilité de celle-ci à une combinatoire. Ces doctrines ont constitué des arguments expérimentaux décisifs en faveur du retour des évolutionnistes au darwinisme.

Parallèlement à ces percées expérimentales, les biologistes des

années 1910 ont pris conscience de l'extraordinaire efficacité du processus de sélection sous hypothèse mendélienne. C'est dans un livre de R.C. Punnett sur le *Mimétisme des papillons* (1915) ^[139] que la nouvelle figure de la sélection est apparue en pleine clarté.

Punnett entendait montrer que les adaptations mimétiques des papillons ne se sont pas graduellement construites au cours de l'évolution, mais sont apparues dans des mutations de grande ampleur. Le livre de 1915 dénie à la sélection naturelle tout rôle dans le façonnement des formes mimétiques et cantonne son action dans la diffusion de formes spontanément apparues au sein d'une population. ^[140] L'argument est typique du genre de discours mutationniste que De Vries ou Johannsen avaient popularisé dans les années 1900. Toutefois, en dépit, et peut-être aussi à cause de cela, l'intérêt majeur du texte de Punnett est de fournir avec une rigueur inédite une élaboration de la notion de sélection comme dynamique de remplacement

Dans l'un des chapitres de son livre, Punnett se demande ce qu'il adviendrait dans une population soumise à sélection pour une variation transmise de manière mendélienne. ^[141] Il prend d'abord acte de la loi de Hardy, qui montre qu'il existe des "positions d'équilibre" pour la distribution des génotypes, quelle que soit la fréquence des facteurs mendéliens dont ils se composent. Puis il se demande à quelle "vitesse" la population peut passer d'une position d'équilibre à une autre, si l'on admet que, soit la forme dominante, soit la forme récessive, a un avantage sélectif chiffrable. Que se passe-t-il par exemple si l'on admet que l'intensité de sélection est de 1 %, 10 %, etc., en faveur de la forme dominante ? Il est évident que la forme

avantagee va tendre à remplacer l'autre, mais peut-elle la remplacer complètement, et selon quelle loi ?

Punnett donne en appendice une remarquable table établie par le mathématicien H.T.J. Norton. Les manuscrits dans lesquels celui-ci a élaboré la table n'ont pas pu être retrouvés ; de là résulte que l'on ne connaît de ce travail qu'une table qui en résume les résultats, et non le procédé analytique utilisé par le mathématicien. L'algorithme utilisé par Norton semble cependant être très proche de celui utilisé une dizaine d'années plus tard J.B.S. Haldane dans son premier mémoire sur "la théorie mathématique de la sélection naturelle et artificielle". ^[142] Quoi qu'il en soit, on peut considérer que le travail de Norton a été la première tentative de formalisation d'une cinétique de sélection naturelle sous hypothèse mendélienne. La table, fort célèbre est parfaitement explicite (Voir fig. 33). Elle montre que, même avec des intensités de sélection très faibles (de l'ordre de 1 %), il y a remplacement complet d'une forme par l'autre, que la forme avantagee soit dominante ou récessive. Dans son commentaire, Punnett insiste sur le constat que le processus de remplacement va à son terme, et qu'il est extrêmement rapide, même pour des intensités de sélection très faibles :

"Bien qu'on puisse difficilement parler d'un taux de sélection de 1 % comme étant rigoureux, il faut remarquer la brièveté du temps dans lequel une forme qui subit une discrimination négative, même légère, est destinée à disparaître. L'évolution, pour autant qu'elle consiste dans le remplacement d'une forme par une autre, pourrait être un processus bien plus rapide qu'on ne l'a jusqu'ici

suspecté." [143]

Fig. 33

Percentage of total population formed by old variety	Percentage of total population formed by the hybrids	Percentage of total population formed by the new variety	Number of generations taken to pass from one position to another as indicated in the percentages of different individuals in left-hand column							
			A. Where the new variety is dominant				B. Where the new variety is recessive			
			$\frac{100}{50}$	$\frac{100}{15}$	$\frac{100}{10}$	$\frac{100}{5}$	$\frac{100}{50}$	$\frac{100}{15}$	$\frac{100}{10}$	$\frac{100}{5}$
99.9	.09	.000								
98.0	1.96	.008	4	10	28	300	1920	5740	17,200	189,092
90.7	9.0	.03	2	6	15	165	85	250	744	8,160
69.0	27.7	.28	2	4	14	153	18	51	149	1,615
44.4	44.4	11.1	2	4	12	121	5	13	36	389
25.	50.	25.	2	4	12	119	2	6	16	169
11.1	44.4	44.4	4	8	18	171	2	4	11	118
2.8	27.7	69.0	10	17	40	393	2	4	11	120
.03	9.0	90.7	36	68	166	1,632	2	6	14	152
.008	1.96	98.0	170	333	827	8,243	2	6	16	165
.000	.09	99.9	3840	7653	19,111	191,002	4	10	28	299

Estimation de la vitesse du changement dans une population mendélienne soumise à sélection. Les trois premières colonnes donnent les distributions des trois génotypes (par exemple AA, Aa, aa) dans la population (à la troisième ligne par exemple : $90,7 + 9,0 + 0,3 = 100\%$). Les autres colonnes donnent le nombre de générations nécessaires pour passer d'une certaine distribution à l'autre, pour diverses intensités de sélection, et dans les deux hypothèses de dominance et de récessivité complètes. (H.T.J. NORTON, in R.C. PUNNETT, *Mimicry in Butterflies*, 1913, appendice I)

Punnett va même jusqu'à spéculer sur des taux de sélection beaucoup plus faibles : même si l'intensité de sélection n'est que de 10^{-6} , le processus a encore une efficacité à l'échelle des temps géologiques... Une telle spéculation n'avait sans doute de sens que statistique, mais elle indiquait clairement que l'on ne pouvait plus avoir de doute sur l'efficacité de la sélection naturelle dans le contexte d'une hérédité mendélienne.

Enfin et surtout, Punnett indiquait la conséquence méthodologique capitale d'un tel traitement de la sélection : le mendélisme donnait enfin un moyen simple et précis pour détecter et mesurer la sélection naturelle :

“Le développement des études mendéliennes nous a donné une méthode, peut-être grossière, mais la meilleure qu’on ait trouvée, pour tester la présence, et mesurer l’intensité de la sélection naturelle.” [\[144\]](#)

Dans un contexte mendélien, l’intensité de la sélection est en effet mesurée par un simple taux de remplacement (donc un nombre), et non, comme dans la méthode biométrique de Weldon, par une fonction algébrique mettant en rapport la valeur sélective et la valeur d’un caractère à variation continue. L’auteur suggérait d’ailleurs un cas exemplaire auquel la méthodologie pourrait être appliquée : le remplacement de la forme claire de la phalène du bouleau (*Amphydasys betularia* ou, comme on dit aujourd’hui, *Bistort betularia*) par une forme foncée qui se comporte par rapport à la première comme dominante. C’est là le début d’une histoire légendaire, sur laquelle nous reviendrons dans un chapitre ultérieur.

Il est en définitive peu important que Punnett ait développé cette réflexion sur la sélection dans une intention explicitement anti-darwinienne, en pensant à des mutations de grande ampleur. Car le schème formel est exactement le même pour des “petites” aussi bien que pour des “grandes” mutations. Un taux de remplacement se pense et se mesure de la même manière dans les deux cas. À cet égard, le tableau si suggestif de Punnett a eu pour effet de convaincre un grand nombre de naturalistes que mendélisme et darwinisme était conceptuellement compatibles. Si en effet l’on admettait l’existence de mutations de faible ampleur et affectant simultanément de nombreux caractères, il devenait possible

de comprendre comment la sélection pourrait jouer un rôle actif dans la construction même des formes. Or des mutations petites, non dirigées, simultanées, la génétique morganienne en établissait l'existence à la même époque. Le fossé entre mutationnisme et darwinisme devenait dès lors dérisoire. C'est en 1916 de fait que Morgan, un an après le livre de Punnett, un an aussi après son *magnum opus* sur *Le mécanisme de l'hérédité mendélienne* (1915), embrassait la théorie de la sélection, et renonçait à l'idée qu'une mutation pouvait par elle-même s'établir dans une population, par le seul jeu de sa récurrence spontanée. ^[145] On peut raisonnablement retenir cette date comme marquant le moment symbolique où la nouvelle figure de la sélection a pris l'allure d'un paradigme.

* * *

Ainsi donc, à la fin des années 1910, il apparaissait que le darwinisme, loin d'être incompatible avec les nouvelles théories de l'hérédité et de la variation, y trouvait une nouvelle jeunesse. L'effet majeur du mendélisme était d'une part d'affranchir la théorie de l'évolution du concept polymorphe de réversion, d'autre part de rendre possible une cinétique prédictive de la sélection. Quant à la théorie de la mutation, ramenée du rang de doctrine de la spéciation à celui plus modeste de doctrine de variation, elle cessait de s'opposer à la sélection pour en devenir le complément. Au-delà de 1920, il est devenu banal de dire que mutation et sélection concernaient deux niveaux distincts du processus évolutif : l'une est l'origine de la variation héréditaire, l'autre l'origine des adaptations.

En un sens, ce langage était isomorphe avec celui que Darwin tenait sur le rapport entre la variabilité et la sélection. Darwin

avait toujours en effet tenu que la sélection ne créait point la variabilité, mais l'utilisait pour façonner des adaptations. Toutefois, il faut être conscient des particularités du nouveau paradigme. Dans la théorie génétique de la sélection, le processus décrit est un remplacement. Un tel processus a la particularité d'avoir un commencement et une fin dans le temps : un allèle mutant apparaît, diffuse et se fixe. D'une certaine manière, cette conception radicalise les tendances atomistiques qui étaient perceptibles dans la philosophie évolutionniste de Darwin : Darwin -nous y avons beaucoup insisté- voyait la sélection naturelle comme accomplissant la diffusion ou l'élimination de "variations", plutôt que d'"individus". Toutefois, sa conception "pangénésique" de la variation individuelle le portait à penser celle-ci comme étant par soi-même un processus permanent de modification (la "variation" étant non seulement une "différence individuelle", mais aussi un *processus* continuuel de changement). Dans la nouvelle théorie génétique de la sélection, l'ontologie de la sélection devient en revanche explicitement et prioritairement particulière.

En résumé, on peut dire qu'avec l'avènement du mendélisme, les objections que l'ingénieur Fleeming Jenkin avait adressées en 1867 à la théorie de la sélection trouvaient une réponse. Le mendélisme donnait en un sens raison à Jenkin, dans la mesure où il menait à lier étroitement la représentation de l'efficacité du processus sélectif à l'hypothèse d'une hérédité particulière. Mais la théorie mendélisée de la sélection donnait aussi raison à Darwin, car elle présentait la sélection comme agissant sur un champ n-dimensionnel de loci polymorphiques, et par conséquent comme ne se réduisant

pas, comme l'avaient pensé les premiers mutationnistes, à la survie de grandes anomalies exceptionnelles, ou au surgissement spontané de nouvelles formes ayant valeur d'espèces.

III - La génétique aux prises avec la variation continue : réhabilitation du darwinisme orthodoxe

Par delà sa conciliation avec le mutationnisme, la théorie darwinienne de la sélection l'a emporté d'une autre manière, plus littérale. L'élément caractéristique du concept darwinien de sélection était dans son parti-pris continuiste. Pour Darwin, la sélection naturelle agit fondamentalement sur des différences *infimes*, et son effet est une transformation *graduelle* des espèces. Cet aspect de l'hypothèse darwinienne est ce qui la rendait irréductible à une tautologie : en adoptant l'adage “Natura non facit saltum”, ^[146] Darwin n'avait pas seulement marqué une préférence philosophique, il avait pris un risque, car la question de savoir si la sélection agit efficacement sur la variation continue est de celles qui ne peuvent recevoir de réponse qu'empirique. C'est bien pourquoi les mutationnistes ont cru dans un premier temps avoir authentiquement réfuté Darwin. Leur argument fondamental, nous l'avons vu, consistait à dire que la sélection n'avait pas d'effet sur la variabilité “fluctuante”, mais seulement sur la variation discontinue, autrement dit les

“mutations”, qui seules sont héréditaires. Le corollaire de cet argument est que la sélection (tant artificielle que naturelle) n’est pas un processus de formation, mais seulement de substitution.

En un sens, nous venons de le voir, les mutationnistes ont eu raison : ils ont convaincu qu’au niveau génétique, la sélection est un processus de remplacement. La science expérimentale de l’hérédité impose cette doctrine, même si elle doit être tempérée par le fait que la mutation “génétique” est plus subtile que la vieille notion de création brusque d’une espèce.

Ce n’est là, toutefois, qu’un versant de l’histoire tumultueuse des rapports entre le darwinisme et la génétique mendélienne. Il existe un autre versant de la synthèse, sur lequel l’opposition entre “fluctuation” non héréditaire et mutation apparaît comme une fiction. Après la redécouverte des lois de Mendel, il s’est vite avéré qu’on avait peut-être un peu trop vite enterré le paradigme darwinien, -car tout simplement il résistait sur le terrain empirique : l’opposition tranchée entre variation fluctuante non héréditaire et variation héréditaire par “mutation” s’est en fait révélée elle-même être une fiction. Dès lors, il ne suffisait pas de reformuler le principe de sélection, il fallait comprendre en termes génétiques la réalité du processus précis dont Darwin s’était fait l’avocat.

Il dépasserait le cadre de cette étude d’examiner en détail les circonstances dans lesquelles la génétique des caractères quantitatifs a forgé ses méthodes. Nous nous contenterons d’en rappeler les moments séminaux les plus forts, ceux dans lesquels on peut lire de la manière la plus directe une réhabilitation généticienne du darwinisme originel.

C'est sans doute dans l'œuvre du généticien américain William E. Castle (1867-1962) qu'on trouve la réaction la plus vigoureuse au dogmatisme mutationniste. Nous avons déjà mentionné l'engagement précoce de Castle dans le mendélisme, et son adhésion non moins précoce à la "théorie organique de l'évolution par mutation", en particulier à l'idée que la sélection ne "produit" à proprement parler rien, mais se contente d'"améliorer" les races par diffusion de facteurs favorables. ^[147] C'est chez lui, par ailleurs qu'on trouve, dès 1903, une première élaboration de la loi générale de l'équilibre panmictique, et la première tentative pour définir une cinétique de sélection sous hypothèse d'hérédité mendélienne.

Or Castle est, parmi les fondateurs de la génétique mendélienne, celui qui a osé d'une part mettre en cause le dogme central du mendélisme ; d'autre part entreprendre de réhabiliter le principe de sélection dans sa version darwinienne la plus orthodoxe, au nom de la "génétique". Les deux thèses étaient, dans l'esprit du généticien américain, très étroitement liées.

Dès ses premiers textes mendéliens, Castle a mis en doute l'universalité du dogme central du mendélisme, la loi de "pureté des gamètes". En 1903, il suggérait que les facteurs mendéliens ne ségrégaient pas nécessairement, mais pouvaient parfois s'associer dans les gamètes pour former un "caractère mosaïque". ^[148] De réserve marginale, cette assertion a peu à peu tourné en doctrine générale. Cette doctrine est connue sous le nom de "théorie de la contamination des gamètes" ^[149]. Elle consiste à dire que, bien que les caractères mendéliens soient des unités indépendantes

dans la reproduction sexuée, ils ne doivent pas être conçus comme des phases solides, séparées de manière absolument stricte dans le plasma germinatif du zygote. Ils sont plutôt comme des couches de cire de couleur différente accolées dans un même pain (en l'occurrence les chromosomes). Lorsque les couches se séparent, elles peuvent accidentellement emporter des fragments de l'autre unité. ^[150]

Outre cette dissidence sur le dogme central de la génétique mendélienne, Castle en est par ailleurs venu à s'opposer de plus en plus fermement au postulat mutationniste selon lequel la variabilité "fluctuante" n'est pas héréditaire. Dans une célèbre série d'expériences effectuées sur des rats de 1906 à 1919, le généticien a tenté de montrer que les facteurs mendéliens n'avaient pas la constance qu'on leur prêtait, qu'ils présentaient des fluctuations héritables, et qu'ils étaient en tant que tels exposés à l'action efficace d'une sélection graduelle et continue. C'était là une prise de position typiquement darwinienne. Mais venant de la part d'un généticien célèbre, expérimentateur habile et rigoureux, elle avait le sens d'une critique directe de la doctrine de la constance des "lignées pures". Castle a longtemps pensé avoir montré que cette doctrine était fausse, et qu'il convenait en conséquence de réhabiliter le principe de sélection dans sa forme darwinienne la plus littérale.

Ces deux dissidences ont eu une importance fondamentale à la fois dans l'histoire des théories de l'hérédité et de l'évolution. Qu'il s'agisse de la critique de la notion de pureté des gamètes, ou de l'idée d'une variabilité fluctuante affectant les caractères mendéliens eux-mêmes, l'évidence expérimentale a finalement

donné tort à Castle. Toutefois dans les deux cas, les phénomènes sur lesquels le généticien attirait l'attention ne pouvaient être ignorés, et ils ont salutairement ébranlé le dogmatisme saltationniste, préformiste et anti-darwinien des généticiens du début du siècle. C'est à vrai dire une autre vision de la génétique qui en est sortie, et tout particulièrement une autre vision de la signification génétique de l'évolution.

Les expériences de sélection de Castle ont principalement porté sur des rats. Commencées en 1906, elles ont duré jusqu'en 1919, et porté au total sur 50 000 animaux. La littérature savante aussi bien que didactique les a largement rapportées, et leur détail est désormais très bien connu des historiens des sciences. ^[151] Elles ont constitué l'une des références majeures pour quiconque s'intéressait à la théorie de la sélection dans les trois premières décennies du vingtième siècle. Nous nous contenterons ici d'en rappeler l'essentiel.

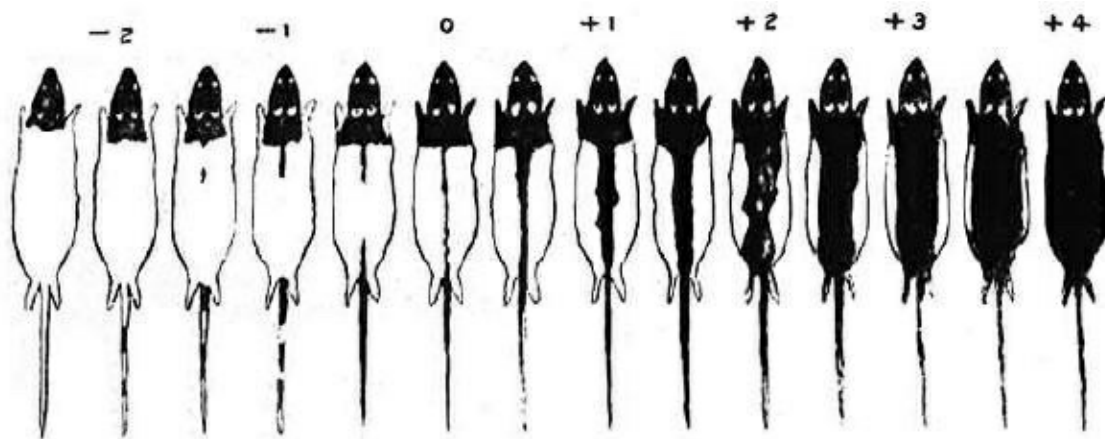
Au point de départ, il s'agissait d'un travail mendélien classique sur une variation affectant le pelage des rats. Comme chez beaucoup de rongeurs, on observe chez les rats une discontinuité marquée entre ceux les animaux dont la robe est uniformément gris (c'est le cas ordinaire), et ceux qu'on appelle "encapuchonnés" (hooded) et "panachés" (piebald). Les rats encapuchonnés et panachés ont une tête toute noire, et une sorte de raie plus ou moins large qui court sur le dos, le reste du corps étant clair. En association avec l'un de ses étudiants, H. MacCurdy, Castle a d'abord montré que le caractère "encapuchonné" se comportait comme un facteur mendélien récessif par rapport au type gris sauvage, qui est

dominant. ^[152]

Castle observait toutefois que les rats panachés présentaient des fluctuations sensibles dans le dessin du pelage. Comme ces fluctuations ne se comportaient apparemment pas de manière mendélienne, il lui a d'abord semblé raisonnable d'admettre qu'elles n'étaient pas héréditaires, et que seule l'alternative gris-panaché relevait d'une analyse génétique. Néanmoins il entreprit de sélectionner au sein d'une souche pure de rats panachés, génétiquement caractérisables comme des double récessifs pour ce caractère. L'expérience consistait à retenir systématiquement d'une part les animaux les plus foncés, d'autre part les plus clairs. On constituait ainsi deux souches dont on s'efforçait d'accentuer le caractère. En bonne théorie mendélienne, les double récessifs auraient tous dû conserver le même caractère moyen, avec la même variation "fluctuante", et donner lieu à la même analyse de régression statistique. Or, à la grande surprise du généticien, l'expérience de sélection réussit au-delà de toute attente. Au fil des années, Castle et ses collaborateurs constituèrent des lignées de plus en plus noires, et d'autres de plus en plus blanches. Au bout de quelques années, Castle avait obtenu toutes les gradations possibles entre des rats totalement noirs, et des rats dont seule la tête demeurait noire. Par ailleurs, les diverses lignées obtenues étaient stables. La figure 34 est tirée d'un mémoire publié en 1914 en collaboration avec J.C. Phillips, et récapitulant l'ensemble de l'expérience de sélection. ^[153] Les lignées "+" sont issues d'une sélection en faveur d'une tache plus étendue ; les lignées "-" sont le produit d'une sélection contraire. Les conclusions de l'étude étaient expérimentalement très claires : Bien qu'elles fussent issues

d'une unique souche de récessifs purs, les diverses lignées sélectionnées ne montraient pas de régression spontanée vers le type initial ; l'analyse biométrique montrait par ailleurs que la sélection changeait, non seulement la moyenne, mais aussi l'amplitude de la courbe de variabilité ; les modifications observées allaient bien au-delà de la variation disponible dans le stock initial ; enfin, lorsqu'on renversait le sens de la sélection, le retour au type initial était d'autant plus long que le processus de sélection avait été plus long.

Fig. 34



Echelle arbitraire du faciès “encapuchonné” des rats sélectionnés par Castle et Phillips (W.E. CASTLE & J.C. PHILLIPS, “Piebald Rats and Selection”, 1914, pl. 1.)

Ce genre d'expérience montrait sans équivoque possible que la sélection pouvait agir efficacement sur une variabilité de nature fluctuante. Par ailleurs, comme Castle travaillait sur un caractère dont il supposait qu'il ne dépendait que d'un seul gène mendélien, ses expériences de sélection semblaient aller clairement contre celles de Johannsen sur les “lignées pures”. Les lignées de rats encapuchonnés n'étaient en vérité ni “pures” ni “constantes”. Castle interprétait les faits observés en soutenant que la sélection avait pour effet de modifier le

facteur mendélien lui-même, en tirant parti de ses “fluctuations”. Cette interprétation était très étroitement liée à une critique de la loi de pureté des gamètes, autrement dit au dogme central de la génétique mendélienne. Tout au long de l’expérience, Castle avait en effet procédé à toutes sortes de croisements des souches sélectionnées entre elles, de même qu’avec une souche de contrôle, et avec diverses autres variétés. Par exemple, le croisement d’une souche “plus” avec des rats gris sauvages donnait des hybrides à partir desquels il était possible d’extraire à nouveau des double récessifs de phénotype panaché. Ces doubles récessifs étaient moins pigmentés que ceux de la souche “plus”. Castle interprétait ce fait par une “contamination” du facteur mendélien transformé. Ainsi se dégagait l’idée que le gène (et par suite le génotype) était instable, et que cette instabilité pouvait donner prise à un processus de sélection. De la sorte il y avait un lien explicite entre la dissidence généticienne de Castle et son engagement darwinien. Comme l’indique bien le titre même du mémoire récapitulatif de 1914, les mêmes expériences visaient à tester dans le même temps “l’efficacité de la sélection” et “la théorie de la pureté des gamètes dans des croisements mendéliens”. ^[154]

Castle proposait donc que les gènes soient exposés en tant que tels à la sélection en raison de fluctuations intimes qui les affectaient. Le sort de cette spéculation de Castle est connu. Divers généticiens (MacDowell, Pearl, Sturtevant, Wright, Pictet) ont montré que ce que Castle avait pris pour un matériel génétiquement homogène, était en réalité hétérogène. Castle n’avait pas sélectionné sur un facteur mendélien, mais sur plusieurs, ce qui ramenait à l’hypothèse classique des

“facteurs multiples”. ^[155] On attirait par ailleurs l’attention sur le fait que la sélection des rats panachés s’acheminait vers une limite, qui correspondait à l’uniformisation des génotypes. Enfin des procédures sophistiquées de croisement montraient que l’allèle que Castle supposait altéré était bel et bien demeuré constant tout au long de l’expérience, et qu’il convenait donc d’écarter l’hypothèse que des allèles légèrement différents fussent apparus au cours de l’expérience de sélection. Bref, l’interprétation génétique des expériences de Castle tournait à la victoire de la thèse de Johannsen : la sélection ne peut que purifier les génotypes mélangés dans une population, elle ne peut pas modifier les gènes, ni par voie de conséquence les génotypes.

Toutefois cette victoire de la rationalité généticienne ne laissait pas indemne la représentation mutationniste de l’évolution. Les expériences de sélection de Castle, dûment réinterprétées, ont convaincu que le temps d’une authentique synthèse de la génétique et du darwinisme était venu. Les fondateurs de la génétique des populations, tout particulièrement Wright (qui fut l’assistant de Castle) et Fisher ont clairement exprimé en quoi les données de Castle avaient contraint à cette synthèse. ^[156]

En premier lieu, ces expériences rendaient intenable l’opposition tranchée entre la variabilité discrète (héréditaire) et la variabilité quantitative ou fluctuante. Sous réserve d’admettre que la variation continue est l’effet macroscopique d’un déterminisme polygénique, on pouvait concevoir qu’elle soit exposée comme telle à l’action efficace de la sélection naturelle. En second lieu, l’exemple des rats panachés montrait

qu'un même facteur mendélien, inaltéré dans sa structure, pouvait être "modifié" dans ses effets à raison du contexte génétique. C'était par exemple le cas du même gène récessif isolé par Castle chez le rat, qui tantôt déterminait un pelage noir, tantôt déterminait un pelage quasiment blanc. À la fin des années 1920, on appelait "gène modificateur" tout gène susceptible de modifier l'expression d'un autre gène. Les gènes modificateurs rejoignaient la notion déjà ancienne d'épistasie (autrement dit d'interaction génique). Ils devaient, avec le développement des travaux expérimentaux, se révéler d'une extrême importance théorique. Car s'il était possible qu'un même allèle détermine des caractères opposés à raison de leur contexte génétique, il n'était plus possible de se représenter les gènes comme déterminant de manière univoque les caractères, et de raisonner comme si l'unique effet de la sélection était de trier des particules. Si le même gène pouvait être dominant dans un contexte, récessif dans un autre, s'il pouvait déterminer tel sexe ou l'autre, s'il pouvait être tantôt létal tantôt favorable, la théorie de la sélection ne pouvait se réduire à n'être qu'une cinétique de remplacement de particules héréditaires.

On conçoit donc que la réhabilitation du principe darwinien de sélection, loin de simplifier celui-ci, ait en réalité ouvert un champ théorique et expérimental particulièrement complexe. Ce champ d'investigation n'est rien d'autre que celui de la génétique des populations.

Il est une autre manière de rendre compte de la même histoire. Elle consiste à considérer les problèmes du seul point de vue de l'hérédité, en montrant comment la rationalité continuiste

et phénoménaliste de la biométrie et celle, discontinuiste et déterministe de la génétique mendélienne, se sont en définitive rencontrées. Cette approche est plus familière. Nous en rappellerons brièvement les grandes lignes. ^[157]

Le sort de la variation continue sous hypothèse mendélienne était aisément prévisible dans son principe. Les biométriciens avaient depuis longtemps admis comme possibilité théorique que l'hérédité soit particulière dans son mécanisme physiologique. Cette hypothèse était celle de Galton, qui avait noté, dans *L'hérédité naturelle*, que des caractères comme la taille ne peuvent dépendre que d'un grand nombre de caractères plus élémentaires (comme par exemple la grandeur des différents os). Galton faisait remarquer à cette occasion que, même si ces caractères se comportent physiologiquement comme des particules indépendantes et discrètes, le jeu de leurs combinaisons doit produire une variation observable d'apparence continue, et une hérédité d'apparence "mélangée". ^[158] Cette proposition s'appuyait sur une vénérable tradition statistique, très précisément sur l'interprétation que Laplace avait donnée de la loi de Gauss : si un grand nombre de causes indépendantes concourent à un certain effet mesurable, la distribution de fréquence des mesures peut être considérée comme peu différente d'une loi normale.

Dès la redécouverte des lois de Mendel, les biométriciens n'ont pas manqué d'appliquer cette vieille maxime. Ainsi Udney Yule notait-il, dès 1902, à propos des "caractères-unités" ou facteurs mendéliens :

"Même si les variations des 'unités' se font exclusivement

par étapes discrètes (ce qui n'est pas prouvé), la variation discontinue doit se fondre insensiblement en variation continue, en raison de la nature composée de la majorité des caractères avec lesquels on a affaire. Il ne semble y avoir aucune échappatoire à une telle conclusion (...) Des considérations semblables valent aussi pour l'hérédité par mélange. Il est tout à fait possible que des caractères qui à certains égards se comportent conformément aux lois de Mendel, c'est-à-dire des 'caractères unités', apparaissent par ailleurs dans certains cas comme mélangés dans le zygote." ^[159]

Un an plus tard, Karl Pearson donnait une première élaboration mathématique de cette suggestion, dans un texte intitulé : "D'une théorie généralisée de l'hérédité alternative, avec référence spéciale aux lois de Mendel". ^[160] Dans ce texte, Pearson montrait que l'hypothèse mendélienne est parfaitement à même de rendre compte d'une variation héréditaire continue. Il montrait que, sous réserve d'admettre qu'un nombre relativement important de loci interviennent de manière additive dans l'hérédité d'un caractère quantitatif, on peut retrouver les grandes lois de l'hérédité que Galton et la biométrie avaient établies de manière purement statistique. Pearson montrait en particulier comment le schème mendélien est compatible avec une analyse des phénomènes d'hérédité dans les langages de la régression statistique et de l'hérédité ancestrale. On peut en vérité déduire celle-ci de l'hypothèse multifactorielle. Ce texte tout à fait étonnant, où Pearson ébauche par ailleurs la loi de l'équilibre panmictique, pourrait à juste titre passer pour l'écrit fondateur de la génétique quantitative. Toutefois Pearson notait que les

prédictions mendéliennes n'étaient pas en accord avec les corrélations observées pour la taille entre individus humains apparentés, en particulier entre collatéraux. Comme devait le faire remarquer Yule quelque temps après, ce désaccord tenait à ce que Pearson admettait une dominance complète. Sous réserve d'admettre une dominance partielle, on pouvait en réalité déduire des corrélations entre apparentés proches de celles observées. ^[161]

Les doctrines fondamentales de la génétique quantitative ont été ébauchées de très bonne heure en tout cas bien avant l'article canonique publié en 1918 par Fisher, souvent crédité d'avoir jeté les premiers fondements de la discipline. La littérature biométricienne montre que Pearson et quelques autres ont très vite aperçu les possibilités formelles du mendélisme pour l'étude de la variation continue. Si ces prémonitions sont restées confidentielles pour l'essentiel, c'est en raison de l'hostilité épistémologique inconditionnelle dont Pearson ne s'est jamais départi à l'égard du mendélisme.

Quoi qu'il en soit, on ne doit pas exagérer la portée des premiers balbutiements de la génétique quantitative théorique pour les biologistes du début du siècle. Ce n'est pas dans la formalisation mathématique que ceux-ci se sont convaincus de la plausibilité de l'hypothèse multifactorielle. Ce sont des travaux expérimentaux comme ceux de H. Nilsson-Ehle (1909-1911) ou T. Tammes (1911) qui y ont réussi. Ces travaux portaient sur le déterminisme génétique de caractères quantitatifs divers dans des organes végétaux, comme par exemple la longueur de la tige ou de la graine dans le blé et l'avoine (Nilsson-Ehle), ^[162] ou l'intensité de coloration de la

fleur de lin (Tammes). ^[163] Ces deux botanistes ont postulé que de tels caractères étaient déterminés par un petit nombre de facteurs mendéliens, chaque allèle agissant de manière additive sur l'intensité du caractère. Dans ces travaux, on raisonne en fait comme si à chaque locus il y avait deux allèles possibles susceptibles d'agir comme des facteurs "+" ou "-". Par exemple, si un caractère comme la longueur d'un organe est déterminé par deux loci, on admet que les grades du caractère sont déterminés par les "doses" de "gène +" (aabb : 0 ; Aabb ou aaBb : 1 ; AAbb ou AaBb ou aaBB : 2, etc.). L'hypothèse peut paraître simpliste, mais le fait est qu'elle a permis des prédictions tout à fait testables et fécondes. C'est ce genre d'étude qui, bien avant la modélisation de Fisher, a convaincu de la capacité de la génétique mendélienne à absorber la variation quantitative.

Nous laisserons là ce bref aperçu sur les origines de la génétique quantitative (ou biométrie). Il nous suffit ici d'en tirer la leçon. Pour qui voulait le voir dans les années 1910, l'opposition entre variation discrète (héréditaire) et variation fluctuante (non héréditaire) relevait d'une simplification abusive. La physiologie de la transmission héréditaire imposait assurément que les déterminants fussent organisés de manière discrète. Mais la variabilité continue n'était pas moins "héréditaire" que la variation discontinue, et pouvait en dernière analyse s'interpréter de manière mendélienne. Dès lors, rien ne s'opposait plus à une réhabilitation du principe de sélection dans la forme même où Darwin l'avait conçu, c'est-à-dire un principe de construction des formes par "accumulation d'écarts si infimes qu'ils sont à peine appréciables par l'œil humain". ^[164]

* * *

Concluons sur la rencontre du darwinisme avec la science expérimentale de l'hérédité. De la génétique mendélienne, c'est en définitive une théorie bicéphale de la sélection qui a émergé. En première analyse, le formalisme mendélien et la théorie de la mutation ont imposé une vision de la sélection comme dynamique de substitution génique dans une population. C'est dans ce langage que le principe a acquis l'intelligibilité opératoire qui lui manquait. Comme aimait à le dire J.B.S. Haldane, une fois absorbée dans la génétique des populations, la théorie de la sélection a les allures d'une "mécanique" de l'évolution. Une fois données les forces (intensité de sélection, pression de mutation, fluctuations d'échantillonnage), et l'état initial (la structure génétique de la population à un moment donné), on peut en principe prédire l'état le plus probable du système à toute génération future. Une telle théorie est formellement indifférente à l'ampleur de la variation : il importe peu que l'allèle muté ait un "grand" ou un "petit" effet. C'est pourquoi l'argumentaire darwinien y a, entre autres, sa place.

Mais à côté de cette théorie de nature stœchiométrique, le mendélisme faisait place aussi à une sélection plus littéralement darwinienne, la sélection de la variabilité quantitative. Avec le recul du temps, il est raisonnable de dire que c'est cette sélection-là qui soulevait, et soulève encore les problèmes théoriques les plus difficiles, mais aussi les plus fondamentaux. Car s'il est vrai que la théorie génétique de la sélection s'exprime toujours dans le langage intuitivement simple des fréquences géniques, il serait naïf de croire qu'elle

se réduit à une cinétique de l'accumulation de mutations favorables. Le grand défi auquel le darwinisme du vingtième siècle a dû faire face est celui des systèmes d'interaction dans lesquels les gènes acquièrent une valeur sélective.

Du mendélisme, ce n'est donc pas un darwinisme simplifié qui a émergé, mais un darwinisme pluralisé. D'un côté une cinétique locale du changement génétique, formalisable et hautement prédictive ; de l'autre une méditation difficile, mais fondamentale sur la dynamique de modification de caractères quantitatifs qui seuls ont, à proprement parler, une valeur sélective.

Notes du chapitre VIII

[1] ↑ H. DE VRIES, *Die Mutationstheorie* (1901-1903).

[2] ↑ F. JENKIN, "The Origins of Species" (1867), p. 281.

[3] ↑ H. DE VRIES, *Intracelluläre Pangenesis* (1899). Nous nous référerons à la traduction américaine de 1910, publiée sous le titre : *Intracellular Pangenesis*.

[4] ↑ H. DE VRIES, *Intracellular Pangenesis*, pp. 5-6.

[5] ↑ *Ibid.*, p. 65.

[6] ↑ *Ibid.*, p. 13. On reconnaît dans cette déclaration un état d'esprit qui sera caractéristique de la génétique mendélienne. Le terme même de "gène", que Wilhelm Johannsen proposera en 1909 pour désigner les facteurs mendéliens, ne sera d'ailleurs rien d'autre qu'une abréviation du "pangène" de De Vries. Il y a ainsi une filiation conceptuelle et terminologique qui, partant de la "pangenèse" de Darwin (1868), passe par sa réinterprétation non lamarckienne (De Vries, 1889), puis par l'émergence de la "génétique" comme "physiologie de la descendance" fondée sur la méthodologie mendélienne (Bateson, 1905-1906), et aboutit enfin à la notion de "gène" comme facteur mendélien (Johannsen, 1909). Le rapprochement entre les travaux précoces de De Vries et Mendel ne doit cependant pas être poussé trop loin. On ne trouve pas en 1889 chez De Vries l'hypothèse fondamentale de

Mendel, qui est celle de l'existence des déterminants héréditaires sous plusieurs formes alternatives (ce qu'on appellera plus tard, les "allélomorphes").

[7] ↑ H. DE VRIES, *Intracellular Pangenesis*, p. 74.

[8] ↑ *Ibid.* p. 71.

[9] ↑ *Ibid.* p. 71.

[10] ↑ H. de VRIES, "Sur la loi de disjonction des Hybrides" (1900).

[11] ↑ L'article est d'abord paru en Allemand ("Ueber halbe Galtoncurven", 1894), puis en français (1895).

[12] ↑ H. de VRIES, *The Mutation Theory* (trad. angl. 1909), I^è partie, Chap. III.

[13] ↑ "La théorie de la sélection repose sur deux hypothèses non prouvées : (1) L'amélioration produite par la sélection peut se poursuivre sur une période indéfinie. (2) Le résultat de la sélection devient indépendant du processus même de sélection. L'expérience des éleveurs est en contradiction manifeste avec ces deux hypothèses". (*Ibid.*, pp. 85-86).

[14] ↑ W. B. PROVINE, *The Origins of Theoretical Population Genetics* (1973), pp. 66-68.

[15] ↑ H. de VRIES, *The Mutation Theory* (trad. angl. 1909), "Introduction", p. 4.

[16] ↑ *Ibid.*, pp. 211-212.

[17] ↑ "Sous me terme général de variation sont inclus deux phénomènes distincts : la mutabilité et la fluctuation." (*Ibid.*, p. 5).

[18] ↑ *Ibid.*, p. 4.

[19] ↑ *Ibid.*, "Préface au premier volume", p. viii.

[20] ↑ Il va de soi, pour un généticien d'aujourd'hui, que les "mutations" de De Vries n'avaient pas grand chose à voir avec ce que la génétique mendélienne a peu après appelé du même nom. Les mutations d'*Oenothera* se sont révélées pour l'essentiel être un cas particulier de ce que Muller a appelé en 1918 les "létaux balancés". Ce phénomène est très différent de l'altération ponctuelle d'un gène mendélien. L'analyse cytogénétique devait montrer par ailleurs que les *Oenothères* sont le siège de phénomènes de translocation tout à fait exceptionnels, qui expliquent entre autres la stabilité des générations filiales.

[21] ↑ *Ibid.*, p. 257.

[22] ↑ W.L. JOHANNSEN, *Ueber Erbllichkeit in Populationen in Reinen Linien. Ein Beitrag zur Beleuchtung schwebender Selektionsfragen* (1903). Ce livre est la traduction allemande du texte original, paru en danois dans les Actes de l'Académie

Royale des Sciences du Danemark. On en trouvera des traductions anglaises partielles dans H. GALL & E. PUTSCHAR, *Selected Readings in Biology for Natural Sciences* (1955), ou J. PETERS, *Classic Papers in Genetics* (1959).

[23] ↑ W. BATESON, & E.R. SAUNDERS, “Experimental Studies in the Physiology of Heredity” (1902), pp. 126-130.

[24] ↑ W.L. JOHANNSEN, *Ueber Erbllichkeit in Populationen in Reinen Linien*.(1903), p. 66.

[25] ↑ *Ibid.* pp. 57-58.

[26] ↑ *Ibid.*, p. 58.

[27] ↑ C’est Bateson qui a en 1905 le premier proposé d’utiliser le terme de “génétique” pour désigner la science de la variation et de l’hérédité, ou “physiologie de la descendance”. Le contexte est celui d’un échange de correspondance dans laquelle il s’agissait de savoir comment désigner une chaire qui lui reviendrait éventuellement à Cambridge. On créa en fait une chaire de protozoologie. L’année suivante, lors du “troisième Congrès sur l’hybridation végétale”, Bateson proposa solennellement d’appeler désormais “génétique” l’étude des faits d’hérédité et de variation sous hypothèse mendélienne. C’est ainsi que les premiers Congrès sur “l’hybridation” furent rebaptisés “Congrès de génétique”. La formule que nous avons citée est extraite des Actes du troisième Congrès (Sur cet épisode légendaire, voir L.C. DUNN, *A Short History of Genetics*, 1965, pp. 68-69).

[28] ↑ F. GALTON, “On the Relationship” (1872), p. 395. Le terme de “stirp” apparaît dans “A Theory of Heredity” (1875, 1876), et la version française “stirpe” dans la traduction de l’article précité (1876).

[29] ↑ A. WEISMANN, “De l’hérédité” (1883). Publié en français dans : *Essais sur l’hérédité et la sélection naturelle* (1892), pp. 117-156.

[30] ↑ Voir par exemple K. PEARSON, *Nature and Nurture, the Problem of the Future* (1910). On y trouve des séries interminables de coefficients de corrélation supposés exprimer la “force de la nature” (Strength of Nature) et la “force de l’environnement” (Strength of Nurture).

[31] ↑ W.L. JOHANNSEN, *Elemente der Exakten Erblchkeitslehre* (1909), pp. 162-163. Reproduit dans L.C. DUNN, *A Short History of Genetics* (1965), pp. 91-92.

[32] ↑ W.L. JOHANNSEN, “Does Hybridization Increase Fluctuating Variability?” (1907).

[33] ↑ G. MENDEL, “Versuche über Pflanzen-Hybriden” (1865). Trad. angl. (1966), pp. 40-41.

[34] ↑ W.L. JOHANNSEN, *Elemente der Exakten Erblchkeitslehre* (1909), p. 165.

[35] ↑ W.L. JOHANNSEN, *Ueber Erbllichkeit in Populationen und in Reinen Linien*. (1903), p. 64.

[36] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 152.

[37] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. -XII. On a Generalised Theory of Alternative Inheritance, with special Reference to MENDEL’s Laws” (1904), p. 60. Le texte est daté du 11 Septembre 1903.

[38] ↑ *Ibid.*, pp. 84-85.

[39] ↑ Cf *supra* n. 31.

[40] ↑ J.P. LOTSY, *Evolution by Means of Hybridation* (1916).

[41] ↑ *Ibid.*, p. VII

[42] ↑ J.P. LOTSY, *ibid.*, p. 118.

[43] ↑ P.J. BOWLER, *The Eclipse of Darwinism* (1983), chap. 8, p. 197.

[44] ↑ W. BATESON, “President’s Address to the British Association for the Advancement of Science” (1914).

[45] ↑ Voir W. BATESON, *Problems of Genetics* (1913), où les phases originelles de l’histoire sont rappelées.

[46] ↑ H.J. MULLER, “Genetic Variability, Twin Hybrids and Constant Hybrids, in a Case of Balanced Lethal Factors” (1918). Cet article célèbre concluait une controverse qui avait duré plus de dix ans. Dans le détail, le cas d’*Oenothera* était extrêmement complexe, et recouvrait d’autres phénomènes que celui des létaux balancés : anneaux de translocation, polyploïdie, et même dans un cas, une authentique “mutation” au sens actuel du terme.

[47] ↑ Pour l’essentiel, ces travaux datent des années 1920. Sur la vie et l’œuvre de H.J. MULLER, voir E.A. CARLSON, *Genes, Radiation and Society : The Life and Work of H.J. MULLER* (1981). L’article capital sur la mutation est de 1922 : “Variation due to change in the Individual Gene”. Voir aussi le témoignage direct de A.H. STURTEVANT, *A History of Genetics* (1965), chap. 11.

[48] ↑ G. MENDEL, “Versuche über Pflanzen-Hybriden” (Expériences sur les plantes hybrides), 1865, trad. angl. in C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds., *The Origins of Genetics : A Mendel Source Book* (1966), p. 2. Sauf indication contraire, les références à Mendel seront systématiquement données dans cette édition anglaise. Le premier mémoire de Mendel fut traduit et publié en français en 1907 dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*. Cette traduction est à nouveau disponible dans C. LENAY (éd.), *La découverte des lois de l’hérédité : Une Anthologie* (1990).

[49] ↑ W. BATESON & E.R. SAUNDERS, “Experimental Studies in the Physiology of

Heredity” (1902), p. 12. Il s’agit d’un rapport présenté le 17 Décembre 1901.

[50] ↑ W.E. CASTLE, “Mendel’s Law of Heredity” (1903). Le texte est daté du 20 Décembre 1902.

[51] ↑ Voir par exemple : L.C. DUNN, *A Short History of Genetics* (1965), chap. 1. §.7 ; A.H. STURTEVANT, *A History of Genetics* (1966), chap. 4 ; C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds., *The Origins of Genetics : A Mendel Source Book* (1966) R. OLBY, *Origins of Mendelism* (1984), chap. 6.

[52] ↑ H. de VRIES, “Das Spaltungsgesetz der Bastarde” (présenté le 30 Mars, paru le 25 Avril 1900 dans *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*).

[53] ↑ H. de VRIES, “Sur la loi de disjonction des Hybrides” (paru le 26 Mars dans les *Comptes-Rendus de l’Académie des Sciences de Paris*).

[54] ↑ C. CORRENS, “G. Mendel’s Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde” (paru en Mai 1900, dans *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*).

[55] ↑ E. von TSCHERMAK, “Ueber künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*” (paru en Juillet 1900, dans *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*).

[56] ↑ C. CORRENS, trad. angl. in C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds., *The Origins of Genetics : A Mendel Source Book* (1966), pp. 119-120.

[57] ↑ R. OLBY, *Origins of Mendelism* (1966), pp. 120-124.

[58] ↑ Tschermak demeure étranger à la combinatoire que Mendel discerne sous les rapports numériques entre formes observées. C’est la raison pour laquelle Curt STERN a exclu les textes de Tschermak de l’anthologie qu’il a consacrée à l’origine de la génétique (*The Origin of Genetics : A Mendel Source Book*, 1966, “Foreword”, pp. X-XII).

[59] ↑ H. de VRIES, “Das Spaltungsgesetz...” (1900), trad. angl. (1966), p. 110.

[60] ↑ Dans un “post scriptum”, Correns écrit, en réaction à l’article en langue allemande de De Vries : “La loi de Mendel ne peut s’appliquer de manière universelle” (“G. Mendel’s Regel...”, trad, angl., 1966, p. 132). L’article de Correns était d’ailleurs très explicite sur ce point : “Cette loi n’est applicable qu’à un certain nombre de cas, très précisément ceux où l’un des membres d’une paire de caractères domine, et probablement aux seuls hybrides de variétés. Il paraît impossible que tous les caractères de tous les hybrides se conforment à cette loi.” (*Ibid.*, p. 131).

[61] ↑ W.B. PROVINE cite à cet égard une étonnante lettre de De Vries à Bateson, datée du 12 Mai 1902 : “Je vous en ai prié la dernière fois, ne vous arrêtez pas à Mendel ! (...) Il me devient de plus en plus clair que le mendélisme est une exception aux règles générales du croisement. Ce n’est en aucune manière LA règle !”(The

Origins of Theoretical Population Genetics, 1971, p. 68).

[62] ↑ H. DE VRIES, “Das Spaltungsgesetz der Bastarde” (1900), trad. angl. (1966), p. 108 ; C. CORRENS, “G. Mendel’s Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde” (1900), trad. angl. (1966), p. 131.

[63] ↑ H. DE VRIES, “Das Spaltungsgesetz der Bastarde” (1900), trad. angl. (1966), p. 112. Souligné par l’auteur.

[64] ↑ W. BATESON & E.R. SAUNDERS, “Experimental Studies in the Physiology of Heredity” (1902), p. 12.

[65] ↑ R. OLBY, *Origins of Mendelism*. (1985), p.

[66] ↑ L. CUÉNOT, “Les recherches expérimentales sur l’hérédité” (1902), p. LIX.

[67] ↑ W. BATESON & E.R. SAUNDERS, “Experimental Studies in the Physiology of Heredity” (1902), pp. 126 sq.

[68] ↑ H. “Das Spaltungsgesetz der Bastarde” (1900), trad. angl. (1966). La phrase que nous citons inaugure le paragraphe sur “la loi de ségrégation des hybrides”.

[69] ↑ W. SUTTON, “On the Morphology of the Chromosome Group of *Brachystola magna*” (1902). Sur le détail de cette histoire, voir les belles pages de L.C. DUNN, *A Short History of Genetics* (1965), chap. 11.

[70] ↑ W.E. CASTLE, “The Laws of Gabon and Mendel, and some Laws governing Race Improvement by Selection” (1903), p. 230.

[71] ↑ H. de VRIES, “Das Spaltungsgesetz...” (1900), trad. angl. (1966), p. 110.

[72] ↑ H. de VRIES, *ibid.*, p. 110 ; C. CORRENS, “G. Mendel’s Regel...”, trad. angl. (1966), p. 131.

[73] ↑ Outre le mémoire de 1865, voir la lettre à Cari Nägeli du 27 Septembre 1870, où le terme d’Anlage est utilisé dans le sens que lui ont donné le théoriciens de l’hérédité.

[74] ↑ Lettre de MENDEL à NÄGELI, 31 Décembre 1866, reproduite et traduite en anglais dans : C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds, *The Origins of Genetics : A Mendel Source Book* (1966), p. 57.

[75] ↑ Voir par exemple : H. De Vries, “Das Spaltungsgesetz...” (1900) ; W.F.R. WELDON, “Mendel’s Laws of Alternative Inheritance in Peas” (1901) ; K. PEARSON, “On a Generalized Theory of Alternative Inheritance, with Special Reference to MENDEL’s Laws” (1904).

[76] ↑ La dominance était pour Mendel une hypothèse auxiliaire d’une grande importance pour établir sa loi de formation des hybrides. Mais dans son esprit, elle n’était pas universelle, même pour les caractères qui se conformaient à ladite loi.

Dans une lettre à Nägeli du 27 Septembre 1870, Mendel admettait que l'hybride de deux formes pures puisse avoir une apparence différente de celle des formes parentales (C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds., *The Origins of Genetics : A Mendel Source Book* (1966), pp. 95-96).

[77] ↑ G. MENDEL, “Versuche über Pflanzen-Hybriden” (1865), *cit. in* C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds., *The Origins of Genetics : A Mendel Source Book* (1966), (1966), p. 2.

[78] ↑ *Ibid.*, p. 3.

[79] ↑ *Ibid.*, p. 16.

[80] ↑ *Ibid.*, p. 27.

[81] ↑ Ceci apparaît bien par exemple dans cette formule : “La loi de combinaison des traits distinctifs selon laquelle le développement hybride s’accomplit...”. Quelques lignes plus loin, Mendel parle de “la loi de développement découverte sur *Pisum*” (*Ibid.*, P. 32).

[82] ↑ J. JINDRA, “A Possible Derivation of the Mendelian Series” (1971). Voir aussi sur ce point les remarques de R. OLBY, *Origins of Mendelism* (1985), chap. 5 & 6.

[83] ↑ G. MENDEL, *Ibid.*, pp. 1-23.

[84] ↑ Cette remarque de Nägeli est citée par Mendel dans une lettre du 18 Avril 1867 (C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds., *The Origins of Genetics : A Mendel Source Book* (1966), p.63).

[85] ↑ G. MENDEL (1867), *ibid.*, p. 63.

[86] ↑ G. MENDEL, “Versuche...” (1865), trad. angl. (1966), pp. 23-38.

[87] ↑ *Ibid.*, p. 24.

[88] ↑ *Ibid.*, p. 24.

[89] ↑ *Ibid.*, p. 24.

[90] ↑ *Ibid.*, pp. 42-43.

[91] ↑ *Ibid.*, pp. 24-29.

[92] ↑ *Ibid.*, p. 30.

[93] ↑ *Ibid.*, p. 30. Evoquant les individus issus des associations A/A et a/a, Mendel déclare sans équivoque : “les produits de [cette] association doivent être constants, à savoir A et a”. Voir aussi la lettre à Nägeli du 18 Avril 1867, C. STERN & E.R. SHERWOOD (1966), pp. 61-62.

[94] ↑ W. BATESON & E.R. SAUNDERS, “Experimental Studies in the Physiology of

Heredity” (1902), p. 12.

[95] ↑ Lettre de Mendel à Nägeli, 18 Avril 1867, C. STERN & E.R. SHERWOOD (1966), p. 62.

[96] ↑ J. HEIMANS, “Mendel’s Ideas on the Nature of Hereditary Characters. The Explanation of Fragmentary Records of Mendel’s Hibridizing Experiments” (1971).

[97] ↑ G. MENDEL, “Versuche...” (1865), trad. angl. (1966), pp. 42-43.

[98] ↑ R. OLBY, “Mendel no Mendelian ?” (1979).

[99] ↑ G. MENDEL, “Versuche...” (1865), trad. angl. (1966), p. 43.

[100] ↑ *Ibid.* p. 2.

[101] ↑ *Ibid.*, pp. 44-47.

[102] ↑ L’image est de Bateson, *loc. cit.* n. 92.

[103] ↑ G. MENDEL, *ibid.*, pp. 40-41.

[104] ↑ *Ibid.*, pp. 37-38.

[105] ↑ *Ibid.*, p. 43.

[106] ↑ “Mendel n’était pas en plein accord avec les conceptions de Darwin qui se répandaient alors avec succès, et c’est ainsi qu’il s’est embarqué dans ses expériences sur les pois” (*Mendel’s Principles of Heredity*, 1909, p. 311). Pour une critique de ce propos, voir R.A. FISHER, “Has Mendel’s Work Been Rediscovered ?” (1936).

[107] ↑ Lettre de MENDEL à NÄGELI, 27 Septembre 1870, C. STERN & E.R. SHERWOOD (1966), p. 96.

[108] ↑ Sur les indices matériels permettant de penser que Darwin n’a pas eu connaissance des expériences de Mendel, ni directement, ni indirectement, voir R. OLBY, “References to Mendel before 1900”, in *Origins of Mendelism* (1985), pp. 219-234. Il est par ailleurs très intéressant de considérer les propos que Darwin tient sur le pois cultivé (*Pisum sativum*) dans la *Variation des animaux et des plantes sous l’action de la domestication*. Si Darwin avait eu vent des expériences de Mendel, on imagine mal qu’il ne l’ait pas mentionné dans un passage comme celui-ci, identiquement présent dans les éditions de 1868 et 1875 : “Ainsi que pour d’autres plantes, certaines variétés peuvent se propager conformément à leur type, tandis que d’autres montrent une tendance prononcée à varier ; ainsi M. Masters, ayant trouvé dans une même gousse deux pois différents, l’un rond et l’autre ridé, remarque chez les plantes provenant du pois ridé une forte tendance à produire des pois ronds. Le même, après avoir obtenu d’une plante quatre sous-variétés distinctes, dont les pois étaient bleus et ronds, blancs et ronds, bleus et ridés, blancs et ridés, sema ces quatre variétés séparément pendant plusieurs années

consécutives, et chacune d'elles a toujours produit les quatre sortes mélangées ensemble !" (C. DARWIN, *Variation* (1896), Vol. 1, pp. 348-349 ; trad. fr., 1868, Vol. 1, p. 350).

[109] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1868), chap. 22.

[110] ↑ Weismann adhéraît comme Galton à une représentation "ancestrale" de l'hérédité : "Il n'y a que (...) la substance nucléaire qui puisse être le véhicule des tendances héréditaires (...). Chacun des deux noyaux qui se réunissent à la fécondation doit contenir le plasma nucléaire germinatif des deux parents dont procède cette génération, mais ce plasma contenait et contient encore le plasma nucléaire des cellules germinatives des grands parents comme celui des arrière-grands parents, et ainsi de suite. Le plasma nucléaire des différentes générations doit d'ailleurs y figurer en proportion de leur éloignement dans le temps selon un ratio qui va toujours en diminuant d'après le même calcul appliqué jusqu'ici au croisement des races pour déterminer la "fraction" de sang noble qui est contenue dans quelque descendant. Tandis que le plasma germinatif du père ou de la mère constitue la moitié du noyau cellulaire germinatif de l'enfant, celui du grand-père n'y entre que pour 1/4, celui de la dixième génération, pour 1/1024 et ainsi de suite. Ce dernier plasma germinatif peut néanmoins très bien agir dans la constitution de l'organisme de l'enfant." (A. WEISMANN, "La continuité du plasma germinatif comme base d'une théorie de l'hérédité", 1885).

[111] ↑ K. PEARSON, "The Law of Ancestral Heredity" (1903), p. 211.

[112] ↑ W.F.R. WELDON, "Mendel's Laws of Alternative Inheritance in Peas" (1901), p. 252.

[113] ↑ C. DARWIN, *Variation* (1868), Chap. XIV, § "Fixité des caractères". Voir notre analyse *supra*. Chap. I, sec. III, §2, "hérédité et modification".

[114] ↑ Weinberg a en fait légèrement précédé Hardy. Sur le détail de l'histoire, voir W.B. PROVINE, *The Origins of Population Genetics* (1971), pp. 131 sqq.

[115] ↑ G. MENDEL, "Versuche..." (1865), trad. angl. (1966), p. 16.

[116] ↑ *Ibid.*, p. 39.

[117] ↑ Le second et dernier mémoire de 1869 est entièrement consacré à *Hieracium*, de même qu'une bonne partie de la correspondance avec Nägeli.

[118] ↑ G. MENDEL, "Über einige künstlicher Befruchtung gewonnenen Hieracium Bastarde" (1869), trad. angl. (1966), p. 51.

[119] ↑ "Les expériences ici discutées confirment l'observation faite par Gärtner, Kölreuter, et d'autres, selon laquelle les hybrides ont une tendance à faire retour aux formes parentales. On peut montrer que le nombre des hybrides issu d'une fécondation décroît significativement de génération en génération en comparaison du nombre de nouvelles formes constantes et de leur progéniture, *et pourtant ils ne*

peuvent jamais disparaître complètement.” (G. MENDEL, “Versuche...” (1865), trad. angl. (1966), p. 16 ; nous soulignons).

[120] ↑ U. YULE, “Mendel’s Laws and their Probable Relations to Intra-Racial Heredity” (1902), p. 225.

[121] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. XII- On a Generalised Theory of Alternative Inheritance, with Special Reference to Mendel’s Laws” (1904), p. 60.

[122] ↑ Rapporté dans G.H. HARDY, “Mendelian Proportions in a Mixed Population” (1908), p. 49.

[123] ↑ La démonstration de Hardy est différente de celle à laquelle nous sommes aujourd’hui accoutumés. Hardy ne raisonne pas sur la fréquence des allèles, mais exclusivement sur celle des génotypes. Il part de trois génotypes AA, Aa, aa, distribués de manière quelconque selon les proportions $p : 2q : r$. Si les croisements se font au hasard, la génération suivante a pour structure : $(p + q)^2 : 2(p + q)(q + r) : (q + r)^2$, ou si l’on veut : $p_1 : 2q_1 : r_1$. Pour que cette distribution soit la même que celle de la génération précédente, il suffit que la fréquence de l’un des allèles, par exemple p, soit conservée. Soit : $p / (p + 2q + r) = p_1 / (p_1 + 2q_1 + r_1)$. En développant et simplifiant, on obtient la condition $q^2 = pr$. Or la seconde génération satisfait précisément cette condition. On voit en effet qu’avec $q_1 = (p+q)(q+r)$, et $p_1 r_1 = (p+q)^2 (q+r)^2$, on a $q_1^2 = p_1 r_1$. Par conséquent, la population conservera la même structure aux générations suivantes. (G. H. HARDY, *ibid.*, p. 49).

[124] ↑ *Ibid.*, p. 49.

[125] ↑ N. WEINBERG, “Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen” (1908). Sur les particularités de la découverte de Weinberg, voir “Wilhem Weinberg, 1862-1937” (1962), et W.B. PROVINE, *The Origins of Theoretical Population Genetics* (1971), pp. 134-136. Weinberg a d’emblée généralisé la loi d’équilibre au cas de n allèles. On lui doit aussi, bien avant Fisher, une analyse des caractères quantitatifs en termes mendéliens.

[126] ↑ W.E. CASTLE, “The Laws of Heredity of Galton and Mendel, and some Laws Governing Race Improvement by Selection” (1903), p. 237. (voir *infra*, “la nouvelle figure de la sélection”).

[127] ↑ G.H. HARDY, “Mendelian Proportions in a Mixed Population” (1908), p. 50.

[128] ↑ Sur ce terme, voir l’intéressante discussion de A. LANGANEY, “Panmixie, ‘Pangamie’, et systèmes de croisement” (1969).

[129] ↑ En toute rigueur, ce terme est tardif. Il n’apparaît qu’en 1950 chez Dobzhansky, dans “Mendelian Populations and their Evolution” : “La reproduction sexuée n’érode pas, mais conserve au contraire la variabilité héréditaire. Chaque espèce sexuée possède en conséquence un pool génique, dans lequel chaque gène

peut être représenté par un certain nombre d'allèles, et chaque chromosome par un ou plusieurs variants structuraux. Les fréquences de chaque allèle et de chaque chromosome variant dans le pool génique demeurent constantes de génération en génération, à moins que la mutation, la sélection, ou la dérive génétique n'interviennent pour les allèles." (1950, pp. 575-576). Ce texte est le premier où ait été employée l'expression de "pool génique" (gene pool). On remarque le lien étroit entre cette notion et l'équilibre Hardy-Weinberg. Pour une histoire détaillée des origines et du destin du terme, voir M.B. ADAMS, "From 'Gene Fund' to 'Gene Pool' ; On the Evolution of Language" (1979).

[130] ↑ W.E. CASTLE, "The Laws of Heredity of Galton and Mendel, and Some Laws Governing Race Improvement by Selection" (1903).

[131] ↑ Sur ce point, voir le remarquable travail de B. A. KIMMELMAN, "Agronomie et théorie de Mendel. La dynamique institutionnelle et la génétique aux États-Unis, 1900-1925" (1990).

[132] ↑ W.E. CASTLE, "The Laws of Heredity of Galton and Mendel, and Some Laws Governing Race Improvement by Selection" (1903), p. 237.

[133] ↑ W.E. CASTLE, "The Mutation Theory of Organic Evolution from the Standpoint of Animal Breeding" (1905).

[134] ↑ W.F.R. WELDON, "On the Ambiguity of Mendel's Categories" (1902).

[135] ↑ P.J. BOWLER, *The Eclipse of Darwinism* (1983).

[136] ↑ T.H. MORGAN, "For Darwin" (1909), p. 375. Pour un exposé plus académique de l'idée, il est intéressant de consulter le traité de *Zoologie expérimentale* de Morgan (1907), chap. 13-14.

[137] ↑ Sur Morgan et l'évolution, voir G.E. ALLEN, *Thomas Hunt Morgan : the Man and his Science* (1978).

[138] ↑ Les textes capitaux sur l'ensemble de ces doctrines sont : T.H. MORGAN *et al.*, *The Mechanism of Mendelian Heredity* (1915) ; H.J. MULLER, "Variation Due to Change in the Individual Gene" (1922).

[139] ↑ R.C. PUNNETT, *Mimicry in Butterflies* (1915).

[140] ↑ R.C. PUNNETT, *Mimicry in Butterflies* (1915),. pp. 143-144.

[141] ↑ Le développement théorique occupe l'ensemble du chap. 8 et l'appendice I, pp. 93-103 et 154-156.

[142] ↑ J.B.S. HALDANE, "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part I" (1924). Haldane mentionne la table de Punnett comme l'unique tentative antérieure pour formaliser l'effet de la sélection dans une population mendélienne.

- [143] ↑ R.C. PUNNETT, loc. cit. n. 1158, p. 96.
- [144] ↑ *Ibid.*, p. 103.
- [145] ↑ T.H. MORGAN, *A Critique of the Theory of Evolution* (1916).
- [146] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, Chap. 6, “résumé du chapitre” (1859, p. 206 ; trad. fr., p. 226).
- [147] ↑ W.E. CASTLE, “The Mutation Theory of Organic Evolution from the Standpoint of Animal Breeding” (1905).
- [148] ↑ W.E. CASTLE, “The Heredity of Albinism” (1903), pp. 699 et 617.
- [149] ↑ W.E. CASTLE, “Yellow Mice and Gametic Purity” (1906).
- [150] ↑ W.E. CASTLE, “Recent Discoveries in Heredity and their Bearing on Animal Breeding” (1905).
- [151] ↑ Voir L.C. DUNN, “William Ernst Castle” (1965), E.A. CARLSON, *The Gene : A Critical History*. (1966), et surtout W.B. PROVINE, *The Origins of Theoretical Population Genetics*. (1971), et Sewall Wright and *Evolutionary Biology* (1986), chap. 2 & 3.
- [152] ↑ W.E. CASTLE & H. MacCURDY, “Selection and Cross-Breeding in Relation to the Inheritance of Coat-Pigments and Coat-Patterns, in Rats and Guinea-Pigs” (1907).
- [153] ↑ W.E. CASTLE & J.C. PHILLIPS, “Piebald Rats and Selection. An Experimental Test of the Effectiveness of Selection and of the Theory of Gametic Purity in Mendelian Crosses” (1914)..
- [154] ↑ Cf note précédente.
- [155] ↑ E.C. MacDOWELL, “Piebald Rats and Multiple Factors” (1916) ; R. PEARL, “The Selection Problem” (1917) ; A.H. STURTEVANT, “An Analysis of the Effects of Selection” (1918) ; A. PICTET, “Sur l’existence de deux facteurs de panachure dissociables par croisement” (1925). Sur le rôle de Wright, voir W.B. PROVINE, *Sewall Wright and Evolutionary Biology* (1986), pp. 69-73. Castle devait finalement admettre l’hypothèse des facteurs multiples : “Piebald Rats and Selection” (1919).
- [156] ↑ Voir par exemple R.A. FISHER, “On Some Objections to Mimicry Theory : Statistical and Genetic” (1927), pp. 274-275.
- [157] ↑ B.J. NORTON & E.S. PEARSON, “A Note on the Background to, and Refereeing of, R.A. Fisher’s 1918 *On the Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance*” (1976) ; B.J. NORTON, “Metaphysics and Population Genetics : Karl Pearson and the Background to Fisher’s Multi-factorial Theory of Inheritance” (1975) ; B.J. NORTON, “Fisher and the Neo-Darwinian Synthesis” (1978) ; W.B. PROVINE, *The Origins of Population Genetics* (1971).

[158] ↑ F. GALTON, *Natural Inheritance* (1889), chap. 2.

[159] ↑ G.U. YULE, “Mendel’s Laws and Their Probable Relations to Intra-Racial Heredity” (1902), p. 235.

[160] ↑ K. PEARSON, “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. XII. On a Generalised Theory of Alternative Inheritance, with special Reference to Mendel’s Laws” (1904).

[161] ↑ G.U. YULE, “On the Theory of Inheritance of Quantitative Compound Characters on the Basis of Mendel’s Laws. -A Preliminary Note” (1907).

[162] ↑ H. NILSSON-EHLE, “Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen” (1909-1911)

[163] ↑ T. TAMMES, “Das Verhalten fluktuierend variender Merkmale bei der Bastardierung” (1911).

[164] ↑ R.C. STAUFFER ed., *Charles Darwin’s Natural Selection... 1856-58*, (1975), pp. 224-225.

Troisième partie. La théorie génétique de la sélection

Présentation

À la fin des années 1910, la longue crise originaire de l'hypothèse darwinienne était close en droit. À défaut d'être adoptée comme paradigme par une majorité d'évolutionnistes - ce qui n'était certainement pas le cas -, cette hypothèse était établie dans sa possibilité, eu égard aux connaissances expérimentales disponibles sur la variation et l'hérédité. Un nouveau darwinisme, affranchi des questions préjudicielles, pouvait donc se développer. Nous avons déjà indiqué l'origine et les avatars de l'expression "néo-darwinisme".^[1] En association avec celle d'"ultra-darwinisme", elle a d'abord été appliquée aux conceptions évolutionnistes d'August Weismann. Weismann se distinguait de Darwin par deux doctrines radicales et étroitement liées, au nom de l'économie des hypothèses : (1) un refus intégral de l'hérédité des caractères acquis ; (2) la doctrine de l'auto-suffisance explicative du principe de sélection naturelle pour la théorie de l'évolution organique. L'expression de néo-darwinisme est demeurée pour désigner le darwinisme du vingtième siècle, dans ses versions successives. Les deux principes posés par Weismann n'ont cessé d'étendre leur empire sur la science de l'évolution. Lorsqu'il arrive qu'on proclame le darwinisme en crise - ce qui se produit assez souvent - on peut invariablement s'attendre à ce que les arguments visent l'un ou l'autre des deux postulats heuristiques de Weismann. Les deux manières les plus sûres d'ébranler l'orthodoxie évolutionniste contemporaine

consistent presque toujours, soit à affirmer que les individus ont la capacité d'infléchir l'évolution de l'espèce (ce qui revient à admettre quelque mécanisme lamarckien d'auto-organisation), soit à critiquer les explications pansélectionnistes. La catégorie de "néo-darwinisme" a donc une très réelle cohérence conceptuelle et historique, par-delà les contextes dans lesquels elle s'est incarnée ("ultra-darwinisme" du début du vingtième siècle, génétique des populations, théorie dite "synthétique" de l'évolution).

Néanmoins, la catégorie de "néo-darwinisme" ne rend pas suffisamment compte de la matrice théorique originale dans laquelle s'est déployé l'évolutionnisme du vingtième siècle. C'est sans doute sous la plume de Theodosius Dobzhansky, dans *La Génétique et l'origine des espèces* (1937) qu'on trouverait la formulation la plus franche du postulat méthodologique central : "puisque l'évolution est un changement dans la composition génétique des populations, les mécanismes de l'évolution constituent des problèmes de génétique des populations".^[2] Autrement dit : la génétique des populations fournit le cadre méthodique homogène et suffisant pour toute science causale de l'évolution, et il n'en est pas besoin d'autre. Cette proclamation, à défaut d'être subtile, définit sans ambage le cadre conceptuel dans lequel il faut apprécier les théories et les débats du "néodarwinisme" contemporain.

Nous avons longtemps cru que le darwinisme du vingtième siècle était un objet plus complexe et plus subtil que "la génétique des populations". Ne s'est-il pas désigné lui-même comme une grande "Synthèse" ? On ne peut, il est vrai, douter

de l'impressionnante moisson empirique qui s'est ainsi étiquetée. La "Synthèse moderne" est assurément un grand livre de la nature, avec beaucoup de merveilles, et d'innombrables régions empiriques fascinantes ; son histoire est à ce titre complexe. Mais on ne peut non plus mettre en doute l'homogénéité des croyances et du langage. Dans cette cohorte de disciplines et de controverses, le fait le plus marquant est celui-ci : - une corporation entière, instruite de la logique mendélienne, a renoncé aux épopées métaphysiques et aux interminables disputes sur "le facteur principal de l'évolution", et s'est convertie à l'idiome pacificateur de la génétique et de la pensée populationnelle. Aussi bien, plutôt que de décrire les empiries régionales de la Synthèse, nous avons préféré nous concentrer sur la conviction centrale.

Dans cet épilogue, nous proposons quelques réflexions historico-critiques sur le "néo-darwinisme" mendélisé. Ce néo-darwinisme a fondamentalement été un néo-mendélisme. Repensée dans la langue formelle de la génétique des populations, l'hypothèse de sélection naturelle a acquis deux caractères épistémologiques inédits. En premier lieu elle s'est trouvée absorbée dans un appareil théorique qui n'est pas par soi-même darwinien, et dont les modèles pourraient tout aussi bien servir à exprimer d'autres scénarios évolutifs complètement différents. La génétique théorique des populations est une sorte de topique transcendente de la science de l'évolution, sous hypothèse mendélienne. Dans ce contexte formel, la sélection naturelle n'est plus un principe, ni même une probabilité, mais un paramètre qui interagit avec un certain nombre d'autres au sein d'un champ théorique homogène, et ouvert à beaucoup d'autres scénarios évolutifs

possibles. Cette relativisation de la sélection explique le second caractère épistémologique remarquable des spéculations modernes sur l'hypothèse darwinienne. En tant que science formelle et prédictive capable de penser les conditions sous lesquelles la sélection *pourrait* être le facteur majeur d'évolution, la génétique des populations a permis l'émergence d'une authentique théorie de l'hypothèse darwinienne. Non une théorie des conséquences lointaines de l'hypothèse (comme était le vaste "argument" que Darwin appelait "théorie de la sélection naturelle" dans *L'origine des espèces*), mais une théorie formelle et prédictive de la sélection en tant que telle. Dans cette dernière partie de notre enquête, nous explicitons le sens de ces assertions, en examinant d'abord la rationalité propre de la théorie génétique de la sélection, puis la question de sa réalité empirique.

On ne trouvera pas dans ce chapitre une historiographie exhaustive de soixante ans de pensée néo-darwinienne. Ce choix méthodique a sa raison : à partir des années 1920, la crise du darwinisme était pour l'essentiel résolue. Une fois le mendélisme et la théorie de la mutation établies dans leurs bases expérimentales, la voie était enfin ouverte à une exploration systématique des possibilités théoriques ouvertes par l'hypothèse. Le paradigme était posé, et le temps était venu de son exploitation. Aussi nous a-t-il semblé que s'il était essentiel de réfléchir sur le détail de la crise fondatrice, l'urgence, en matière de darwinisme constitué, était de dresser l'état des lieux.

Notes

[1] ↑ Cf *supra*, Chap. V, n. 3. Sur l'ensemble de la question, voir l'utile mise au point de J.R. MOORE, *The Post-Darwinian Controversies* (1979), pp. 178-184.

[2] ↑ Th. DOBZHANSKY, *Genetics and the Origin of Species* (1937), p. 11.

Chapitre IX. De la sélection dans la génétique théorique des populations

Le charme de la génétique des populations est dans son côté formel. À la limite, elle pourrait “presque” se passer de données empiriques. Pour cette raison même, elle est un coup d’œil généreux sur le possible. En pratique, la génétique des populations ne dit pas grand chose sur la manière dont l’évolution s’est effectivement produite. Telle qu’elle s’est édifiée dans les années 1920 et 1930, et telle qu’elle est demeurée pour l’essentiel, elle a les allures d’une topique transcendantale de la science de l’évolution : - elle organise les “lieux”, les figures rhétoriques, de ce qui est argumentable dans la théorie évolutionniste moderne. Dans ce nouveau contexte théorique, la sélection naturelle n’est plus un principe fondamental, mais un paramètre mesurant une “force” de changement parmi d’autres. En dépit des parti-pris affichés de ses fondateurs, la génétique théorique des populations n’est pas par soi-même “darwinienne”. Si elle est cependant apparue comme la version théorique moderne du darwinisme, c’est au sens où elle a formalisé les conditions dans lesquelles la sélection pourrait être un facteur prépondérant de l’évolution biologique.

Dans ce chapitre, nous analysons quelques uns des “lieux” théoriques les plus remarquables de cette logique de

l'invention caractéristique de l'évolutionnisme contemporain.

I - La fondation des modèles : le débat constitutif de la génétique des populations

Les thèmes fondamentaux de la génétique des populations se sont construits au prix d'une modélisation mathématique hermétique à l'immense majorité des biologistes. Les modèles ont été pour l'essentiel conçus en une dizaine d'années, du milieu des années 1920 au début des années 1930, par trois personnages légendaires : R. A. Fisher (1890-1962), J.B.S. Haldane (1892-1964), S. Wright (1889-1988).^[1] En dépit de leur hermétisme formel, les modèles de la génétique populationnelle ont très rapidement produit des effets conceptuels majeurs dans la communauté des évolutionnistes. Aussi est-il utile de distinguer les effets de sens commun et les débats visionnaires qu'instituait la nouvelle discipline.

L'historien ne peut manquer de noter la rapidité avec laquelle les premiers modèles des généticiens des populations ont produit des effets de sens commun. Sans doute faut-il attribuer cela à ce que Fisher, Haldane, Wright et quelques autres (E.B. Ford, J. Huxley, Th. Dobzhansky) ont su exposer dans un langage accessible les implications conceptuelles des formalismes.^[2] Toujours est-il qu'à la fin des années 1930, un grand nombre d'évolutionnistes admettaient les leçons d'une discipline dont ils confessaient pour la plupart ne rien

comprendre.

Ces leçons s'expriment de manière très directe, car elles ont un rapport simple avec les positions doctrinaires qui avaient dominé un demi-siècle de controverses post-darwiniennes. Dans la virulence même de leurs affrontements, néo-lamarckisme, orthogénèse, mutationnisme, ultra-darwinisme avaient quelque chose en commun : - la croyance en l'existence d'un facteur ultime de l'évolution. Rien n'est plus révélateur de l'état d'esprit des naturalistes du début du vingtième siècle que l'attente inlassablement exprimée du "facteur inconnu" dont la découverte permettrait de dépasser les antinomies évolutionnistes.

Or le raisonnement de la génétique populationnelle a littéralement dissous cet espoir chimérique, tout comme l'agnosticisme éclectique qu'il ne manquait pas de susciter. En génétique populationnelle, l'espace évolutif est défini par un champ de fréquences géniques. Ce champ a un nombre de dimensions défini, bien qu'en pratique on ne connaisse pas ce nombre. Un certain nombre de "forces" sont susceptibles de modifier les distributions de fréquence : mutations récurrentes, migration, sélection naturelle, sélection sexuelle, système de croisement, fluctuations d'échantillonnage. Les effets de ces facteurs s'expriment dans un langage homogène : les coefficients mesurant les diverses forces ne sont rien d'autre que des taux d'entrée et de sortie. Dans l'évolution en probabilité de la "structure génétique d'une population", les causes qualitativement hétérogènes du changement se manifestent dans un espace paramétrique homogène : les facteurs écologique (sélection naturelle), géographique

(migration), cytogénétique (mutation), éthologique (sélection sexuelle, système de croisement, structure des générations), enfin stochastiques (dérive génétique) s'expriment dans des effets commensurables, exactement comme en physique des forces hétérogènes s'expriment dans le langage homogène du mouvement local. Dans un tel espace paramétrique, il devient possible de réaliser des déductions *a priori* sur le poids de ces facteurs, et sur leur interaction. La question typique est par exemple : quelle est la fréquence d'équilibre soumis à tel taux de mutation, tel taux de migration, telle pression sélective, telle probabilité de disparition aléatoire ? Sans doute, comme en physique, la théorie mathématique devient-elle vite d'une redoutable complexité formelle. Haldane faisait observer en 1924, dans le texte fondateur de la nouvelle théorie mathématique de la sélection, que les problèmes soulevés par celle-ci exigeaient de recourir à des fonctions d'un type non exploré jusqu'à présent :

"Les problèmes soulevés dans les cas les plus compliqués (...) semblent être aussi redoutables qu'en physique mathématique." ^[3]

Toutefois, la génétique théorique des populations autorisait d'emblée des déductions fulgurantes, celles-là même qui ont frappé les évolutionnistes des années 1930, et ont envahi la littérature exotérique. Nous avons évoqué au chapitre précédent la célèbre table dans laquelle H.T.J. Norton avait en 1915 formalisé pour la première fois l'évolution d'une fréquence génique, pour divers taux de sélection naturelle. La table (cf fig. 33) montrait qu'un allèle pourvu d'un avantage sélectif très faible (de l'ordre de 1 %), était suffisant pour

diffuser et fixer l'allèle en un nombre relativement petit de générations. Cette table donnait un sens précis et testable et très suggestif à l'idée darwinienne que des avantages "infinitésimaux" sont susceptibles avec le temps d'avoir des effets majeurs.

Dans le même temps, la génétique expérimentale accumulait des données sur les taux de mutation spontanée. Morgan et Muller montraient que ces taux sont en général inférieurs à 10^{-5} , et souvent bien inférieurs. De là il était possible de tirer un argument décisif contre l'orthogénèse, tout particulièrement la version qu'en admettaient les premiers "mutationnistes". Génétiquement parlant, l'orthogénèse implique des mutations répétées dans la même direction, et l'idée que la "pression de mutation" est capable d'accomplir à elle seule la modification des espèces. Ceci n'est pas *a priori* absurde. Mais des intensités sélectives très inférieures aux possibilités de détection expérimentale ont *a priori* un effet supérieur de plusieurs ordres de magnitude aux taux de mutation les plus élevés qu'on connaisse dans la nature. Le même argument vaut contre les conceptions néo-lamarckiennes : échaudés par les expériences de Weismann sur les mutilations, les lamarckiens du début du siècle insistaient sur la lenteur de l'accumulation des effets somatiques dans les cellules germinales. Dans ce cas, une nouvelle fois, des intensités sélectives très faibles en auront raison. Ces arguments ont été originellement exposés par R.A. Fisher en 1930. ^[4] Ils ont été exposés par E.B. Ford, J.B.S. Haldane et J. Huxley dans des ouvrages largement diffusés et lus dans les années 1930 et 1940. ^[5] Par conséquent, comme l'ajustement dit W.B. Provine, la génétique des populations rendait désuètes les grandes alternatives

doctrinaires au nom de l'économie des hypothèses. ^[6]

Ce serait toutefois une erreur de croire que la nouvelle discipline ne faisait que consacrer le darwinisme. Elle apprenait en réalité à penser le principe de sélection, en l'arrachant à la pesanteur de son apparente évidence logique. Les modèles montraient par exemple que dans des populations petites, la sélection était efficacement contrecarrée par la fixation aléatoire des allèles (la "dérive génétique") ; ou encore qu'une mutation récessive défavorable, éventuellement létale, se stabilisait assez vite à une fréquence petite, mais ne disparaissait pas complètement

On comprend ainsi l'effet de la génétique des populations sur le bon sens évolutionniste : elle apprenait à surmonter l'hétérogénéité qualitative des causalités par un formalisme homogène des effets ; elle rendait désuètes les grandes querelles doctrinaires du dix-neuvième siècle ; elle mettait fin à l'espoir chimérique d'identifier un grand et unique principe d'évolution aussi bien qu'à l'éclectisme agnostique ; enfin et surtout elle construisait *a priori* un champ de possibles. C'est vers celui-ci que nous nous tournerons maintenant

Le projet commun des fondateurs de la génétique théorique des populations fut de construire une mécanique statistique de la variation génique. Le problème théorique originel et fondateur peut schématiquement s'exprimer ainsi : étant donné un certain nombre de forces agissant sur le champ de variation génétique (mutation, migration, sélection, système de croisement, linkage, fluctuations aléatoires de diverses sortes, etc.), comment modéliser l'évolution des distributions de fréquence des gènes à plusieurs milliers de loci au moins au

sein d'espèces dont les effectifs varient, et sur un très grand nombre de générations ?

Confrontés à cette question redoutable, les fondateurs ont fait deux choses. D'une part, ils ont construit des modèles simplifiés, à forte capacité prédictive. Ces modèles ont porté en général sur un locus, parfois deux, et admettaient des hypothèses très restrictives : constance des taux de sélection, constance de l'effectif de population, valeur sélective indépendante de la fréquence et de la densité, etc. Même avec des hypothèses aussi simples, la formalisation s'est révélée être d'une grande difficulté mathématique. Toutefois, Fisher, Haldane, Wright ont su proposer des algorithmes utilisables et applicables à des populations expérimentales ou naturelles.

De ce point de vue pragmatique, la contribution de Haldane est sans doute la plus remarquable. C'est lui qui a le plus systématiquement dirigé son effort de modélisation dans le sens d'une mise en forme de ce qui est effectivement mesurable en conditions naturelles ou expérimentales. C'est la raison pour laquelle Haldane s'est intéressé, plus que Fisher ou Wright, à des taux de sélection très élevés. Non parce que ces taux lui semblaient les plus plausibles pour la majorité des loci, ni même parce qu'ils lui auraient semblé plus pertinents pour expliquer l'évolution, mais tout simplement parce que c'étaient les seuls qu'on pouvait espérer mesurer. Nous reviendrons sur cette orientation empirique de la génétique populationnelle dans le prochain chapitre.

Au-delà des modèles simplifiés, les fondateurs avaient aussi en tête la question de l'évolution totale du génome. Or si la modélisation d'un locus est délicate, la représentation du

nuage total des gènes d'une population ne se prêtait pas à une modélisation étroitement prédictive. Elle demandait plutôt quelque chose de l'ordre d'une philosophie biologique. Fisher, Wright et Haldane savaient pertinemment qu'à raisonner sur la totalité du système génomique, ils ne pouvaient que perdre en contenu informatif ce qu'ils gagnaient en généralité. Aussi bien faut-il voir dans leurs spéculations à ce niveau une méditation fondamentale sur les scénarios possibles de l'évolution.

Nous voudrions en quelques mots simples caractériser le débat constitutif qui s'est noué entre les fondateurs. Nous en donnerons une analyse plus technique dans les sections suivantes.

Le débat fondamental s'est déroulé entre Fisher et Wright. L'opposition est entre une approche élémentariste ou "génique" (Fisher), et une approche "organismique" de l'évolution (Wright). Fisher considérait que la question fondamentale était celle du devenir des atomes évolutifs, les gènes. Aussi l'idéal de la science de l'évolution était-il pour lui la théorie cinétique des gaz. Cette image traverse toute sa pensée, des tout premiers écrits (non encore mathématiques) aux derniers.^[7] L'attitude "organismique" de Wright -le terme, quoique tardif, est de lui^[8] - se caractérise au contraire par le postulat que c'est l'interaction des gènes qui est première. Précisons cette opposition canonique.

Fisher raisonnait fondamentalement sur des populations très grandes, virtuellement infinies, et panmictiques. Ceci lui permettait de considérer comme négligeable la probabilité de fixation aléatoire d'un allèle, autrement dit la "dérive

génétique”. Ce n’est pas qu’il en ait ignoré la théorie mathématique. Au contraire, Fisher est le premier à avoir ébauché cette théorie, à une époque où l’on ne parlait pas encore de “dérive génétique”, mais d’“effet Hagedoorn”.^[9] Hagedoorn avait en 1921 suggéré que “l’extinction aléatoire” des allèles constituait un facteur majeur d’évolution, indépendamment de tout facteur déterministe (en particulier la mutation et la sélection). Un an plus tard, Fisher présentait la première modélisation de cette hypothèse,^[10] dont l’unique exigence empirique est que les populations soient d’effectif fini. Si Fisher relativisait les effets des fluctuations aléatoires de la structure génétique, c’est d’une part parce qu’il estimait que *de facto* la majorité des espèces naturelles sont d’effectif très grand et constituent un continuum panmictique, d’autre part parce que cette situation idéalisée (c’est sa propre expression) lui permettait de construire une théorie sinon déterministe, du moins directionnelle de l’évolution, dans laquelle le “progrès” évolutif est une nécessité, au sens où l’aptitude [fitness] est une quantité qui se maximise nécessairement.^[11]

C’est un pari théorique à peu près inverse sur lequel Sewall Wright s’est appuyé. Impressionné par l’hétérogénéité des multiples élevages consanguins de cobayes sur lesquels il avait d’abord travaillé, il a estimé que dans la nature comme dans l’élevage, la limitation des effectifs avait des effets drastiques.^[12] Aussi le voit-on raisonner sur des populations fractionnées en sous-unités de taille limitée. Dans de telles populations, les effets stochastiques ne peuvent plus être négligés. Toute population petite s’achemine vers une consanguinité de plus en plus grande aussi longtemps qu’elle

est isolée, et par conséquent vers un génome homogène. En outre, le fractionnement de la population force à intégrer dans les modèles la migration, autrement dit des flux géniques inter-populationnels.

L'opposition des deux auteurs dessine les contours de deux philosophies de l'évolution fort différentes, sur arrière-fond d'une question empirique (le nombre et la structure des populations naturelles). Toutes deux sont foncièrement "darwiniennes", mais se manifestent dans des visions très différentes de la sélection naturelle.

La vision fishérienne de la sélection est foncièrement "génique".^[13] Fisher concevait la sélection naturelle comme agissant non sur les organismes, ou le génome, ou les complexes géniques, mais sur les atomes géniques. Il considérait que c'était dans la distribution des fréquences géniques [gene ratio] que s'expriment de manière ultime tous les effets sélectifs, car dans les êtres sexués le gène est ce qui seul reste de l'individu dans la population. Lorsque la reproduction est asexuée, un individu transmet à ses descendants la totalité de ses gènes. Dans un tel cas, la sélection agit sur l'organisme comme un tout, et donc sur une combinaison de gènes, qui se transmet tout entière. Dès qu'intervient la reproduction sexuée, on ne peut plus raisonner ainsi. À chaque génération, lors de la méiose, les combinaisons géniques sont brisées par la ségrégation des chromosomes et par le crossing over. Les génomes individuels sont ainsi perpétuellement dissociés. Comme la sélection porte par définition sur ce qui est héritable, seul compte en définitive "l'effet moyen" de chaque allèle, toutes interactions

confondues. ^[14] L'unité de sélection ne peut être alors que le gène, et ce qui seul à proprement parler évolue, c'est la structure génétique de la population, comprise comme un nuage de particules.

Dans une telle représentation de la dynamique évolutive, il n'y a pas place pour des "niveaux" de sélection. Il n'y a qu'une sélection, la sélection génique. La sélection naturelle fishérienne est une "sélection massale", et n'a égard qu'aux effets additifs des gènes. Elle trouve par ailleurs son principal facteur limitant dans la disponibilité en variation nouvelle, donc dans la mutation. C'est pourquoi le point culminant de la pensée évolutionniste de Fisher consiste en un "théorème fondamental de la sélection naturelle", qui exprime la vitesse de l'action de la sélection en fonction de la variance génétique additive. Ce théorème, sur lequel nous reviendrons plus loin, est une manière raffinée de dire qu'en définitive, seules la mutation et la sélection des gènes sont des facteurs pertinents de transformation des espèces, et qu'en conséquence seuls des facteurs déterministes règlent cette transformation, même si à proprement parler mutation et sélection ne peuvent faire l'objet que d'une théorie statistique.

L'idée de sélection génique enveloppe enfin une représentation de la signification de la variation dans une population. Dans une conception où la sélection agit spécifiquement sur les gènes, seuls les gènes ont à proprement parler une valeur sélective. Dès lors il est tentant de concevoir la variation comme un phénomène (perpétuellement) transitoire : la variation n'est que la diffusion des "bons" allèles dans la population. Tout polymorphisme n'est que

l'indice d'un processus de diffusion dont le terme normal est la fixation du "bon allèle". Que le processus soit lent ou rapide est une autre histoire. Haldane, plus tard repris par H.J. Muller, inclinait à penser que les taux de sélection sont élevés, que la fixation est rapidement atteinte, et qu'en conséquence il y a peu de loci polymorphiques dans une population. Fisher pensait que l'intensité de la sélection est extrêmement faible, en sorte qu'il y a beaucoup de loci polymorphiques au même moment. Toutefois, dans les deux cas, la représentation atomistique du changement évolutif se dessine sur arrière-fond d'une structure de population idéalement homozygote à tous les loci. Si la population est polymorphique, ce n'est que parce que la sélection prend du temps. Mais "La condition normale de la grande majorité des loci est l'uniformité génétique". ^[15]

En résumé, la figure "génique" de la sélection illustre ce qu'au chapitre précédent nous avons qualifié comme l'une des faces du concept moderne de sélection : celle qui en fait une dynamique du remplacement des gènes. Cette conception est secrètement animée par la vision que les premiers généticiens avaient de la mutation. On sait que la plupart des mutations observées en conditions expérimentales sont délétères. C'est pourquoi il est classique de parler d'allèle "+", ou "normal", pour l'allèle "sauvage". Projeté dans le temps de l'évolution, ce constat suggère qu'il y a en toute circonstance un "type optimal", et que la mutation, si elle est bien le charbon qui fait marcher la machine évolutive, est un "mal nécessaire" dans la fuite en avant des vivants vers l'optimalité.

Considérons par contraste la sélection telle que la concevait

Sewall Wright. Le généticien américain a qualifié sa conception d’“organismique”, pour bien marquer qu’elle privilégiait ce que Fisher réduit : l’interaction. La réflexion propre de Wright a consisté à articuler la question de l’interaction entre facteurs d’évolution dans la population, et celle de l’interaction des gènes dans l’organisme individuel ; ou en d’autres termes à lier la question de la structure de population à celle de la structure du génome.

Le modèle formel de Wright repose fondamentalement sur la notion d’une interaction entre facteurs d’évolution. Les diagrammes reproduits à la figure 35 sont tirés d’un exposé didactique qui résumait en 1932 les conclusions majeures d’un mémoire canonique publié en 1931 sous le titre : “L’évolution dans les populations mendéliennes”.^[16] Dans ces diagrammes, l’abscisse représente l’échelle de la fréquence (x) d’un allèle à un locus quelconque dans une population. Si $x = 0$, l’allèle a disparu ; si $x = 1$, il est fixé. En l’absence de tout facteur de perturbation, la fréquence de l’allèle demeure constante, autrement dit la structure génétique de la population est stable.

Wright introduit quatre facteurs de perturbation : la mutation, la sélection, les accidents d’échantillonnage dus à la limitation de l’effectif, et la migration. L’effet de chacun de ces facteurs se représente aisément sur un diagramme de fréquence génique : une pression de mutation directe (U) d’un gène diminue sa fréquence, tandis que des mutations réverses augmentent la fréquence (V) ; une sélection favorable (mesurée par S) augmente aussi la fréquence du gène fréquence ; un flux migratoire (m) augmente ou diminue la fréquence du gène en

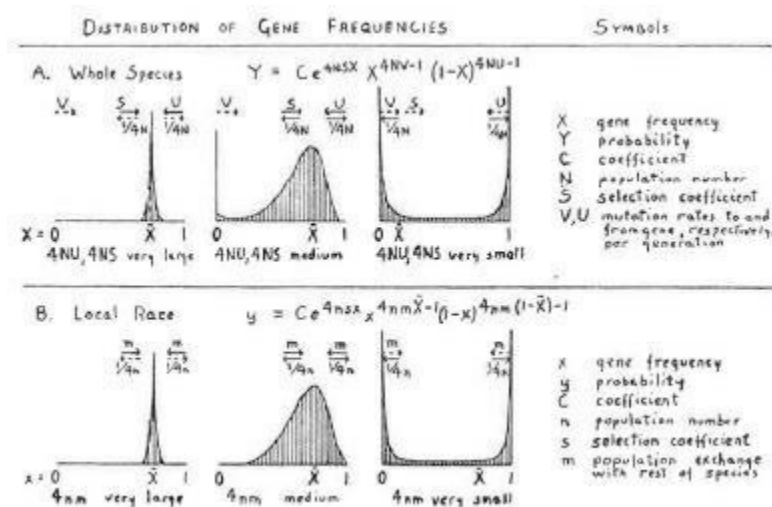
fonction de la structure propre de la population immigrante. Enfin, les fluctuations aléatoires sont par définition erratiques, mais conduisent en définitive à la fixation ou à la dispersion de l'allèle avec une égale probabilité. Elles ont d'autant plus d'effet que l'effectif de la population (N) est plus petit. ^[17] À chacun de ces facteurs correspondait déjà en 1931 un traitement algébrique classique de la cinétique de fixation ou d'élimination. ^[18]

Que se passe-t-il si l'on combine les facteurs ? S'il n'y avait que des facteurs déterministes (mutation, sélection, migration), et si l'intensité de leur action était constante, la population s'acheminerait vers un équilibre unique, donc une fréquence définie du gène, non nécessairement égale à 0 ou 1. S'il y a dérive aléatoire, on ne peut plus définir un tel équilibre, mais seulement la probabilité que la fréquence de l'allèle s'établisse à telle ou telle valeur. C'est très exactement ce que représentent les diagrammes de Wright. Chacun des diagrammes représente l'état probable d'une population pour un locus, dans diverses hypothèses. On peut les interpréter comme décrivant l'état d'un grand nombre de populations soumises aux mêmes forces pour un même locus (ou, ce qui revient formellement au même, l'état d'un grand nombre de loci soumis aux mêmes forces dans une population ; ou encore : l'état moyen du génome d'un individu).

En s'appuyant sur ces schémas, et sur les algorithmes sous-jacents, Wright définissait avec élégance les divers scénarios évolutifs possibles dans une "population mendélienne" : - Si l'effectif de la population est très élevé (par exemple 10^{10}), elle évolue de manière pratiquement déterministe. La marge

d'oscillation aléatoire est très faible, et l'on peut considérer que le destin du système est déterminé par l'équilibre entre les pressions de mutation et de sélection. Le rythme d'évolution est alors étroitement subordonné à l'apparition de variabilité nouvelle par mutation ; ce rythme est lent. Ce cas est illustré par le diagramme de gauche dans la partie supérieure de la figure 35. - Si la population est très limitée (diagramme de droite, partie supérieure, les facteurs stochastiques l'emportent, et la fréquence génique se fixe dans la plupart des cas à 0 ou 1. - Le cas le plus intéressant est cependant le cas intermédiaire (diagramme du milieu), où l'équilibre déterministe est tempéré par une sorte de liberté d'exploration autour du point d'équilibre.

Fig. 35



Variabilité aléatoire d'une fréquence génique sous des conditions spécifiées (S. WRIGHT, "Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection", 1932). Les diagrammes du haut donnent la distribution en probabilité (Y) d'une fréquence génique pour un certain locus en fonction de diverses hypothèses sur la pression de mutation directe et réverse (V, U), la pression de sélection (S), et l'effectif de la population (N). Les diagrammes du bas prennent en compte le taux de migration (m), dont le traitement formel est très comparable à celui de la pression de mutation. Dans tous les cas, le facteur pertinent est le *rapport* entre d'une part les divers paramètres déterministes

(sélection, mutation, migration), d'autre part le paramètre qui commande l'effet stochastique (effectif de la population)

La signification de ces figures n'apparaît pleinement que si l'on s'en représente les implications pour le génome total. De ce point de vue, ce ne sont pas les gènes qui ont valeur de survie, mais des ensembles de gènes plus ou moins bien "coadaptés". Lorsque l'espèce est fractionnée en de nombreuses petites populations, chacune tend à devenir plus ou moins homozygote, autrement dit, il y a stabilisation de certains complexes de gènes. Beaucoup de ces complexes sont désavantageux, et les populations qui les possèdent s'éteignent. Mais le fractionnement permet à l'espèce d'explorer le champ des combinaisons géniques. Une variabilité d'un autre ordre de complexité que celle des simples gènes est ainsi disponible pour une sélection de second ordre, intervenant *entre* les populations. Cependant cette sélection inter-démique s'exprime aussi dans des taux de migration : les populations dont les complexes géniques sont les mieux adaptés diffusent leurs gènes dans les autres populations. Aussi le processus s'exprime-t-il dans le langage canonique des fréquences géniques, mais il ne se réduit pas à une sélection génique. Ce processus est représenté dans les diagrammes de la partie inférieure de la figure 35. Ces diagrammes représentent l'effet combiné de la migration, de la sélection et des fluctuations aléatoires de fréquences dans une population locale. Formellement, les effets d'un flux migratoire sont analogues à ceux de la mutation. Mais ce formalisme est au service de deux modalités différentes de la sélection : les flux de gènes d'une population locale à l'autre sont en effet la mesure de la sélection inter-populationnelle.

L'ensemble du modèle illustre selon Wright l'existence d'un élément de tâtonnement, "un processus par essais et erreurs", tempérant le caractère déterministe de la sélection proprement génique :

"Il doit exister quelque mécanisme d'essai et erreur grâce auquel l'espèce peut explorer la région environnant la petite portion du champ [des combinaisons géniques] qu'elle occupe. Pour évoluer, l'espèce ne doit pas être sous le strict contrôle de la sélection naturelle." ^[19]

L'opposition entre deux niveaux distincts de sélection, avec la notion de "liberté" qu'elle enveloppe, fait penser à une querelle célèbre dans les sciences du comportement au début de ce siècle, à peu près à l'époque où Wright avait commencé ses études universitaires. J. Loeb avait expliqué les mouvements orientés des plantes et des organismes inférieurs par ce qu'il appelait des "tropismes", c'est-à-dire des réactions strictement déterminées par une anisotropie du milieu extérieur (par exemple la gravitation, ou l'orientation de la lumière solaire). À ce concept déterministe, Jennings avait opposé ses observations sur les protistes, chez lesquels il reconnaissait une capacité d'apprentissage par tâtonnement. L'examen des textes philosophiques de Wright montre qu'il connaissait cette querelle, qu'il y voyait un analogue de celle qu'il entretenait avec Fisher sur le problème des niveaux de sélection, et qu'il adhérait à une vision hiérarchique du réel dans laquelle les niveaux de complexité sont des degrés de "liberté" croissante. ^[20]

Wright a désigné sa conception de l'évolution comme une "théorie de l'équilibre fluctuant" [Shifting Balance Theory].

Cette expression résume l'idée que l'équilibre déterministe d'une population mendélienne est sujet à des oscillations aléatoires. Elle exprime aussi l'idée que la dynamique d'évolution d'une espèce est susceptible de plusieurs régimes, caractérisés par le poids plus ou moins grand joué par tel ou tel facteur d'évolution ; la "balance" de ces facteurs étant "fluctuante", le modèle de Wright signifie que les espèces oscillent entre plusieurs scénarios d'évolution.

Le caractère conceptuel le plus remarquable de la spéculation de Wright est dans le lien qu'elle établit entre la structure de population et la structure du génome. C'est dans la mesure où les espèces sexuées sont fractionnées en populations petites qu'il y a place pour une sélection opérant sur des complexes géniques et non seulement sur des gènes. C'est lorsqu'il y a interaction entre sélection et dérive que l'interaction physiologique des gènes peut s'exposer comme telle à la sélection, car alors les populations sont partiellement homozygotes, et leurs complexes géniques sont partiellement stabilisés. Par opposition à celle de Fisher, cette conception de l'évolution est clairement hiérarchique. Elle résout à sa manière une tension dialectique sourde dont nous avons repéré les premiers signes dès la première formulation publique du principe de sélection. Lorsqu'en 1858 Darwin et Wallace avaient simultanément proposé leur hypothèse commune devant la Société Linnéenne de Londres, ils ne parlaient pas tout à fait de la même chose : la sélection darwinienne impliquait une survie différentielle des variations individuelles héritables ; le principe de Wallace faisait plutôt référence à une compétition entre populations. La subtile articulation dessinée par Wright entre sélection

intra-populationnelle de gènes, et sélection inter-populationnelle, est une manière de dépasser le débat. La nature de la sélection est fonction de la structure de population. Si l'espèce a la structure d'une grande population panmictique, elle n'a d'yeux que pour le gène : le gène est la représentation qu'elle a de l'individu (ou si l'on veut, le gène est ce que la population retient de l'individu). Si l'espèce a la structure d'une population subdivisée en groupes partiellement isolés, elle peut "voir" la complexité génomique : la structure zygotique est la représentation que l'espèce a de la population élémentaire (plus ou moins consanguine et homozygote). ^[21]

Concluons sur les deux visions de la sélection naturelle développées par Fisher et Wright. Les deux auteurs utilisaient les mêmes outils méthodologiques, et sont assez vite parvenus au cours des années 1930 à un accord sur les algorithmes. Tous deux raisonnaient sur le même objet théorique : le champ multidimensionnel des fréquences géniques. Mais les deux généticiens ont développé une interprétation philosophique différente de cet objet idéalisé. Pour Fisher, la modification de la structure génétique d'une population constituait la réalité même de l'évolution ; pour Wright au contraire, ce n'était que la manifestation phénoménale de l'évolution. Tandis que Fisher, imprégné du modèle de la thermodynamique statistique, voyait dans le "gene ratio" l'état réel d'une espèce, Wright a toujours vu dans la modification de la composition génétique des populations l'expression plutôt que la réalité ultime de l'évolution.

II - Algorithmes et images : théorème fondamental de la sélection naturelle et topographies adaptatives

Ainsi donc la théorie génétique de la sélection s'est-elle de bonne heure dialectisée en deux paradigmes concurrents, qui se manifestent clairement dans les thèses, la méthodologie et les croyances de Fisher et de Wright. La thèse centrale de Fisher était que le processus évolutif est dominé par une sélection massale d'atomes géniques ; la thèse centrale de Wright était que l'action de la sélection est modulée par des fluctuations aléatoires de divers ordres, qui contraignent à la penser de manière hiérarchique. La méthode de Fisher (en génétique comme dans la théorie statistique) a toujours consisté à isoler des effets additifs, de manière à faire apparaître ce qui, dans le chaos apparent, a la signification d'un déterminisme macroscopique ; la méthode de Wright a au contraire consisté à privilégier les interactions de toutes sortes, et à chercher les moyens algébriques, expérimentaux, et rhétoriques de les penser. Ces thèses et parti-pris méthodiques correspondent enfin à des convictions différentes sur la signification de la science, sur lesquelles nous reviendrons à la fin de ce chapitre.

L'ensemble de ces oppositions a culminé dans deux constructions théoriques remarquables, connues sous les noms de "théorème fondamental de la sélection naturelle", et de

“topographie adaptative” (ou “paysage adaptatif”). Dans les deux cas, l’ambition des deux savants était de comprendre sous quelles conditions théoriques fondamentales la sélection peut produire de l’adaptation, et donc prétendre à être la clef de voûte d’une théorie causale de la modification des espèces. Par ailleurs, les deux constructions théoriques relèvent d’un postulat commun selon lequel la dynamique de sélection peut être pensée comme maximisation d’une certaine grandeur, la “fitness”. [\[22\]](#)

Dans le “théorème fondamental” et dans la notion de “surface adaptative”, Fisher et Wright ont voulu condenser leur vision entière de la théorie génétique de l’évolution. Il nous a semblé opportun d’en produire une analyse épistémologique.

1 - Le “Théorème fondamental de la sélection naturelle” de R.A. Fisher (1930)

En 1930, dans un livre qui présentait la première synthèse de ce qu’on allait bientôt appeler la “génétique des populations”, Fisher proposait de mettre la sélection naturelle en théorème. Le théorème avait la forme la plus simple qui soit : une équation différentielle exprimant que le taux instantané d’accroissement de la “fitness” moyenne d’une population est strictement égal à la variance génétique en fitness dans cette population. Fisher qualifiait ce théorème de “fondamental”, en affirmant qu’il était destiné à occuper dans les sciences

biologiques une position comparable à celle du second principe de la thermodynamique dans les sciences physiques. ^[23]

Nombreux sont ceux qui, depuis 1930, ont dénoncé l'extravagance de cette prétention, en même temps que les obscurités de sa démonstration, et l'ampleur des conditions restrictives affectant la validité du théorème. Un nombre impressionnant de "réfutations" se sont accumulées, et plus rarement, de tentatives de "redémonstration".

La lecture de cette littérature nous a plus d'une fois laissé sur un étrange découragement. Car outre l'extrême abstraction et le caractère bâclé de la démonstration propre de Fisher, ^[24] nous nous sommes trouvé acculé à un double constat : 1°) la plupart des "réfutations" et "redémonstrations" ^[25] s'appuient sur des hypothèses initiales qui n'étaient pas celles de Fisher, et empruntent des voies déductives très différentes des siennes ; 2°) les unes comme les autres aboutissent en général à l'affirmation que le théorème n'est valide que sous réserve d'une liste de conditions limitatives telle qu'il en perd tout intérêt. Or Fisher n'a cessé de répéter que l'intérêt de son théorème était précisément dans son indépendance à l'égard des conditions restrictives qu'on lui opposait. Ceci nous a conduit à suspecter, à la suite de M. Kimura et de G.R. Price, ^[26] que la plupart des lecteurs de Fisher s'étaient peut-être mépris sur l'énoncé même du théorème. L'examen littéral du texte montre de fait qu'il y a beaucoup de raisons pour qu'il en soit ainsi. Dès lors une exégèse du texte était nécessaire. Nous nous appliquerons d'abord à restituer l'énoncé du théorème. Nous verrons ensuite que des particularités mêmes de cet énoncé

découlent un certain nombre de leçons épistémologiques, sans doute aussi instructives que bien de discussions sur la déduction même du théorème.

L'énoncé du “théorème fondamental de la sélection naturelle”

“Le taux d'accroissement de la fitness de tout organisme à tout moment est égal à sa variance génétique à ce moment.” ^[27]

Tel est l'énoncé verbal qui conclut la célèbre démonstration de Fisher en 1930. C'est à cette formule que se réfèrent la plupart des discussions usuelles du théorème. Il y a deux éléments dans cet énoncé aisément clarifiables par le contexte immédiat :

(1) Par “fitness de tout organisme”, Fisher entend en réalité la “fitness moyenne d'une population”, ou plus exactement la fitness moyenne de l'espèce, ^[28] envisagée comme une population panmictique idéalisée. ^[29] Il s'agit donc d'un “attribut statistique bien défini de la population”. ^[30] Dans une formulation de 1941, Fisher substitue d'ailleurs “population” à organisme. ^[31] Contrairement à ce que suggère Albert Jacquard, ^[32] ceci n'affecte pas la signification du théorème tel qu'il est énoncé en 1930 : le contexte populationnel y est explicite. La grandeur que Fisher désigne du nom de “fitness” n'est pas “l'adaptation” individuelle (ce qui n'aurait aucun

sens), mais un paramètre démographique décrivant le taux d'accroissement de la population. Fisher distingue très explicitement la notion qualitative d'“adaptation” de la notion statistique de “fitness”. [\[33\]](#)

(2) Par “variance génétique en fitness”, Fisher entend toujours la variance génétique additive, c'est-à-dire la variance attribuable aux effets additifs des gènes, par opposition à la variance d'interaction allélique (dominance), et à la variation d'interaction génique (épistasie). Cet usage particulier du mot “génétique” est l'une des clefs pour élucider les difficultés du texte. Nous y reviendrons.

Ces précisions préliminaires faites, il faut noter une particularité rédactionnelle tout à fait insolite du théorème. Fisher n'en a donné qu'un énoncé verbal, bien que la démonstration soit effectuée dans une algèbre symbolique. Fisher n'a jamais donné une expression algébrique du théorème, dans aucun des textes où il y est revenu sur lui.

Essayons d'imaginer ce que pourrait être une telle expression, en utilisant le symbolisme même utilisé par Fisher en 1930 au chapitre 2 de *La théorie génétique de la sélection naturelle*, chapitre où se trouve démontré le théorème. L'énoncé verbal du théorème suggère clairement une équation différentielle du type :

$$dM / dt = W$$

avec :

M : fitness moyenne de la population.

W : variance génétique en fitness. ^[34]

Cependant Fisher n'écrit jamais une telle formule, et se contente toujours de l'énoncé en langue naturelle. Cette omission, confirmée dans les exposés remaniés de 1941 à 1958, est liée à la signification même du théorème.

Avant d'éclaircir ce point, il convient de comprendre ce que signifie exactement "fitness", terme que Fisher introduit précisément en génétique des populations à l'occasion du théorème fondamental, et dont il remanie considérablement la signification. On sait que dans la théorie de l'évolution, ce terme a son origine dans un renversement de l'expression spencérienne de "survival of the fitness", transformée en "fitness to survive", et finalement abrégée en "fitness" tout court. La métamorphose de la notion qualitative de "fitness" (comme synonyme d'adaptation) en une grandeur mesurable est assez délicate à reconstituer. ^[35] Il nous semble que Fisher a repris deux héritages ; d'une part celui de Pearson, qui s'était plus ou moins résolu à en faire une grandeur statistique résumant la viabilité différentielle et la fécondité différentielle (Cf *supra* Chap. VII, sect. 2, §3) ; d'autre part, celui de Lotka, qui avait proposé en 1914 que le paramètre démographique "r", ou "taux d'accroissement de l'espèce par tête et par unité de temps" (plus tard appelé "taux inné" d'accroissement d'une population, ou "taux intrinsèque"), soit "considéré comme un index quantitatif de la fitness d'un organisme". ^[36] Ce paramètre intervient en tenant compte simultanément de la probabilité de survie (espérance de vie à un âge donné), de la probabilité de reproduction à un âge donné, et du chevauchement des générations (donc de la distribution des

âges).

On retrouve ce paramètre “r” dans la démonstration du théorème fondamental de Fisher, mais sous une autre dénomination. Fisher utilise “m”, pour “paramètre malthusien d’accroissement de la population”, “m” est le nombre qui satisfait l’équation :

$$\int_0^{\infty} e^{-mx} l_x b_x dx = 1$$

où l_x est la probabilité de survie de la naissance à l’âge x, et b_x le taux de reproduction à l’âge x.

Dans cette équation, “m” mesure la “valeur présente” d’un nouveau-né ; dans le texte de 1930, apparaît aussi la moyenne “M” de ce paramètre ; “M” est le taux géométrique d’accroissement de la population, ou “paramètre malthusien” proprement dit. Fisher a présenté cette équation pour la première fois en 1927. ^[37] Elle ressemble significativement à une expression proposée antérieurement par Lotka. ^[38] Les deux auteurs ont entretenu à cet occasion une sombre querelle de priorité.

Quoi qu’il en soit, cette équation donne un sens opératoire précis à la “fitness”. Mesurée par le paramètre malthusien, la fitness est un taux de grandissement de la population. Elle est sans dimensionnalité, car elle n’est rien d’autre qu’un taux de reproduction, c’est-à-dire un nombre d’individus par individu (enfants par parent). ^[39] La fitness est par conséquent “un attribut statistique bien défini de la population”. ^[40] Fisher fait souvent remarquer que ce paramètre peut prendre, et prend

souvent en fait des valeurs négatives.^[41] Ce serait là une première raison pour ne pas interpréter le “théorème fondamental” comme signifiant : $dM / dt = W$. Car tout simplement, “W” étant une variance, ce terme ne peut être que positif ou nul.

La signification métrique de la “fitness” étant clarifiée, indiquons brièvement la voie méthodique utilisée par Fisher pour établir son théorème. La preuve s’appuie tout entière sur le modèle qu’il avait conçu en 1916 pour analyser l’hérédité des caractères quantitatifs sous hypothèse mendélienne.^[42] Le modèle, qui a toujours valeur canonique en génétique quantitative, repose sur deux techniques ingénieuses. La première permet d’analyser la variance d’un caractère en une variance attribuable aux effets additifs des gènes, une variance de dominance, une variance d’épistasie, et une variance environnementale. On peut remarquer au passage que c’est dans cette étude canonique que Fisher a proposé les termes et les concepts de “variance” et de “covariance”, ainsi que la technique de l’analyse de variance. L’autre volet du modèle de Fisher est une technique d’évaluation de “l’effet moyen” d’une substitution génique sur la moyenne d’un caractère quantitatif. Il n’est pas question de rentrer dans le détail de cette technique classique, incorporée dans tous les enseignements élémentaires de génétique quantitative.^[43] Disons, pour en situer l’esprit qu’elle permet d’isoler l’effet spécifique d’une substitution d’allèle (par exemple, substitution de “a” à “A”) sur un caractère, en neutralisant les effets d’interaction (dominance et épistasie). L’idée directrice est que seuls les gènes, non leur interaction, sont transmis à la descendance.

La démonstration du théorème fondamental repose sur l'application de cette méthode d'analyse à la fitness elle-même, traitée comme un caractère quantitatif au même titre que la taille ou le poids. L'objectif explicite, trop souvent mal compris, est d'isoler dans l'évolution d'une population quelque chose qui soit attribuable à la sélection naturelle, et à elle seule, sous hypothèse mendélienne. Autrement dit : isoler un niveau d'analyse où quelque chose est effectivement transmis (en l'occurrence le gène, non le génotype), et influe sur la probabilité de descendance.

Nous pouvons maintenant revenir à l'énoncé du théorème fondamental. Quoi qu'il en soit de sa rigueur démonstrative, il présente un paradoxe. Car pris à la lettre (soit : $dM / dt = W$), il semble signifier que l'effectif de toute population croît toujours nécessairement dès qu'elle présente un potentiel de variation génétique affectant la fitness. Or l'affirmation est manifestement dénuée de sens pour une population naturelle. Fisher en était parfaitement conscient, puisqu'il admettait que la valeur moyenne du paramètre malthusien ("M") ne pouvait grandement excéder 0, et qu'elle pouvait diminuer, du fait de la "détérioration constante de l'environnement" (les autres espèces évoluent aussi...), et de la surpopulation.

Or il est hautement significatif que c'est à l'occasion de cette remarque, et d'elle seule, que Fisher a consenti à fournir une formule algébrique, qui n'est pas celle du théorème, mais d'une situation englobant davantage de paramètres, mais par rapport à laquelle seule le théorème peut être compris. Cette formule intervient quelques pages après la démonstration du théorème, dans une sorte de remarque annexe, qui vaut en fait

comme une explication de la signification du théorème. ^[44] La formule donnée par Fisher est celle-ci :

$$\frac{dM}{dt} + \frac{M}{C} = W - D$$

où :

- “M” est la moyenne du paramètre malthusien, et mesure la fitness de la population.
- “C” est une constante (exprimée en unité de temps), mesurant “la facilité avec laquelle la population est autorisée à croître, lorsque sa fitness croît”. M. Kimura a rigoureusement commenté la signification opératoire de cette constante : “C est une constante exprimant le rapport entre fitness et croissance de la population. Elle est définie comme l’accroissement du logarithme naturel de l’effectif que produit chaque accroissement unitaire de la valeur de M, en supposant l’effectif stationnaire à chaque étape.” ^[45] En clair, le rapport M/C exprime l’effet délétère de la surpopulation.
- “W” est la variance génétique additive. Mais du fait du théorème fondamental établi dans les pages précédentes, Fisher en parle cette fois comme du “taux réel d’accroissement de la fitness déterminé par la sélection naturelle”.
- “D” est le “taux de perte dû à la détérioration de l’environnement”.

L’expression quelque peu hermétique que nous venons de

reproduire fournit la clef du théorème fondamental. On peut en effet l'écrire ainsi :

$$\frac{dM}{dt} = W - (D + \frac{M}{C})$$

On voit alors très distinctement pourquoi le théorème fondamental ne peut s'écrire :

$$\frac{dM}{dt} = W$$

L'assertion explicite de Fisher est en réalité que le taux instantané d'accroissement de la fitness (dM / dt) résulte d'une balance entre deux types de forces : d'un côté la variance génétique additive (W), de l'autre l'ensemble des effets attribuables à l'environnement (effet limitant de la surpopulation, et détérioration de l'environnement). Rien ne laisse à penser que ce taux d'accroissement doive être toujours positif. Au contraire, la détérioration de l'environnement "tendra dans la majorité des espèces à abaisser constamment la valeur moyenne de m ". ^[46] L'accroissement du paramètre malthusien aura en fait dans la majorité des cas une valeur proche de zéro. ^[47]

Nous parvenons donc à une première conclusion : le théorème fondamental (dont l'énoncé -souvenons-nous en- est verbal) ne parle pas d'un taux d'accroissement total de la fitness, et ne peut donc se symboliser : $dM / dt = W$.

Or le théorème parle pourtant d'une grandeur qui se maximise en permanence, puisqu'il pose l'égalité entre un taux d'accroissement de quelque chose et une variance, qui est par définition toujours positive (ou nulle). Quelle est donc

l'introuvable grandeur qui se maximise toujours, si ce n'est la fitness totale ? Et corrélativement, pourquoi Fisher n'a-t-il pas donné de formulation symbolique du théorème, alors même que la démonstration est algébrique et symboliquement exposée ?

Pour répondre à cette question, il ne sera pas inutile d'évoquer les discussions critiques que le théorème fondamental n'a cessé de susciter depuis près de soixante ans. ^[48]

La plupart des tentatives de redémonstration aboutissent à une accumulation drastique de conditions restrictives. Schématiquement, le théorème ne serait démontré que :

- s'il y avait panmixie ;
- si les coefficients de sélection génotypiques n'étaient pas dépendants des fréquences géniques ;
- s'il n'y avait pas dominance ;
- s'il n'y avait pas d'interaction épistatique ;
- s'il n'y avait pas déséquilibre de linkage (ce qui revient à dire que le théorème aurait les plus grandes chances de ne rien signifier pour tout caractère impliquant plusieurs loci).

De ces conditions, seule la première est admise par Fisher. ^[49]
La seconde renvoie à des voies démonstratives qui ne sont pas les siennes, puisqu'il ne raisonne pas sur des génotypes, mais sur l'effet moyen d'une substitution allélique. Quant aux autres conditions, elles correspondent à la liste des facteurs dont

Fisher estimait que le théorème fondamental était indépendant. La discordance est d'autant plus étrange que Fisher a maintenu son théorème sans rien y modifier, après avoir eu connaissance de ce genre de critiques. L'examen de la correspondance est à cet égard instructive : elle ne témoigne d'aucune rétractation de Fisher, mais bien au contraire d'un agacement pour des critiques qui lui semblaient viser autre chose que le "théorème fondamental". ^[50]

Le caractère mystérieux du théorème de Fisher est en réalité lié à l'usage tout à fait inorthodoxe qu'il fait de termes comme "sélection naturelle", "environnement", et "variance génétique". Le regretté G.R. Price a remarquablement contribué à démêler l'imbroglio en attirant l'attention sur les variantes du théorème. ^[51] Parmi ces variantes (toutes verbales), il en est deux dont le rapprochement est révélateur. Ce sont celles où, au lieu du "taux d'accroissement de la fitness", Fisher parle tantôt du "taux d'accroissement de la fitness dû à l'ensemble des modifications des fréquences géniques [gene ratio]", ^[52] et tantôt du "taux d'accroissement de la valeur moyenne du paramètre malthusien attribuable à la sélection naturelle". ^[53] De ces énoncés, il faut par ailleurs rapprocher ces tournures étranges mais récurrentes dans lesquelles Fisher évoque les modifications de fitness attribuables à autre chose que la "sélection naturelle", en l'occurrence aux changements de l'environnement, qui vont toujours dans le sens d'une détérioration de celui-ci. ^[54]

Si ces formules ont un sens, il n'est qu'une interprétation possible, qui tient en une série d'assertions liées :

(1) Par "environnement", Fisher entend non seulement

l'environnement externe, mais aussi l'ensemble des interactions au sein du génome : dominance, épistasie, linkage. L'environnement est l'ensemble des interactions des atomes géniques avec autre chose qu'eux-mêmes, dans l'espace-temps d'une population panmictique.

(2) Par “sélection naturelle”, il faut entendre un processus qui n'est adéquatement compris et formalisé qu'en référence au domaine défini par le champ des fréquences géniques. Fisher ne nie pas que l'interaction allélique (dominance) et l'interaction épistatique aient une certaine signification dans l'évolution. Il est d'ailleurs le premier à avoir produit des algorithmes permettant d'évaluer les effets populationnels de la dominance et de l'hétérosis. ^[55] L'interaction entre gènes a bien sûr une importance capitale, comme l'interaction avec l'environnement externe, mais l'une et l'autre sont du côté des forces qui orientent le processus de sélection naturelle, non du côté du processus lui-même. Fisher affirme avec la vigueur la plus grande que la “sélection naturelle” doit être pensée en référence à la distribution des fréquences géniques, et non à la collection des génotypes. Faute de saisir cette subversion du concept de sélection naturelle, on ne peut comprendre le théorème.

(3) Enfin, les deux remarques précédentes permettent d'identifier (au moins nominalement) l'énigmatique quantité qui se maximise en permanence dans le théorème. L'accroissement du paramètre malthusien doit être décomposé en une composante attribuable à la “sélection naturelle”, et en une composante attribuable aux “changements d'environnement” (en y incluant tout ce qui ne relève pas des

effets additifs des gènes). Price a exprimé ^[56] symboliquement cette interprétation en décomposant l'accroissement différentiel dM :

$$dM = d_{SN} M + d_{CE} M$$

où “SN” est la sélection naturelle, et “CE” les changements de l'environnement.

Ce symbolisme n'est pas très orthodoxe, et ceci peut expliquer que Fisher ne l'ait pas employé, et se soit cantonné par coquetterie dans une formulation verbale. Toujours est-il que le théorème ne concerne que la première composante. C'est elle qui est toujours positive (ou nulle), et égale à la “variance génétique en fitness”, expression qui elle-même désigne toujours chez Fisher la part additive de cette variance. Ce qui rendait le théorème “fondamental” aux yeux de son auteur, c'est précisément qu'il identifiait le niveau où quelque chose se trouve nécessairement maximisé par la sélection naturelle.

Profil épistémologique du “théorème fondamental”

L'exégèse de l'énoncé du “théorème fondamental de la sélection naturelle” nous suggère plusieurs observations. Elles nous sont occasion de redéfinir, cette fois de manière plus rigoureuse, la philosophie biologique qui était celle de Fisher.

(1) Le théorème de Fisher est un manifeste en faveur d'une

conception purement génique de la sélection. En 1955, dans une lettre à Kempthorne, qui rédigeait alors un texte sur le théorème fondamental, Fisher déclarait :

“Le seul effet évolutif que je reconnaisse comme tel, en ce qui concerne l’accroissement de la fitness ou n’importe quoi d’autre, est constitué par le changement des fréquences géniques [gene ratio]”. ^[57]

Tout le reste, c’est-à-dire tout ce que l’on décrit habituellement comme interaction dans le génome, se ramène à “l’environnement”. Hors de la dynamique d’altération du “gene ratio”, tout n’est qu’amortissement passif ou détérioration. Un exemple saisissant accompagne l’assertion dogmatique :

“Si par suite de l’extinction de certains insectes une plante devait rapidement devenir auto-fécondée croisée et homozygote par défaut de moyens lui permettant une fécondation croisée, je considérerais, aussi longtemps que les fréquences géniques ne changent pas, que la plante n’a pas évolué, mais a réagi passivement au changement de son environnement.” ^[58]

Le système de croisement, le système des interactions alléliques et épistatiques n’ont donc de signification évolutive que s’ils s’expriment dans le champ des fréquences géniques.

Face à un tel dogmatisme, il est tentant de voir en Fisher l’ancêtre de ces visions atomistiques et simplistes de la sélection naturelle qui ont défrayé la chronique depuis deux décennies. Nous voudrions toutefois faire remarquer que

l'enjeu épistémologique de l'attitude fishérienne débordait la symbolique naïve du "gène égoïste". Le théorème fondamental est après tout une manière explicite d'assumer le dogme canonique sur la base duquel s'est développée la méthodologie de la génétique des populations tout entière : à savoir qu'il est possible de décrire tous les processus évolutifs observables (mutation, migration, sélection, fluctuations aléatoires...) dans le langage homogène de la distribution statistique des gènes. À cet égard, le théorème est porteur d'une leçon de rigueur, quoi que l'on puisse penser par ailleurs de sa portée biologique : les évolutionnistes contemporains ont eu trop tendance à admettre simultanément et sans critique que "l'évolution est un changement dans la composition génétique des populations", et que la sélection n'est pas génique.

(2) Le théorème fondamental de Fisher n'exprime rien d'autre qu'une vitesse. C'est ce qui fait à la fois l'élégance et la limitation de l'équation différentielle dans laquelle il s'exprime. Fisher était imprégné d'un leitmotiv cher aux physiciens du début du siècle, et vulgarisé chez les biologistes par Lotka. Les équations fondamentales d'évolution d'un système, aimait à dire celui-ci, "prennent la forme la plus simple et la plus pertinente quand elles sont écrites relativement au taux de changement de l'état du système, plutôt que relativement à l'état lui-même". ^[59] Appliqué à la génétique des populations, cet adage mène à dire qu'il est plus pertinent de traiter des changements dans la distribution des fréquences géniques que des modifications de la population des génotypes.

C'est dans la mécanique statistique que Fisher avait trouvé

l'inspiration d'une telle attitude. En biologie comme dans la théorie cinétique des gaz, écrivait-il en 1953, "le traitement d'une population de vitesses est plus significatif que le traitement d'une population de particules". ^[60] Cette remarque commande le reproche théorique que Fisher faisait à Wright : en concevant la sélection en référence à un champ de combinaisons géniques, Wright - affirme Fisher - ne semble pas voir que le nombre des combinaisons mendéliennes possibles est tellement grand qu'en pratique chaque génome est unique, et qu'il est difficilement concevable de construire une cinétique de sélection quelconque sur un tel champ de variabilité. ^[61] Il n'en va pas de même si l'on raisonne sur le champ des fréquences géniques, qui est continu.

(3) Le théorème fondamental est peut-être plus significatif par ce dont il ne parle pas que par ce dont il parle. En théorisant une sélection massale agissant indéfiniment et graduellement sur des populations assez grandes pour ne pas être affectées par la dérive aléatoire et l'isolement, le théorème "fondamental" est la pierre angulaire d'un scénario qui n'a pas grand chose à dire sur la diversification des espèces, leur genèse et leur extinction.

(4) Cette limitation biologique majeure s'accorde aussi - est-il besoin de le rappeler ? - avec les engagements eugénistes bien connus de Fisher : -un eugéniste est moins intéressé par l'origine et l'extinction des espèces que par "l'amélioration" des espèces existantes, tout particulièrement les populations humaines, qui constituent l'un des meilleurs exemples de grande population panmictique. ^[62]

Le profil épistémologique du "théorème fondamental" de la

sélection naturelle est donc le suivant : -Fisher a conçu une éblouissante justification théorique de l'idée que l'unique cible de la sélection est le gène. Le théorème est une réflexion brillante sur ce que peut raisonnablement accomplir une science dont l'objet est la composition génétique des populations, et sur ce qu'il n'est pas raisonnable d'en attendre, sauf à produire des poèmes plutôt que des "théorèmes".

2 - Les topographies adaptatives de Sewall Wright (1932)

Il est probable que la fascination exercée par le théorème de Fisher sur les généticiens des populations les plus théoriciens tient à deux raisons : d'une part sa forme algébrique en fait clairement un théorème de maximisation (qui tranche avec la rhapsodie qualitative de "l'optimisation" si douce à tant d'évolutionnistes ; ^[63] d'autre part la quantité maximisée (la fitness) est une grandeur démographique. On ne saurait guère imaginer de paraphrase quantitative plus suggestive d'un principe dont Darwin avait déclaré, dans la seconde édition de *L'origine des espèces* (Décembre 1859), qu'"il conduit à l'amélioration de chaque créature en fonction de ses conditions de vie organiques et inorganiques". ^[64]

Toutefois les limites explicites de la méthode fishérienne sont à la mesure de son ambition. En se concentrant sur la variance génétique additive, Fisher se met dans une situation idéale où les effets des gènes sont descriptibles par des fonctions à

variables indépendantes. Dans de telles conditions, on peut être sûr qu'il y aura bien une fonction de fitness et qu'elle aura un maximum défini. En second lieu, en traitant des populations très grandes, panmictiques, et sous le seul aspect de leur croissance, Fisher évacue tous les problèmes liés à la limitation d'effectif et à la structure de population.

Nous avons exposé plus haut (Cf *supra*, sect. I) comment Sewall Wright avait, dès 1930, exploré les implications en chaîne d'un point de départ opposé. La "théorie de l'équilibre fluctuant" [Shifting balance theory] est fondée sur l'idée que les espèces ne sont pas des populations panmictiques virtuellement infinies dans lesquelles les gènes circuleraient de manière totalement libre. Même dans l'hypothèse où l'espèce est une grande population de distribution géographique continue, l'hypothèse d'une panmixie totale est une fiction : la distance fait obstacle à une circulation totalement libre des gènes et produit aussi des effets d'isolement. ^[65] Les espèces ne peuvent donc être représentées comme des nuages mendéliens isotropes. Elles sont toujours des populations finies et structurées. Il en résulte que la sélection naturelle doit composer avec des forces de nature stochastique, et qu'elle agit de manière hiérarchisée, dans et entre les populations élémentaires (les "dèmes").

Wright a jugé opportun d'exprimer ce modèle dans une image, connue sous le nom de "paysage adaptatif" [adaptive landscape]. Cette image a été, au nom près, exposée pour la première fois, dans une conférence de 1932 destinée à un public non mathématicien. ^[66] Dans ce contexte, elle apparaît clairement comme un procédé didactique, dont l'influence a

été prodigieuse sur toute la théorie évolutionniste moderne. Mais Wright n'y voyait pas seulement une image. Au delà du succès didactique de la conférence de 1932, il n'a cessé d'y revenir, et de chercher une interprétation formelle de ses "paysages". Ainsi sont nées les notions de "surface de fitness" [fitness surface] et de "surface des valeurs sélectives moyennes". Ces deux concepts occupent dans l'œuvre de Wright une place comparable au "théorème fondamental de la sélection naturelle" dans la pensée évolutionniste de Fisher. Ce que Fisher exprime dans un théorème dont la simplicité tient à ce qu'il raisonne dans un modèle additif, Wright s'efforce de le penser dans un hyperespace dans lequel tous les paramètres doivent être pensés de manière interactive. Mais comme il est impossible dans de telles conditions de produire quelque algorithme que ce soit, l'image du paysage adaptatif en acquiert une vertu heuristique : à défaut d'être mathématiquement respectable, elle est dans l'œuvre de Wright l'auxiliaire figuratif qui vient sans cesse rappeler dans quelle voie la théorie doit chercher à se construire. C'est pourquoi l'on parle parfois des "topographies adaptatives" de Wright,^[67] l'expression laissant place aux schèmes formels autant qu'à l'image.

Il existe un lien -conceptuel et historique- très étroit entre les topographies adaptatives de Wright et le théorème fondamental de Fisher. Dans les deux cas, il s'agit en effet de penser les modalités de maximisation de la fitness. Nous montrerons que le schème extraordinairement suggestif de Wright, peut-être le plus beau moment de toute l'histoire du darwinisme (Darwin inclus), avait cependant quelque raison d'être une image : ses ambiguïtés enveloppent des difficultés

méthodologiques redoutables.

L'histoire des paysages adaptatifs commence en amont de la célèbre conférence de 1932 où Wright en avait donné le premier exposé.

On doit à J.B.S. Haldane, assisté de C.H. Waddington, le diagramme de la figure 36. Ce diagramme est extrait de l'une des dix monographies de Haldane sur "La théorie mathématique de la sélection artificielle et naturelle" (1924-1934). Dans le cas présent, il s'agit du mémoire sur "les populations métastables" (1931).^[68] Le diagramme illustre le premier modèle qui ait décrit l'évolution d'une population soumise à sélection sur deux loci en interaction épistatique. Ceci signifie simplement que les valeurs sélectives dépendent à chaque locus de l'état de l'autre locus. Sur les axes de coordonnées sont portées les fréquences des allèles récessifs ("a" et "b") correspondant aux deux loci. Les coefficients de sélection sont définis sur les quatre phénotypes possibles : $[AB] : 1$; $[aB] : 1-k_1$; $[Ab] : 1-k_2$, $[ab] : 1+K$. Un tel système évolue de manière déterministe vers deux équilibres stables possibles. L'un des équilibres correspond à la fixation des deux allèles récessifs a et b (partie supérieure droite du diagramme), l'autre à la fixation des allèles dominants A et B (en bas à gauche). L'évolution effective du système dépend de l'état initial. On remarque qu'il y a aussi un équilibre instable. Bien que Haldane n'effectue pas le rapprochement, on reconnaît dans ce système un exemple de ce qu'en physique on appelle couramment aujourd'hui un système dissipatif.

Fig. 36

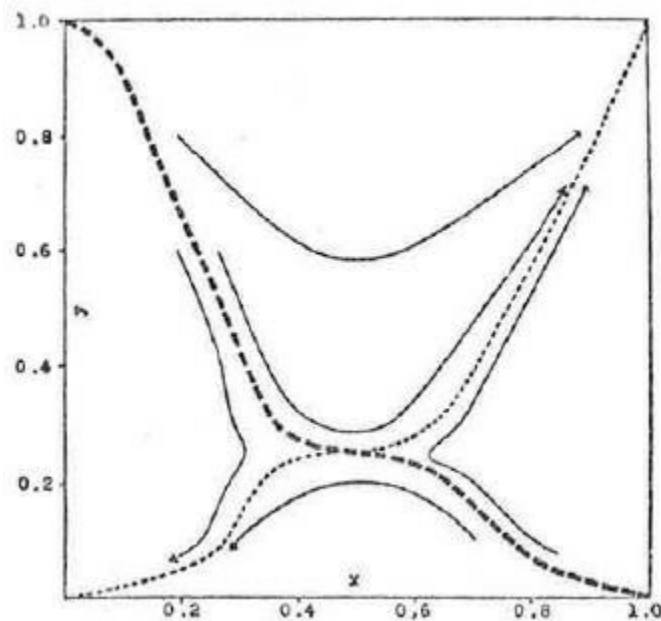


Diagramme illustrant l'évolution d'une population dans laquelle la sélection opère sur deux loci dialléliques en épistasie (les coefficients de sélection pour chaque génotype en un locus dépendent du génotype à l'autre locus). Le diagramme représente une application numérique particulière, calculée et dessinée par C.H. WADDINGTON. (J.B.S. HALDANE, "A Mathematical Theory of Artificial and Natural Selection. Part VIII. Metastable Populations", 1931). En abscisses et ordonnées : fréquences des allèles a (contre A) et b (contre B) dans la population. En lignes continues : exemples de trajectoires. Les lignes en pointillé représentent les frontières entre des familles de trajectoires. On reconnaît un équilibre instable (à la croisée des deux lignes en pointillés) et deux équilibres stables (extrémités supérieure-droite et inférieure-gauche du diagramme). Si l'on représentait la valeur adaptative moyenne de la population dans une troisième dimension, on aurait une surface adaptative typique, avec un col (0,5-0,2) et deux sommets (1-1 et 0-0)

Il est essentiel de remarquer que Haldane raisonne sur un champ continu de fréquences géniques : chaque point représente l'état d'une population. Haldane suggère par ailleurs une extension du modèle à m gènes. Dans ce cas, toute population sera représentée dans un espace m-dimensionnel et se déploie dans un hypercube à 2^m sommets. Chacun des 2^m sommets représente l'une des situations possibles

d'homozygotie, et il y a au maximum 2^{m-1} positions d'équilibre stable. On peut bien entendu compliquer le scénario en admettant des loci à allèles multiples, et diverses modalités d'interaction allélique (dominance partielle et hétérosis). Mais alors, il ne va plus de soi que les équilibres correspondent à des sommets de l'hypercube, autrement dit à des fixations d'allèles dans la population. C'est intuitivement évident par exemple dans le cas de l'hétérosis (avantage à l'hétérozygote). Si le génotype favorisé en un locus est Aa, il y a établissement d'un équilibre polymorphique.

Il est facile à partir de là d'imaginer le passage à la notion de topographie adaptative. Il suffit d'ajouter au diagramme de Haldane une troisième dimension sur laquelle on porterait la valeur adaptative (ou fitness) moyenne de la population. Les deux positions d'équilibre correspondent alors à des sommets vers lesquels la population peut grimper, et l'équilibre instable correspond à un col.

Cependant, cette voie ne semble pas être celle par laquelle Wright soit parvenu à la notion de "paysage adaptatif". W.B. Provine a rendu publique une lettre cruciale de Février 1931 dans laquelle Wright expliquait à Fisher les raisons de son désaccord sur le "théorème fondamental de la sélection naturelle". Or c'est dans cette même lettre que figure la toute première formulation de l'idée de topographie adaptative :

"Représentez-vous l'ensemble des fréquences associées de tous les gènes comme disposé dans un espace multi-dimensionnel. Ajoutez une autre dimension mesurant le degré de fitness. Du point de vue de celle-ci, le champ serait plein de bosses à cause des relations

épistatiques.” ^[69]

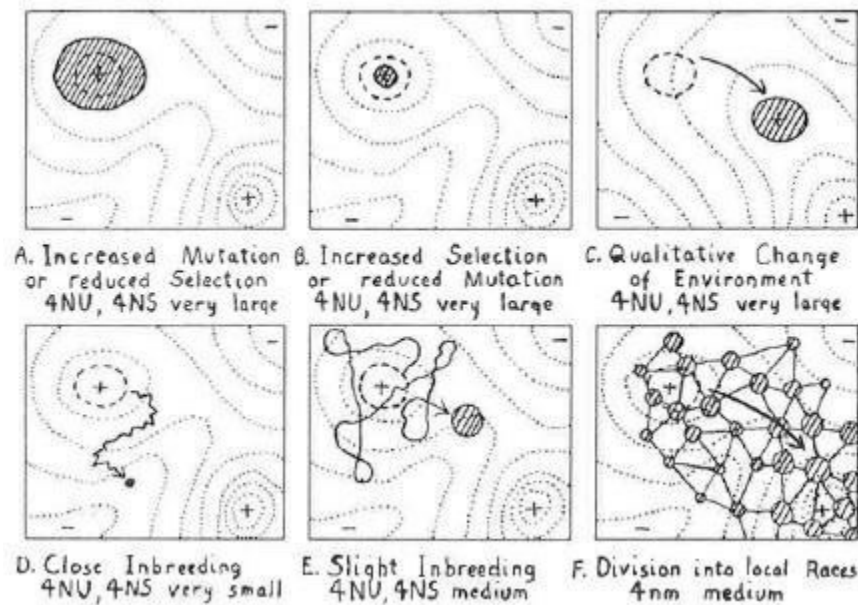
La lettre comporte un dessin à la main représentant très schématiquement une ligne avec des bosses et des creux symbolisant des maxima et minima de fitness. Cette représentation permet à Wright d'exprimer de manière très suggestive l'ensemble des raisons qui lui font récuser le théorème fondamental, et le scénario évolutif qui lui est associé. Si en effet l'épistasie contraint à admettre qu'il n'y a pas une, mais une multiplicité de positions d'équilibre (autrement dit plusieurs maxima possibles pour la fonction de fitness), il faut se demander si et comment une espèce donnée peut se mouvoir d'une "bosse" adaptative vers une autre. Le théorème de Fisher décrit seulement comment une espèce grimpe sur une bosse. Par ailleurs le processus décrit par ce théorème est très lent, car il dépend du rythme auquel apparaissent de nouvelles mutations. Mais si l'on prend en compte l'effectif et la structure de population, c'est un tout autre scénario qui apparaît. D'une part, la limitation d'effectif permet de concevoir comment une population peut s'écarter de manière aléatoire du point d'équilibre où l'emporte la sélection : les fluctuations stochastiques des fréquences géniques peuvent éloigner la population de son "pic adaptatif" et la mener au voisinage d'un autre "pic". La répétition du même processus dans de nombreuses sous-populations isolées prend alors la signification d'une véritable exploration par l'espèce des pics adaptatifs qui lui sont accessibles. Les races locales le mieux adaptées prolifèrent, diffusent par migration les allèles de leurs complexes coadaptés, et une sélection inter-populationnelle ajoute ainsi ses effets à ceux de la sélection génique. Dans ce scénario, le théorème fondamental

représente une éventualité parmi d'autres : celle où l'espèce, étant très grande et panmictique, se cantonne étroitement sur un sommet adaptatif. Les schémas célèbres de la figure 37 illustrent ce genre de réflexion. Il faut les apprécier en relation avec ceux de la figure 35, qu'ils accompagnaient dans la conférence donnée en 1932 lors du sixième Congrès international de génétique.

Jusqu'ici les choses semblent claires. Cependant le texte accompagnant les figures de 1932 montre que Wright parle d'autre chose que dans sa lettre à Fisher. Le texte, tout comme les légendes des illustrations (voir fig. 37 et 38), présente les populations comme situées dans le "champ des combinaisons géniques possibles". L'hypersurface adaptative est donc engendrée par le système total des génotypes possibles, en prenant en compte tous les loci. Si par exemple le génome comporte 1000 loci dialléliques, et s'il y a pour chaque locus trois génotypes possibles, le nombre total des génotypes sur l'ensemble des loci sera 3^{1000} . Or un tel champ n'a pas le même sens qu'un champ de fréquences géniques. Un champ de fréquences géniques permet de situer une population en un point précis. Un champ de "combinaisons possible" correspond en revanche à l'ensemble des génotypes individuels possibles. Comme en pratique tous les individus ont des génotypes totaux différents, la population n'est plus représentée par un point, mais par un nuage de points groupés dans une région de l'espace des combinaisons possibles. Dans un tel schème, on considère que chaque génotype individuel total a une valeur sélective globale, et la surface adaptative est telle que chacun de ses points représente la valeur sélective d'un génotype particulier. Quant aux pics adaptatifs, ils correspondent à des

sortes de grappes de génotypes de composition voisine, agglutinés autour d'une combinaison optimale. L'image purement qualitative de la figure 37 illustre cette idée.

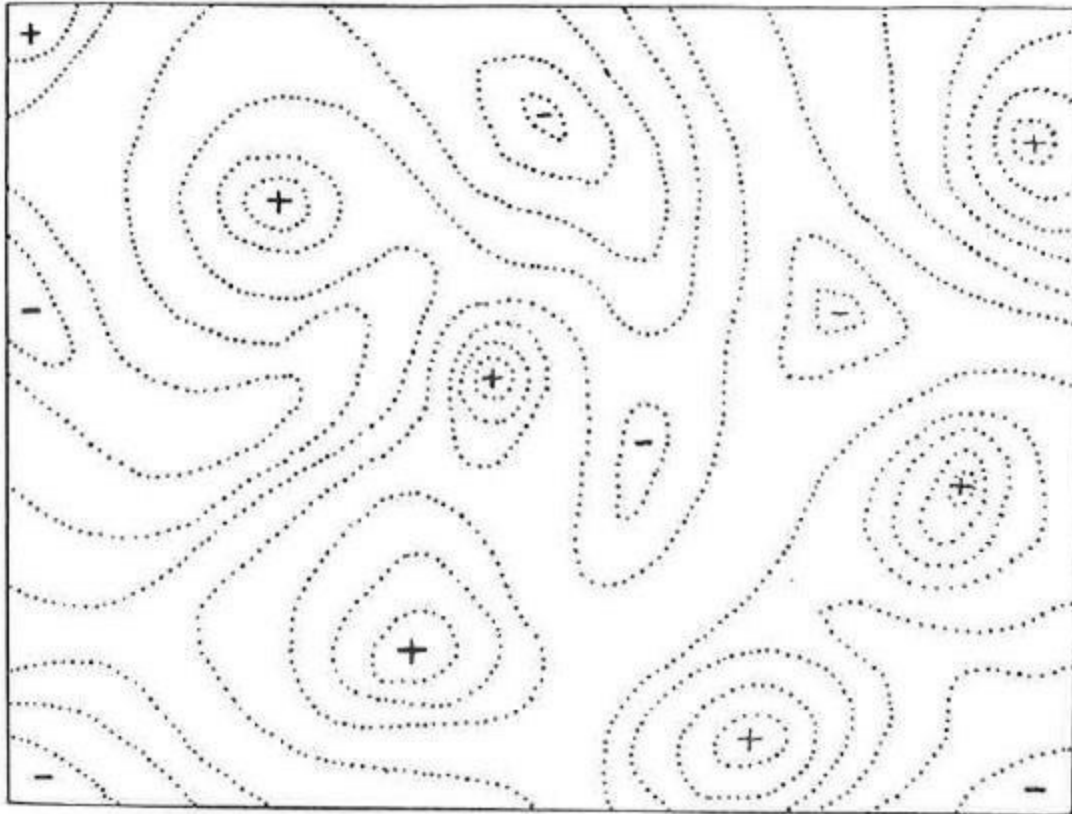
Fig. 37



S. WRIGHT, "Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection" (1932).

Légende originale : "Champ des combinaisons de gènes occupé par une population dans le champ général des combinaisons possibles". N, U, m, s, désignent l'effectif de population, le taux de mutation, le taux de migration, le coefficient de sélection. L'image illustre l'interaction entre ces facteurs d'évolution dans une espèce mendélienne. Comparer cette représentation avec les diagrammes reproduits à la figure 35.

Fig. 38



Première image proposée par d'une surface adaptative (S. WRIGHT, *Actes du Sixième Congrès de Génétique* (1932). Légende originale : "Représentation diagrammatique du champ des combinaisons de gènes en deux dimensions en lieu et place d'un très grand nombre. Les lignes en pointillés représentent des niveaux d'adaptation [adaptiveness]". Observer que chaque point du diagramme représente une combinaison ; le seul paramètre qui ait une dimension est la valeur adaptative.

W.B. Provine, qui a remarquablement dénoué le détail de cet épisode historique, fait à cet égard une remarque très intéressante. Une "surface" engendrée par des combinaisons d'entités discrètes est une surface très douteuse dans sa signification géométrique. Dans un champ de "combinaisons géniques", on ne voit pas bien ce que pourraient être des axes sur lesquels une certaine grandeur (la fitness) présenterait des degrés. Aucune "surface" intelligible ne peut être produite par une telle procédure. ^[70]

Il apparaît donc que, dans sa version publique initiale, la notion de surface adaptative n'a pas un sens algébrique univoque. Elle est en revanche une vulgarisation saisissante de la "théorie de l'équilibre fluctuant", élaborée un an plus tôt dans un texte beaucoup plus rigoureux, mais aussi beaucoup plus hermétique.

Quelques années plus tard, en 1935 puis en 1937, ^[71] Wright a discuté la notion de surface adaptative dans les termes d'un champ multidimensionnel de fréquences géniques. La surface représente alors la variation de la fitness moyenne de la population rapportée au champ continu des fréquences géniques. La question de savoir s'il y a sens à tracer la fitness moyenne d'une population (que Wright note $\bar{w}$, notation qui équivaut à e^m chez Fisher) ^[72] comme une fonction de toutes les fréquences géniques ^[73] a suscité chez les généticiens des populations des discussions particulièrement âpres. Le problème implique en réalité un nombre de variables dépendantes tel que l'idée même de son traitement a quelque chose d'irréel. C'est sans doute la raison pour laquelle Wright n'a jamais complètement cessé de commenter ses surfaces de valeur sélective dans le langage qualitatif des "combinaisons harmonieuses de gènes". ^[74] Il en résulte un style hybride et inimitable, où la tranquille assurance du mathématicien voisine avec une vision poétique de l'économie naturelle.

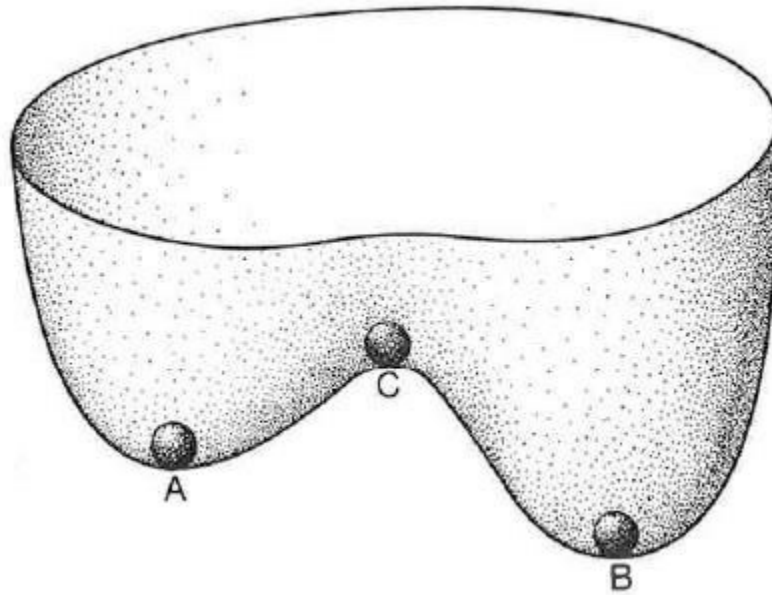
Il nous faut maintenant apprécier la signification épistémologique de ce style hybride, et comprendre les raisons de son étonnant destin dans la théorie évolutionniste contemporaine. Quelque part entre l'algorithme et l'image, le paysage adaptatif est sans doute l'un des *concepts* les plus

centraux du darwinisme contemporain. C'est une tâche philosophique que d'élucider ce concept, c'est-à-dire, pour paraphraser un grand philosophe du vingtième siècle, "de rendre claire et de délimiter rigoureusement une pensée qui autrement, pour ainsi dire, serait trouble et floue". ^[75]

L'attitude la plus rigoureuse en l'occurrence est de prendre acte du caractère explicitement métaphorique de la conception centrale de Wright. Si le "paysage" ou la "surface" sont des images, de quoi sont-ils précisément l'image ? Il y a un aspect de l'imagerie de Wright que très curieusement la littérature évolutionniste courante et l'historiographie ne semblent pas avoir vu. En physique mathématique, le relief est une image classique de ce qu'on appelle le potentiel d'un système producteur d'entropie (ou, comme on dit aujourd'hui, d'un système "dissipatif"). Un tel système est tel que tout mouvement s'y achemine vers une position de repos ou "équilibre", et l'on appelle "fonction potentielle" la fonction mathématique qui décrit cet acheminement. La dynamique est l'une des plus simples qu'on puisse concevoir : quelles que soient les conditions initiales, le système se retrouvera toujours au voisinage d'un équilibre au bout d'un certain temps. Un exemple trivial est donné par le mouvement d'une bille sur une surface concave (un bol). Quels que soient les paramètres initiaux du mouvement (position et vitesse), la bille finira par s'immobiliser au fond après dissipation de son énergie cinétique par suite de frottements divers. Il faut cependant bien distinguer deux types d'équilibres possibles dans un tel système : les équilibres stables et les instables. Dans les deux cas, il s'agit de positions dans lesquelles le système peut rester indéfiniment, s'il n'est soumis à aucune perturbation. Ainsi par

exemple, le sommet de la face convexe d'un bol est une position d'équilibre, tout autant que le fond de la face concave. Mais le premier équilibre n'attire à lui aucune trajectoire, et n'a donc pas de signification dynamique. Le fond du bol définit au contraire une position d'équilibre stable. Les systèmes producteurs d'entropie admettent en droit autant d'équilibres stables que l'on voudra. Chacun d'entre eux correspond, dans le jargon du physicien, à un minimum de "potentiel". Si par exemple nous déformons notre bol de manière à ce qu'il présente deux creux de profondeur différente, nous aurons deux "minima de potentiel", autrement dit deux équilibres stables (fig. 39). Il est aisé de comprendre à partir de là comment le potentiel d'un système dynamique à équilibres multiples se laisse représenter par un "paysage", avec autant de "bassins", séparés par des "chaînes montagneuses" et des "cols". Les courbes de niveau de la topographie figurent des points dont l'énergie potentielle est la même, et tout concourt en définitive à la représentation de la dynamique du système comme un ruissellement. Enfin le nombre de dimensions de ces systèmes dynamiques est aussi grand que l'on veut. ^[76]

Fig. 39



Exemple concret d'un système dynamique descriptible par une fonction potentielle : le bol dissymétrique. Remarquer les trois positions d'équilibre : deux stables (A et B) et une instable (C). Tiré de : I. Ekeland, *Le calcul, l'imprévu*. (1984)

Or ce schème physique est étrangement proche des “paysages adaptatifs” de Sewall Wright. Dans le cas de la surface adaptative, le système est une population que l'on décrit selon $n + 1$ dimensions, soit n axes sur lesquels varient des fréquences alléliques, et un axe supplémentaire pour la valeur sélective moyenne de la population ($\bar{w}$), qui se comporte comme une fonction potentielle. On remarque bien sûr que la polarité de l'image est inversée dans la métaphore de Wright, par rapport à ce qu'elle est usuellement chez les physiciens : au lieu de descendre vers des “bassins”, les espèces montent vers des “pics adaptatifs”. D'un point de vue formel, ceci n'a aucune espèce d'importance. Mais il est évident qu'une métaphore ascensionnelle s'accorde mieux, dans l'ordre des symboles, avec l'idée d'une évolution progressive. Le système ainsi décrit est déterministe. Mais en introduisant des facteurs comme la

mutation, la migration, la dérive aléatoire, on dispose d'une palette de forces perturbatrices susceptibles de déloger à tout moment une population de la position d'équilibre qu'elle a atteint, ou de modifier sa trajectoire.

Cela dit, Wright n'a jamais revendiqué d'une manière ou d'une autre le genre d'interprétation que nous venons de donner des paysages adaptatifs. Est-ce à dire que Wright ne se situait pas dans ce cadre, ou même qu'il ignorait la notion de "fonction potentielle" ? Cette dernière hypothèse n'est guère compatible avec ce que l'on sait de la formation et de la culture scientifique du généticien américain. En outre, l'image était dans l'esprit de Wright une réponse directe au "théorème fondamental de la sélection naturelle" de Fisher, c'est-à-dire à une construction théorique explicitement pensée par analogie avec le second principe de la thermodynamique. Quoi qu'il en soit, si Wright n'a pas conçu les "paysages adaptatifs" en référence à un modèle physicien, il y en a au moins un qui les a compris, et critiqués sous cet angle.

Fisher considérait comme allant de soi que l'imagerie des topographies adaptatives illustrait un traitement de la fitness moyenne de la population comme une fonction potentielle ; et c'est précisément dans cette perspective qu'il l'a récusée comme non-consistante.

La critique est formulée dans un texte théorique important de 1941, où Fisher reprend en détail l'exposé de son "théorème fondamental", et l'oppose aux conceptions de Wright. Dans ce texte, Fisher discute une célèbre équation de Wright, publiée en 1940, ^[77] et donnant la variation de la fréquence q d'un allèle en fonction de la fitness moyenne de la population, $\bar{w}$.

Cette équation, qui constitue aujourd'hui l'une des bases de tout enseignement de génétique des populations, établissait un rapport entre le changement de fréquence à chaque génération d'un allèle (Δq), et la pente de la fonction $\bar{w}$. Elle se formule ainsi :

$$\Delta q = \frac{q(1-q)}{2\bar{w}} \cdot \frac{\partial \bar{w}}{\partial q}$$

Dans cette équation, $\bar{w}$ est classiquement interprété comme “fonction de fitness”, ou “topographie adaptative”.^[78] Or voici quel était en 1941 la réaction de Fisher :

“L'équation (6) enveloppe chez Wright l'idée que les intensités sélectives sont dérivables, comme les forces d'un système conservatif [conservative system], à partir d'une fonction potentielle simple qui dépend des distributions géniques [gene ratio] de l'espèce prise comme un tout. Or cette idée a conduit Wright à des spéculations approfondies mais intenables. Par exemple, dans *The New Systematics*, p. 170, nous lisons : *Comme il a déjà été noté, $\bar{w}$ est une fonction de toutes les fréquences géniques. Dans le champ pratiquement infini des combinaisons géniques possibles à partir de différences dans quelques milliers, ou même seulement quelques centaines de loci, il est probable qu'il y a un nombre énorme de combinaisons harmonieuses de caractères. Ces combinaisons harmonieuses devraient apparaître comme des pics dans la valeur de $\bar{w}$, séparés par des vallées ou des cols dans une surface multidimensionnelle.* Le professeur Wright confond ici le nombre des génotypes que l'on peut distinguer parmi les individus, par exemple 3^{1000} , avec le champ continu de variation des fréquences

géniques. Même s'il existait réellement une fonction potentielle telle qu'on le suppose dans le cas de $\bar{w}$, le nombre élevé des génotypes ne fournit aucune raison de penser qu'il puisse exister ne serait-ce qu'un seul pic, maximal pour les variations de toutes les distributions géniques dans ce champ de variation." [79]

Cette critique de Fisher attire l'attention sur un aspect troublant des "paysages adaptatifs". Si la "fonction de fitness" de Wright $\bar{w}$ était bien une fonction potentielle (comme celui-ci semble l'avoir suggéré), il faudrait se résoudre à reconnaître que les paysages adaptatifs sont l'expression imagée d'une intention théorique déterministe. Or une telle conclusion serait en totale contradiction avec tout ce que Wright a pu dire de sa métaphore. L'imagerie du paysage fut en réalité conçue pour suggérer le contraire d'un système dissipatif, c'est-à-dire d'un système dont la connaissance est résumée dans celle de ses équilibres stables. Ce qui importait au contraire essentiellement à Wright, c'est que les espèces eussent une certaine capacité d'explorer de manière indéterministe les alentours de leurs "pics adaptatifs". En d'autres termes, c'est l'instabilité du pic adaptatif lui-même que le généticien entendait faire ressortir. Si par ailleurs, on lit attentivement ce que dit Wright de la "fonction de fitness", la leçon majeure est celle-ci : on peut dans des cas extrêmement idéalisés, définir une telle fonction, par exemple, en ne raisonnant que sur un seul locus, et en admettant la constance des valeurs sélectives. Mais ce n'est là qu'une fiction commode : la fitness moyenne d'une population est "une fonction de toutes les fréquences géniques", ce qui a pour conséquence évidente qu'il n'y a pas de fonction de fitness calculable. Du moins est-ce la thèse

répétée avec insistance dans *L'évolution et la génétique des populations* (1969).^[80] Il faut à vrai dire imaginer le paysage adaptatif comme une surface en déformation permanente, et donc comme une image visant à illustrer l'idée d'un processus de fluctuation indéfinie des équilibres.

La métaphore des pics adaptatifs est donc en définitive une métaphore qualitative. Les pics ne sont pas situés de manière univoque dans un espace paramétrique, et n'ont pas la prétention de l'être. Tantôt défini dans le langage des "combinaisons de gènes", tantôt présenté comme un point dans l'hyperespace des fréquences géniques, le "pic adaptatif" est un optimum plus qu'un maximum. Il est en réalité au croisement de deux langages : celui, physiologique, des combinaisons harmonieuses des gènes, et celui, statistique, de la distribution des facteurs mendéliens. Dans ce cas précis, ce n'est peut-être pas dans la rigueur mathématique de l'algorithme qu'il faut reconnaître le génie de Wright, mais dans la rhétorique et l'imagerie efficaces avec lesquelles il a emporté la génétique des populations à l'extrême limite conceptuelle où elle pouvait aller. Chez Wright, la dynamique des fréquences géniques est mise au service d'une philosophie biologique qui, par delà la population, regarde obliquement mais fermement vers l'organisme et vers l'espèce. Wright demeure certes toujours dans le paradigme méthodique de la génétique populationnelle, car c'est le seul qui permette des prédictions sur l'évolution, mais il ne se résout pas à voir dans le gène et dans la population la réalité nouménale de l'évolution. Le gène n'est rien hors de la totalité organismique, et la population n'est qu'une fraction mal définie de l'espèce, dont tout le sens est de se séparer des autres. Bref, la génétique

des populations est toujours chez Wright dans le voisinage de la génétique physiologique d'une part, de la théorie de la spéciation de l'autre.

3 - Philosophèmes sous-jacents au débat Fisher-Wright

Il est sans doute hasardeux de rapporter des productions scientifiques aux convictions philosophiques de leurs auteurs. La philosophie de la science est rarement féconde lorsqu'elle se réduit à expliciter la philosophie spontanée du scientifique, car celle-ci est le plus souvent une philosophie d'emprunt. Toutefois l'épistémologue-historien se doit de prendre acte du contexte philosophique dans lequel les producteurs de science ont explicitement situé leur œuvre propre, lorsqu'ils l'ont fait. Or il se trouve que Fisher et Wright ont très distinctement et très fermement indiqué la philosophie de la science dans laquelle ils inscrivaient leurs conceptions respectives de l'évolution.

Nous avons déjà souligné que le théorème fondamental de la sélection naturelle méritait d'être rapporté au modèle physique de la science qui hantait Fisher. Fisher avait reçu une formation de physicien très "classique". La physique culminait pour lui dans l'interprétation statistique de la thermodynamique. C'est de fait dans l'idéal de la mécanique statistique qu'il a trouvé son style évolutionniste propre : la vision fishérienne de l'évolution a été profondément marquée

par le modèle de la théorie cinétique des gaz. Nous ne pouvons connaître l'état instantané de chacune des particules qui interagissent dans ce nuage de gènes que constitue une population, mais nous pouvons en connaître avec une parfaite exactitude le résultat statistique. ^[81] Le théorème fondamental de la sélection naturelle définit la pression mesurable de la sélection, à la manière dont les lois des gaz parfaits ou le principe d'entropie sont déductibles de l'analyse statistique d'un nuage de particules. Sans doute serait-il exagéré de dire que Fisher avait une vision déterministe et laplacienne de l'évolution. Comme nous l'a fait remarquer J. Hodge, à l'occasion d'une version préliminaire de ce livre, une telle interprétation ne s'accorderait ni avec le genre de statistique mathématique à laquelle Fisher a consacré une part majeure de sa carrière, ni avec ses convictions philosophiques explicites, qui l'inclinaient à une vision "indéterministe" et "créative" de la causalité. ^[82] Cette conviction était intimement liée chez lui à l'idée de l'importance fondamentale du principe de sélection naturelle dans les sciences biologiques :

"Dans une théorie indéterministe, les événements intermédiaires ne peuvent être négligés ou éliminés. En conséquence, la recherche scientifique ne s'intéresse pas simplement à la manière donc chaque événement antérieur détermine ou influence ses conséquences, mais à situer dans l'espace et dans le temps la causalité créative [creative causation] auxquels les effets d'une importance particulière peuvent être attribués. Dans l'état présent de la théorie évolutionniste, il ne peut guère y avoir de doute que c'est dans l'interaction de l'organisme et de l'environnement - dans la myriade des biographies

individuelles des choses vivantes - qu'il faut situer les causes effectives du changement évolutif." ^[83]

Toutefois la manière dont Fisher a argumenté ses convictions indéterministes a toujours consisté à faire valoir que des événements indéterminés à l'échelle d'analyse la plus élémentaire se manifestaient à l'échelle macroscopique par des effets moyens qui sont prévisibles dans une optique probabiliste. ^[84] Dans le cas du théorème fondamental de la sélection naturelle, cet adage méthodologique avait une signification très précise. Le théorème était très explicitement un théorème de "progrès", consistant à dire qu'en dépit des effets aléatoires, la sélection naturelle est un facteur cumulatif qui fait qu'en moyenne l'"aptitude" [fitness] des espèces est une quantité qui doit se maximiser, de même que le gain d'un propriétaire de casino est aussi une quantité qui se maximise, bien qu'il repose indubitablement "sur une succession de chances favorables". ^[85] Philosophiquement parlant, le théorème fondamental revient à dire que dans la vision contingente de l'histoire naturelle impliquée par l'hypothèse de sélection naturelle, il y a cependant une loi de progrès.

Sewall Wright a quant à lui exposé à plusieurs reprises sa propre philosophie de la science et le lien de celle-ci avec sa conception de l'évolution. ^[86] À lire ces textes, et les confidences autobiographiques qui percent çà et là, on voit se dessiner une étrange résonance entre "la théorie de l'équilibre fluctuant" et la "physique quantique". Wright mentionne que c'est en prenant connaissance de la nouvelle physique du début du siècle qu'il a abandonné ses convictions initiales sur la nature laplacienne du réel. La nouvelle physique, dit-il,

contraint à penser “la réalité physique ultime” comme un “changement oscillatoire” affectant des “singularités [événementielles] dans l’espace-temps”. De même le principe d’incertitude de Heisenberg lui apparaî-t-il (assez curieusement) comme l’expression de “l’émergence de nouveauté authentique à chaque instant, nouveauté qui est toutefois en continuité statistique avec le passé”.^[87] D’où il résulte que la science n’est jamais véritablement fondée dans son projet prédictif : la science ne peut prétendre à avoir “une réelle vision du futur”. Elle ne peut qu’extrapoler les tendances du passé, tout en sachant qu’elle n’épuise pas ainsi la rationalité du réel :

“L’existence est une aventure réelle, et non un simple développement [unfolding] devant nos yeux d’un ‘futur’ qui existerait maintenant et aurait toujours existé.”^[88]

Tout ce langage (oscillation, singularité, indéterminisme, émergence de nouveauté) est exactement celui dans lequel Wright s’est efforcé de capter l’intelligibilité propre de l’évolution organique. L’évolution n’est pas un acheminement vers un équilibre nécessaire, mais une balance labile entre facteurs. Dans le modèle de Wright, l’essentiel est l’unicité de tout génome individuel, et l’irruption permanente d’événements de nature stochastique dans la dynamique des populations. Wright pensait que l’événement, non l’élément, était la catégorie fondamentale de toute interprétation de la nature. Aussi, les lois cinétiques (comme le théorème fondamental de Fisher) lui apparaissaient-elles comme ne décrivant jamais que des tendances locales.

Dans certains de ses écrits “philosophiques”, Wright a indiqué

que dans sa jeunesse il avait été durablement ébranlé par la lecture de *l'Evolution créatrice* de Bergson, et par la controverse de Jennings avec Loeb sur le comportement des unicellulaires. Jennings opposait aux “tropismes” de Loeb l'idée d'un “processus par essais et erreurs”, ce qui revenait à laisser place à une forme de spontanéité dans la psychologie des êtres vivants les plus élémentaires. Or, nous l'avons vu, c'est précisément le langage de Jennings que Wright a utilisé en 1932 pour qualifier son opposition à Fisher ; et c'est aussi le langage de Bergson et de Lloyd Morgan, le langage de “l'évolution créatrice” et de “l'émergence” qu'il a utilisé plusieurs fois de manière ambiguë pour conclure ses exposés. ^[89] Wright estimait qu'à tous les niveaux de réalité, il convenait d'admettre l'existence réelle d'une volonté libre et d'un élément de choix. De là une représentation hiérarchique du réel, dans laquelle l'indétermination ou la liberté sont susceptibles de degrés. Dans ce schème métaphysique, la statistique a un statut exactement antithétique de celui que lui confère Fisher : loin de servir un propos déterministe, elle est une porte entr'ouverte sur l'intelligibilité du singulier.

Il ne faut assurément pas exagérer la portée des développements “philosophiques” de Fisher et de Wright. Il nous semble cependant que les philosophèmes que nous venons d'identifier éclairent la dialectique des algorithmes et des images qui a habité le darwinisme du vingtième siècle. Fisher et Wright se sont massivement appuyés l'un et l'autre sur la statistique mathématique de Karl Pearson, qu'ils ont tous deux prolongée et remaniée dans leur œuvre propre. Tous deux ont adhéré à la thèse épistémologique centrale que soutenait Pearson dans *La grammaire de la science*, et selon

laquelle les lois scientifiques ne peuvent jamais avoir de valeur que statistique. Mais tandis que Fisher voyait dans la statistique une clef pour argumenter une conception de l'évolution comme histoire conservative, progressive et déployée dans un espace paramétrique homogène, Wright a usé de la statistique pour débusquer une réalité toujours singulière, hiérarchisée et émergente. Tous deux sans doute étaient profondément convaincus de la nécessité pour la théorie de la sélection naturelle de faire place à un élément d'indétermination créatrice, Mais tandis que l'évolutionnisme fishérien concentrait la "spontanéité ou causalité créatrice" dans les organismes individuels,^[90] celui de Wright la voyait plutôt comme un attribut fondamental de tous les niveaux d'organisation.

Ce genre d'opposition est banal dans de nombreuses sciences, et il serait peut-être plus raisonnable d'appeler "mythèmes" ce que nous avons appelé "philosophèmes". Du moins était-il opportun d'observer qu'en cela le néo-darwinisme ne s'est pas distingué de beaucoup d'autres épisodes de l'histoire générale des sciences.

Notes du chapitre IX

[1] ↑ Pour une biographie de chacun de ces personnages, voir : J. FISHER BOX, *RA. Fisher : the Life of a Scientist* (1978), R. CLARK, *The Life and Work of J.B.S Haldane* (1968) ; W. B. PROVINE, *Sewall Wright and Evolutionary Biology* (1986).

[2] ↑ R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930) ; S. WRIGHT, "The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution" (1932) ; J.B.S. HALDANE, *The Causes of Evolution* (1932) ; E.B. FORD, *Mendelism and Evolution* (1931) ; J. HUXLEY, "Natural Selection and Evolutionary Progress (1936) ;

Th. DOBZHANSKY, *Genetics and the Origin of Species* (1937).

[3] ↑ J.B.S. HALDANE, “A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection, Part I” (1924), p. 19.

[4] ↑ R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), chap. 4. Voir aussi “Indeterminism and Natural Selection” (1936), pp. 113-114.

[5] ↑ J.B.S. HALDANE, *The Causes of Selection* (1932), passim (e.g. fin du chap. 4) ; E.B., *Mendelism and Evolution*, 1931 ; J. HUXLEY, *Evolution : the Modern Synthesis*, 1942, chap. 2, § 1.

[6] ↑ W.B. PROVINE, “The Role of Mathematical Population Genetics in the Evolutionary Synthesis of the 1930s and 1940s” (1978).

[7] ↑ Voir par exemple : “Cuénot on Preadaptation. A Criticism” (1915), p. 60 ; *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), p. 39 ; “Population Genetics” (1953).

[8] ↑ S. WRIGHT, “Genic and Organismic Selection” (1980).

[9] ↑ A.L. & A.C. HAGEDOORN, *The Relative Value of the Processes Causing Evolution* (1921), p.294.

[10] ↑ R.A. FISHER, “On the Dominance Ratio” (1922), pp. 326-331.

[11] ↑ R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), pp. 38-39.

[12] ↑ S. WRIGHT, “The Effects of Inbreeding and Crossbreeding on Guinea Pigs. I ; Decline of Vigor. II. Differentiation among Inbred Families. III : Crosses between highly Inbred Families”. *US. Department of Agriculture*, Bull. 1090 (1922) : 1-63 et 1121 (1922) : 1-49.

[13] ↑ Le terme est en fait de M. Kimura. Fisher dit toujours “génétique” pour désigner un effet portant sur l’atome génétique.

[14] ↑ C’est pourquoi Fisher a porté une attention centrale au problème de la définition statistique de “l’effet moyen d’une substitution génique”, dans les contextes de la sélection artificielle comme dans celui de la sélection naturelle. (R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* [1930], Chap. 2 ; “Average Excess and Average Effect of a Gene Substitution”, 1941).

[15] ↑ R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), chap. 6 (2^e éd., 1958, p. 137).

[16] ↑ S. WRIGHT, “Evolution in Mendelian Populations” (1931). Le mémoire est daté du 20 Janvier 1930. Les diagrammes sont extraits de ; “The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution” (1932).

[17] ↑ La notion de dérive génétique se laisse aisément comprendre en raisonnant sur un individu. Supposons que cet individu laisse deux enfants. Pour un locus

donné, la probabilité qu'il ne transmette pas l'un de ses allèles à l'un de ses enfants est $1/2$; la probabilité qu'il ne le transmette à aucun de ses deux enfants est $1/2 \times 1/2 = 1/4$. En généralisant à N individus, on voit que cette probabilité décroît si N croît. La pression de dérive est $1/4^N$ à chaque génération.

[18] ↑ Voir R.A. FISHER, "On the Dominance Ratio" (1922) ; J.B.S. HALDANE, "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection", I (1924), II (1924), III (1925), V (1927).

[19] ↑ S. WRIGHT, "The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution" (1932), p. 359.

[20] ↑ Voir S. WRIGHT, "Biology and the Philosophy of Science" (1964), p. 120-122.

[21] ↑ S. WRIGHT, "Classification of the Factors of Evolution" (1955).

[22] ↑ Pour un commentaire de cet aspect trop peu commenté du débat de Fisher et de Wright, voir les remarques intéressantes de J.R.G. TURNER, "The Basic Theorems of Natural Selection. A Naïve Approach" (1969).

[23] ↑ R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), chap. 2 (2^e éd., 1958, p. 39).

[24] ↑ On a relevé une liste impressionnante d'erreurs typographiques, d'omissions, d'erreurs de calcul, et de contradictions entre les deux versions du texte (1930 et 1958). Price, qui a examiné en détail ces curiosités, les juge cependant accidentelles, et estime que Fisher "savait où il voulait aller". On sait que Fisher était atteint d'une myopie extrême. La plupart du temps, il n'écrivait pas lui-même, mais dictait à sa femme, assis dans son fauteuil. Pour une reconstitution de la démonstration du théorème, voir G.R. PRICE, "Fisher's 'Fundamental Theorem' made clear" (1972), et M. KIMURA, "On the Change of Population Fitness by Natural Selection" (1958).

[25] ↑ Chronologiquement : S. WRIGHT (1930, 1931, 1955, 1969), J.F. CROW (1955), C.C. LI (1955), O. KEMPTHORNE (1957), M. KIMURA (1958), P.D.P. MORAN (1964), M. NEI (1964), A.W.F. EDWARDS (1967), J.R.G. TURNER (1967, 1969, 1970), J.F. CROW & KIMURA (1970), G.R. PRICE (1972), A. JACQUARD (1974, 1977), M. KOJIMA & T. KELLEHER (1981). Voir références complètes dans la bibliographie.

[26] ↑ M. KIMURA, "On the Change of Population Fitness by Natural Selection" (1958) ; G.R. PRICE, "Fisher's 'Fundamental Theorem' made clear" (1972).

[27] ↑ "The rate of increase in fitness of any organism at any time is equal to its genetic variance in fitness at that time" (R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* [1930], 2^e éd., 1958, p. 37). Nous donnerons systématiquement les références dans la seconde édition du livre (Dover, 1958). La typographie de cette édition permet de distinguer les adjonctions de 1958 du texte original de 1930. La mention "*GTNS [1930]*" indique qu'il s'agit du texte de 1930, cité cependant dans l'édition Dover de 1958. La mention "*GTNS [1958]*" renvoie à des modifications de la

seconde édition. Les questions de termes étant ici particulièrement importantes, un certain nombre de citation seront données dans la langue originale.

[28] ↑ “The rate of increase of fitness of any species is equal to the Genetic variance in fitness”.(R.A. FISHER, *GTNS* [1930], p. 50).

[29] ↑ “Since the theorem is exact only for idealized populations, in which fluctuations in genetic composition have been excluded (...)” (R.A. FISHER, *GTNS* [1930], p. 38).

[30] ↑ “The statement of the principle of Natural Selection in the form of a theorem determining the rate of progress of a species in fitness to survive (this term being used for a well-defined statistical attribute of the population), (...)” (*GTNS* [1930], p. 40).

[31] ↑ “The rate of increase of average fitness of the population ascribable to a change in gene frequency (...)” (R.A. FISHER, “Average excess and Average Effect of a Gene Substitution” (1941), p. 57).

[32] ↑ A. JACQUARD, *Concepts en génétique des populations* (1977).

[33] ↑ R.A. FISHER, *GTNS* [1930], pp. 41-45.

[34] ↑ Le “W” de Fisher ne doit pas être confondu avec le “W” conventionnellement utilisé par Wright pour exprimer la valeur sélective.

[35] ↑ Sur cette question, voir J. GAYON, “Sélection naturelle ou Survie des plus aptes. Éléments pour une histoire du concept de fitness dans la théorie évolutionniste”.(1992).

[36] ↑ A.J. LOTKA, “An Objective Standard of Value Derived from the Principle of Evolution” (1914).

[37] ↑ R.A. FISHER, “The Actuarial Treatment of Official Birth Records” (1927), p. 108.

[38] ↑ A.J. LOTKA, “A Natural Population Norm” (1913) ; “The Relation Between Birth Rate and Death Rate in a Normal Population,...” (1918) ; “On the True Rate of Natural Increase of a Population” (en coll. avec I. Dublin), *J. Am. Statistical Association*, 20 (1925). Le traitement algébrique exhaustif du problème n’est donné que dans l’article de 1925. Récapitulation dans *Elements of Physical Biology*, Baltimore (1924).

[39] ↑ Il existe une présentation plus simple de la signification de “m”. Il suffit de raisonner sur l’effectif de la population à une génération donnée (N_t). Dans un modèle continu comme celui de Fisher (générations continues), on a :

$$N_t = N_{t-1} e^m$$

avec : $m = b - d$ (b : taux de natalité [birth rate] ; d : taux de mortalité [death rate]) On voit clairement que :

$$m = \log_e N_t - \log_e N_{t-1}$$

Mais c'est là une situation simplifiée. (Voir J.F. CROW & M. KIMURA, *Introduction to Population Genetics Theory*, 1970, pp. 18-19).

[40] ↑ R.A. FISHER, *GTNS [1930]*, p. 40.

[41] ↑ R.A. FISHER "The Actuarial Treatment of Official Birth Records" (1927), pp. 103-108 ; *GTNS [1930]*, p. 26.

[42] ↑ R.A. FISHER, "The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance" (1918). Ce texte fut en fait écrit en 1916.

[43] ↑ Voir par exemple D.S. FALCONER, *Introduction à la génétique quantitative* (1974), chap. 7 & 8.

[44] ↑ R.A. FISHER *GTNS [1930]*, chap. 2, § "Changes in Population", pp. 45-49.

[45] ↑ M. KIMURA, "On the Change of Population Fitness by Natural Selection" (1958), pp. 164-165.

[46] ↑ R.A. FISHER *GTNS [1930]*, p. 45.

[47] ↑ *Ibid.*, pp. 46 et 51.

[48] ↑ Cf *supra* n. 25.

[49] ↑ *Ibid.*, p. 38.

[50] ↑ Voir J.H. BENNETT, *Natural Selection...* (1983). Ce volume reproduit les lettres majeures de Fisher. Sur le point qui nous intéresse, on consultera tout particulièrement les lettres à Kempthorne et à Kimura.

[51] ↑ G.R. PRICE, "Fisher's 'Fundamental Theorem' made clear" (1972).

[52] ↑ "The rate of increase in fitness due to all change in gene ratio is exactly equal to the genetic variance of fitness W which the population exhibits." (R A FISHER *GTNS [1930]*, p. 37).

[53] ↑ "The rate of increase in the average value of the Malthusian parameter ascribable to natural selection (...)." (R.A. FISHER, "Average Excess and Average Effect of a Gene Substitution" (1941), p. 57).

[54] ↑ R.A. FISHER, *GTNS* (1930), pp.44-45.

[55] ↑ R.A. FISHER, "On the Dominance Ratio" (1922).

- [56] ↑ G.R. PRICE, “Fisher’s ‘Fundamental Theorem’ made clear” (1972).
- [57] ↑ Lettre de FISHER à KEMPTHORNE, 18 Février 1955 (in J.H. BENNETT ed., *Natural Selection...* [1983], p. 229).
- [58] ↑ *Ibid.*
- [59] ↑ A.J. LOTKA, *Elements of Mathematical Biology* [1924], rééd. 1956, p. 42.
- [60] ↑ R.A. FISHER, “Population Genetics” (1953).
- [61] ↑ R.A. FISHER, “Population Genetics” (1941), p. 58.
- [62] ↑ Pour un développement de cette suggestion, nous renvoyons à B.J. NORTON, “Fisher’s Entrance in Evolutionary Science : the Role of Eugenics” (1983).
- [63] ↑ Sur les implications théoriques, philosophiques, anthropologiques du thème de l’“optimalité”, nous renvoyons à l’excellent livre collectif récemment publié par le philosophe John DUPRÉ : *The Latest on the Best. Essays on Evolution and Optimality* (1987).
- [64] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 2è éd. (1860, en fait Décembre 1859), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 271). Dans la première édition (Novembre 1859), la conclusion du chapitre 4 ne fait pas allusion à l’amélioration (improvement) ou au progrès (advance). Dans la troisième édition (1861), Darwin atténue le propos : “ce principe (...) conduit dans la plupart des cas, à ce qu’on doit considérer comme un progrès dans l’organisation” (C. DARWIN, *On the Origin of Species*, 3è éd. (1861), éd. critique par M. PECKHAM (1959), p. 271).
- [65] ↑ S. WRIGHT, “Isolation by Distance” (1943) ; “Isolation by Distance under Diverse Systems Mating” (1946). La théorie de l’isolement par distance, ou, ce qui revient au même, la théorie des effets de la migration homogène et isotrope a été particulièrement développée par le mathématicien français G. MALÉCOT (*Les Mathématiques de l’hérédité*, 1948, pp. 57-61).
- [66] ↑ S. WRIGHT, “The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution”, Conférence prononcée au 6ème Congrès International de génétique (1932).
- [67] ↑ J.R.G. TURNER, “The Basic Theorems of Natural Selection. A Naïve Approach” (1969).
- [68] ↑ J.B.S. HALDANE, “A Mathematical Theory of Natural Selection. Part VIII. Metastable Populations” (1931).
- [69] ↑ Reproduit dans W.B. PROVINE, *Sewall Wright and Evolutionary Biology* (1986), pp. 271-273.
- [70] ↑ *Ibid.*, p.310.

[71] ↑ S. WRIGHT, “Evolution in Populations in Approximate Equilibrium” (1935) ; “The Distribution of Gene Frequencies in Populations” (1937).

[72] ↑ S. WRIGHT, *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. 2, *The Theory of Gene Frequencies* (1969), p. 31.

[73] ↑ “Les valeurs sélectives dépendent des interactions du système entier des gènes.” (S. WRIGHT, “The Distribution of Gene Frequencies in Populations”, 1937, p. 238).

[74] ↑ À cet égard, on lira avec intérêt l’ultime article publié par le généticien américain dans la revue *American Naturalist*, l’année même de sa mort (“Surfaces of Selective Values Revisited”, 1988). Rappelons que Wright est né en 1889, et que sa première publication scientifique date de 1912.

[75] ↑ “Le but de la philosophie est la clarification logique de la pensée (...) La philosophie a pour but de rendre claires et de délimiter rigoureusement les pensées qui autrement, pour ainsi dire, sont troubles et floues.” (L. WITTGENSTEIN, *Tractatus Logico-philosophicus* [1921], §4.112).

[76] ↑ Cette présentation est empruntée à I. EKELAND, *Le calcul et l'imprévu* (1984), pp. 99-104.

[77] ↑ S. WRIGHT, “The Statistical Consequences of Mendelian in Relation to Spéciation”, in *The New Systematics*, J. HUXLEY ed. (1941), p. 166.

[78] ↑ Voir par exemple J. ROUGHGARDEN, *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology : An Introduction* (1979), pp. 49-50

[79] ↑ R.A. FISHER, “Average Excess and Average Effect of a Gene Substitution” (1941), p. 58. La critique de Fisher a été plus récemment reprise et développée par A.W.F. EDWARDS : “Review of S. WRIGHT, *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. 2, *The Theory of Gene Frequencies* (1971), et *Foundations of Mathematical Genetics* (1977).

[80] ↑ S. WRIGHT, *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. 2, *The Theory of Gene Frequencies* (1969), pp. 120-122 et 140-142.

[81] ↑ Ce parti-pris philosophique apparaît dès les premiers textes du jeune Fisher. Voir par exemple “Cuénot on Preadaptation” (1914), pp. 60-61.

[82] ↑ Sur la “philosophie” et “l’idéologie” de Fisher, on consultera avec fruit les remarquables analyses exposées par J. HODGE dans “Biology and Philosophy (including Ideology) : A study of Fisher and Wright” (1990).

[83] ↑ R.A. FISHER, “Indeterminism and Natural Selection”.(1936), p. 246.

[84] ↑ *Ibid.*, p. 115.

[85] ↑ R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* [1930], 2è éd., 1958, p.

41. Au chapitre 2, Fisher a répété à plusieurs fois que le théorème statuait sur un “taux de progrès” (*GTNS [1930]*, pp. 39,40,50,51) ; le théorème fondamental n’est qu’une expression raffinée d’une loi de conservation des avantages individuels (*GTNS [1930]*, p. 51, avant-dernier alinéa de la conclusion) ; mais, tout comme Darwin, Fisher pensait que cette loi était aussi une loi de progrès dans “l’organisation du monde organique” (*GTNS [1930]*, p. 40).

[86] ↑ S. WRIGHT, “The Emergence of Novelty” (compte-rendu de C. Lloyd Moigan) (1935) ; “Biology and the Philosophy of Science” (1964) ; “Panpsychism and Science” (1975).

[87] ↑ S. WRIGHT, “Biology and the Philosophy of Science” (1964), p. 115.

[88] ↑ *Ibid.*, p. 115.

[89] ↑ Voir par exemple la fin de “Evolution in Mendelian Population” (1931), pp. 154-155.

[90] ↑ R.A FISHER, “Indeterminism and Natural Selection”(1936), p. 239.

Chapitre X. L'empirique et le formel

Dans les sciences comme en philosophie, les pensées fortes ne sont pas fondamentalement les pensées vraies, mais celles qui, travaillant aux limites, font repère. Les pensées évolutionnistes de Fisher et de Wright ont été de cette nature : ce sont des pensées extrêmes, dont la tension mutuelle définit pour l'essentiel la carte des lieux conceptuels du néo-darwinisme contemporain. Toutefois l'on conçoit mal qu'une science de la nature soit purement spéculative. Il convient d'achever notre enquête en interrogeant la théorie génétique de la sélection dans sa réalité empirique.

Cette question peut être envisagée de plusieurs manières. La plus évidente consiste à examiner si et comment les formalismes de la génétique théorique des populations ont trouvé à s'appliquer. La génétique des populations expérimentales et la génétique des populations naturelles (autrement dit la génétique écologique), fournit une première réponse à cette question. Plus largement, la vaste galaxie qu'on appelle la "synthèse moderne" se définit dans la même optique. Toutefois, quelque imposant que soit l'édifice, il n'épuise pas la question de la portée empirique de la théorie génétique de la sélection. L'un des caractères les plus troublants dans les modèles fondateurs de celle-ci est en effet l'insistance avec laquelle ils ont spéculé sur des intensités de sélection très petites. Des enjeux théoriques essentiels se sont

définis à ce niveau : les coefficients de sélection qui intéressaient, et intéressent toujours les théoriciens, sont bien souvent en deçà du seuil de détection expérimentale. De là le soupçon, souvent énoncé, que ce que les disciplines expérimentales ont su spectaculairement détecter dans la nature pourrait n'être qu'un côté inessentiel du processus de sélection. Une troisième manière de considérer le rapport du formel à l'empirique dans la théorie génétique de la sélection consiste à prêter attention au défi que les disciplines empiriques ont finalement adressé aux théoriciens. À partir des années 1950, les recherches expérimentales se sont de plus en plus portées vers l'évaluation de l'ampleur de la variabilité génétique dans les populations naturelles, et ont révélé (dans les années 1960) des taux insoupçonnables de polymorphisme génétique. Dès lors, la question cruciale n'était plus tant d'appliquer les modèles, que de les repenser dans la perspective de l'immense variabilité génétique des espèces.

Nous caractériserons succinctement ces trois aspects du rapport du formel à l'empirique dans la théorie moderne de la sélection.

I - Du formel à l'empirique : la génétique des populations naturelles et expérimentales

Les analyses développées dans le chapitre précédent ont peut-être laissé l'impression d'un darwinisme bien spéculatif. Les

choses ne seraient-elles pas plus simples du côté des études empiriques directes de la sélection naturelle ? Des travaux spectaculaires comme ceux sur le mélanisme industriel des papillons ne donnent-ils pas une vision plus ferme du processus sélectif ?

Nous voudrions montrer qu'il n'en est rien. On ne doit pas confondre la logique de l'investigation darwinienne moderne avec ses produits didactiques, aussi efficaces soient-ils. Loin de disqualifier les interrogations théoriciennes, la génétique écologique (ou génétique des populations naturelles) ^[1] y a au contraire trouvé sa fécondité. C'est parce qu'il y avait de la théorie que l'étude empirique de la sélection a pris son bel essor. La génétique des populations naturelles et expérimentales a en vérité confirmé ce que les spéculations mathématiciennes des années 1920-1930 avaient fermement indiqué, à savoir que la théorie de la sélection naturelle n'était pas et ne pouvait être trivialement simple. Nous illustrerons ce propos en indiquant quelques uns des moments forts de cette histoire. Comme dans la section précédente, il ne s'agit pas ici de reconstituer exhaustivement la chronique des événements. Nous n'entendons pas aller au-delà d'une topique de l'empirie néo-darwinienne.

Il faut dire quelques mots d'abord des travaux sur le mélanisme industriel des papillons. Ces travaux sont sans doute ceux qui ont le plus contribué à convaincre de l'effectivité de la sélection en conditions naturelles. La puissance suggestive de l'exemple se comprend aisément : il s'agit d'une évolution extrêmement rapide, donc observable à l'échelle du temps humain ; cette évolution met en jeu, en

première approximation, un caractère mendélien simple (les formes mélaniques sont presque toujours dominantes) ; enfin le processus sélectif a pu être établi de manière exhaustive, dans sa réalité quantitative, et dans sa signification écologique. Nul exemple n'a autant fait pour imposer le paradigme de la sélection naturelle comme processus de substitution et de fixation de gènes dans une population. Aussi est-il opportun de considérer l'histoire effective des travaux sur le mélanisme des lépidoptères.

La prolifération des formes mélaniques dans les zones industrielles constitue sans doute l'un des phénomènes évolutifs les plus rapides et les plus spectaculaires qui aient jamais été observés. Le phénomène a d'abord été observé en Angleterre chez l'illustre phalène du bouleau (*Amphydasys* [ou *Biston*] *betularia*), puis chez un grand nombre d'autres papillons appartenant à des familles différentes, et dans beaucoup d'autres pays, comme l'Allemagne, l'Europe de l'Est, et les grandes zones urbaines d'Amérique du Nord. Toutes les formes concernées ont en commun de vivre exposées à la vue de leurs prédateurs, car elles se posent sur des troncs d'arbre ou des rochers. Dans les districts non pollués par l'industrialisation, les papillons sont de couleur claire, et se protègent ainsi efficacement contre les prédateurs. Les collections conservées dans les musées montrent que les formes noircies n'apparaissent que dans la deuxième moitié du dix-neuvième siècle, et dans des régions particulièrement polluées par la suie. Ainsi le premier spécimen mélanique connu du géomètre-du-bouleau (*Biston betularia*) date de 1848, dans la région de Manchester. Cinquante ans plus tard, dans la même région, et dans un grand nombre d'autres régions

polluées, la quasi-totalité des papillons était noire. Le phénomène est d'autant plus spectaculaire qu'il n'y a pas de transition graduelle entre les formes claires et les formes noires : il y a remplacement des premières par les secondes.

Cette discontinuité a attiré l'attention des généticiens dès les années 1900. Il est vite apparu que l'hérédité du caractère était, typiquement mendélienne : les formes claires sont récessives, les formes mélaniques sont dominantes. Cette conclusion, d'abord établie sur *Biston Betularia*, fut étendue par la suite à un grand nombre d'autres papillons ayant connu le même destin. Dans une synthèse de 1964, E.B. Ford notait que ce sont plus de cent espèces qui se sont comportées de la même manière dans les îles britanniques. ^[2]

Dès le début du siècle, la transformation mélanique des papillons fut donnée en exemple d'un processus de sélection agissant sur une variation discontinue et mendélienne. Dans son ouvrage sur le mimétisme des papillons (1915), le généticien anglais R.C. Punnett évoquait la phalène du bouleau comme un cas frappant d'un tel processus, ^[3] et l'opposait au mécanisme de transformation graduelle postulé par Darwin. ^[4] C'est dans le même livre, déjà évoqué, et pour éclairer cet exemple précis, que Punnett a présenté la fameuse table qui illustre pour la première fois l'idée d'une cinétique de sélection sous hypothèse mendélienne (Cf *supra*, Chap. VIII, fig. 33). Cependant, le généticien admettait que l'on ignorait alors totalement ce que pourrait être l'avantage de la forme mélanique :

"Quel est l'avantage de cette nouvelle forme noire, nous n'en savons rien. Il doit bien exister quelque avantage

cependant, sans quoi elle [la forme *doubledayaria*] ^[5] pourrait difficilement supplanter *betularia* comme elle le fait. Du point de vue qui nous intéresse ici, nous retenons deux choses sur la phalène du bouleau : - la rapidité avec laquelle le changement a pris place dans la population, et le fait que les deux formes présentent une hérédité mendélienne, *doubledayaria* étant dominante, et *betularia* récessive. (...) Le développement des études mendéliennes nous a donné une méthode, peut-être grossière, mais certainement la meilleure qu'on ait trouvée, de mesurer l'intensité de la sélection naturelle." ^[6]

Toutefois ces remarques de Punnett ne constituaient que le début d'une histoire qui s'est étendue sur plus d'un demi-siècle, et qui est celle d'une démonstration exhaustive d'un cas de sélection naturelle. Punnett n'avait pas démontré que la transformation des populations de papillons était bien due à la sélection naturelle, même réinterprétée de manière mutationniste (comme processus de remplacement, plutôt que comme modification graduelle). Une hypothèse alternative consistait à postuler une action mutagène des agents polluants présents dans l'atmosphère, par exemple acide sulfurique ou sels métalliques. De multiples travaux ont cherché dans les années 1920 à établir cette hypothèse d'une induction mutagène orientée. ^[7] Mais, comme le faisait remarquer J.B.S. Haldane dès 1924, cette hypothèse exigeait un taux de mutation énorme ; il eût fallu en fait qu'un récessif sur cinq fût muté en dominant pour que l'explication par mutagenèse soit compatible avec le rythme du changement observé. ^[8] Or un tel taux dépassait de plusieurs ordres de magnitude les plus forts taux de mutation observés en mutagenèse artificielle. Il

était donc plus raisonnable d'interpréter le noircissement de la phalène du bouleau par une sélection intense. Se fondant sur les données recueillies de 1850 à 1900, Haldane calculait qu'une pression de sélection de 0,3 suffisait à faire passer la fréquence des génotypes dominants de 1 % à 99 % en 48 ans.

L'étape suivante consistait à identifier le genre de pression sélective capable d'expliquer le remplacement des formes pâles par des formes mélaniques. Il existait depuis longtemps une hypothèse classique sur le noircissement des phalènes dans les régions les plus urbanisées de l'Angleterre. Dès 1890, l'idée était assez communément avancée dans la littérature entomologique que le mélanisme pourrait avoir valeur de protection contre les prédateurs. Dans les zones polluées par l'industrie, les lichens disparaissent des troncs d'arbre et des rochers, et le substrat des phalènes devient uniformément sombre. Dans ces conditions, la teinte foncée peut être un avantage ; inversement, le faciès clair et tacheté favorise les formes des régions non exposées aux vents pollués. ^[9]

Cette explication était séduisante. Encore fallait-il la prouver. Or très curieusement, c'est dans une direction très sensiblement différente que s'est engagé dans les années 1930 le père de la "génétique écologique", E.B. Ford. Dans deux études publiées en 1937 et 1940, ^[10] Ford a pris parti contre l'explication du mélanisme industriel par une sélection en faveur des formes noires, supposées mieux protégées des prédateurs. Ford partait du constat que dans des conditions d'élevage expérimental, les formes mélaniques étaient plus robustes (elles utilisent mieux la nourriture disponible, résistent mieux à diverses agressions du milieu, etc.). Il

admettait par ailleurs que la coloration cryptique était de la plus haute importance *chez les formes pâles*, donc dans les régions non polluées. Il notait enfin que dans les rares espèces de phalènes où la forme mélanique était récessive, celle-ci ne s'établissait pas dans les régions industrielles, ce qui semblait indiquer que ce n'est pas la noirceur en elle-même qui est sélectionnée comme dispositif de protection contre les prédateurs. De ces divers faits, Ford tirait l'hypothèse d'un équilibre entre deux genres de forces sélectives : d'une part la vigueur physiologique, plus grande chez les dominants ; d'autre part, l'aptitude à se dissimuler des prédateurs. Dans les régions non touchées par la pollution industrielle, la forme récessive domine *en dépit* du désavantage physiologique, et parce qu'elle est protégée contre les prédateurs ; dans les districts pollués, le danger de prédation diminue (par exemple, parce qu'il y a moins d'oiseaux), et surtout la plus grande vigueur des papillons leur permet de faire face à un environnement physique plus hostile. Ford a repris ultérieurement cette explication du mélanisme industriel, ^[11] et il semble qu'il ne l'ait jamais complètement abandonnée. ^[12]

C'est en 1955 seulement que l'expérimentation patiente et ingénieuse de Kettlewell a imposé l'interprétation qui nous est aujourd'hui si familière qu'elle nous semble évidente. Kettlewell a entrepris de tester de manière directe l'hypothèse d'une élimination sélective par les oiseaux. En utilisant une procédure de marquage, suivie de lâchage et de recapture des animaux, et en s'appuyant aussi sur l'observation directe des oiseaux, Kettlewell a pu évaluer dans quelle proportion la forme pâle et la forme noire de la phalène du bouleau étaient éliminées par les oiseaux, en zone rurale et en zone

industrielle. Dans les deux cas, la forme cryptique apparaissait comment hautement avantagee, les oiseaux consommant deux à trois fois plus de phalènes noires dans les districts où les troncs d'arbres sont nus, et de phalènes claires dans les districts où les troncs d'arbre sont couverts de lichens.^[13] Dans ces conditions il était difficile d'éviter la conclusion que la diffusion des formes mélaniques est attribuable à une sélection exercée sur un gène spécifique contrôlant la couleur du papillon. L'étude de Kettlewell confirmait par ailleurs l'idée que l'intensité de sélection peut être considérable dans la nature, et que la sélection naturelle peut donc accomplir des changements extrêmement rapides.

On peut raisonnablement voir dans le travail de Kettlewell l'une des premières preuves exhaustives d'un phénomène de sélection génique dans la nature, près d'un siècle après *L'origine des espèces*, et cinquante-cinq ans après la redécouverte des lois de Mendel. Cette histoire appelle cependant quelques commentaires.

On doit noter en premier lieu bien sûr la rapidité du processus observé. Les coefficients de sélection énormes observés à l'occasion du mélanisme industriel, et dans quelques autres cas, avaient de quoi surprendre des esprits accoutumés à l'idée darwinienne que l'évolution est un processus extrêmement lent et graduel. Il était courant d'affirmer dans les années 1930 qu'en raison de cette lenteur, il ne fallait pas s'attendre à ce que l'observation directe vienne soutenir la vision de l'évolution dégagée par la génétique des populations. Ainsi Ford écrivait-il encore en 1940, avec référence aux conceptions théoriques de Fisher :

“L’extrême lenteur du progrès évolutif dans la nature le rend excessivement difficile à étudier. On ne doit pas s’attendre, par conséquent, à disposer de beaucoup d’observations directes en faveur de la théorie qui vient d’être exposée.” ^[14]

Il faut cependant tempérer la vision génique de la sélection qu’un tel genre d’étude semblait induire. Comme Kettlewell et Ford l’ont admirablement montré, ce n’est que par approximation que l’on peut expliquer l’évolution du mélanisme par une sélection opérant sur un gène particulier. Il est en fait vite apparu que la forme mélanique des phalènes est elle-même soumise à évolution : il n’y a constance ni du faciès mélanique, ni des propriétés de dominance du gène sélectionné. Autrement dit, ce n’est pas seulement un gène, mais un “complexe génique” qui est en permanence remodelé par la sélection. On retrouve donc en conditions naturelles le genre de problèmes qu’avait rencontré Castle dans ses expériences de sélection artificielle sur les rats au début du siècle. Dans un tel contexte, le gradualisme darwinien reprend ses droits, et le généticien doit faire face au difficile problème de l’hérédité quantitative, et de la sélection sur de tels caractères. Le mélanisme des phalènes n’est simple que dans des exposés de nature didactique ou prosélytique. Pris dans sa phénoménalité intégrale, il ramène bien vite aux questions formelles qui étaient celles des premiers généticiens des populations.

Par ailleurs, quelle que soit l’ingéniosité et la puissance de suggestion des travaux sur des phénomènes de sélection rapide, ils se heurtaient à une objection fondamentale. Si

l'évolution consiste toujours, ou principalement, dans la diffusion et la fixation sélectives rapides de mutations favorables, il faut s'attendre à ce qu'il y ait très peu de variabilité génétique dans les populations. La plupart des loci devraient être homozygotes, un petit nombre étant en situation de "polymorphisme transitoire". Or il y avait dès les années 1930-1940 de sérieuses raisons de penser que la variabilité génétique des populations naturelles était importante. L'argument le plus important était l'existence même d'une hérédité des caractères quantitatifs : dans l'hypothèse d'une hérédité mendélienne, l'hérédité de la variation quantitative exige un polymorphisme à de nombreux loci. La plupart des caractères quantitatifs étant héréditaires, il fallait en déduire qu'il existait beaucoup de variabilité génétique. Cette idée est omniprésente dans les pensées de Fisher et de Wright. Il est curieux qu'on ne l'ait guère remarqué. Un autre argument, plus directement expérimental, allait dans le même sens. Il consistait dans la "variabilité cachée", c'est-à-dire l'ensemble des gènes récessifs (en général délétères) existant à l'état hétérozygote dans la population. Dès 1927, le généticien russe Chetverikov avait attiré l'attention sur l'abondance de cette variabilité cachée dans les populations naturelles de *Drosophiles*. ^[15] Dobzhansky, formé à l'école russe, était familier avec cette thématique.

Or s'il y a un polymorphisme à peu près stationnaire (à l'échelle humaine), il y a fondamentalement trois manières d'en expliquer l'origine. Ou bien les gènes sont "neutres" d'un point de vue sélectif, et le polymorphisme dépend seulement de mutations répétées et des fluctuations d'échantillonnage à chaque génération (dérive aléatoire) ; ou bien ils ne sont pas

neutres, et il faut attribuer le polymorphisme à une forme ou une autre de sélection stabilisante (par exemple hétérosis, mais ce n'est pas la seule hypothèse concevable) ; ou bien la population est soumise à une sélection directionnelle de faible intensité, inaccessible à une détection expérimentale (situation dite de "polymorphisme transitoire"). La modélisation de ces divers effets, et de leur interaction, a été d'emblée un enjeu majeur pour les trois fondateurs de la génétique théorique des populations, Fisher, Haldane et Wright.^[16] De là leur intérêt pour des taux de sélection petits : à partir d'un certain seuil, la sélection n'est plus une force qui l'emporte quasi nécessairement devant la pression de mutation et la dérive aléatoire. Or si la plus grande partie du polymorphisme correspondait à un équilibre quasi-stationnaire, la marge était faible entre un modèle d'évolution dominé par le jeu déterministe de forces sélectives de faible intensité, et un modèle où l'action de la sélection serait constamment perturbée et contrariée par la pression de mutation et la dérive aléatoire.

Ceci nous ramène au cœur même de la controverse théorique entre Fisher et Wright. Cette controverse est devenue l'un des enjeux majeurs des travaux empiriques de la fin des années 1940. Nous nous contenterons ici de deux exemples.

C'est dans un travail commun de Fisher et Ford qu'on trouve en 1947 la première tentative pour soumettre la fameuse querelle à la sanction de l'expérience.^[17] Dans cette étude, Fisher et Ford étudiaient l'évolution d'une population isolée et relativement petite de papillons (*Panaxia dominula* L.) observables dans la campagne d'Oxford. Dans cette population

de quelques milliers d'individus, ils suivaient les fluctuations d'effectif et la distribution d'un gène (*medionigra*). Menées de 1939 à 1946, les observations montrèrent que l'effectif de la population oscillait entre 3000 et 6000 individus, et une fluctuation de la fréquence du gène *medionigra* autour de 5,7 %. La situation observée par Fisher et Ford était *a priori* favorable au modèle de Wright, car la population était de taille restreinte, et l'on n'y observait pas de modification séculaire de la fréquence génique, mais seulement des fluctuations de celle-ci. C'est pourquoi les auteurs se demandaient si ces fluctuations étaient bien attribuables à la dérive génétique. Fisher et Ford montraient que les fluctuations de la fréquence génique étaient en réalité beaucoup plus grandes que ce que l'on pouvait attendre dans l'hypothèse où le gène serait neutre et sa survie aléatoire :

“Notre analyse, qui est la première dans laquelle les parts relatives de la survie aléatoire et de la sélection aient pu être évaluées dans une population naturelle, ne corrobore pas la conception selon laquelle les fluctuations aléatoires des distributions géniques [gene-ratios] qui se produisent dans les petites populations isolées, ont une signification quelconque pour l'évolution.” ^[18]

En conclusion, les auteurs attribuaient les fluctuations observées, et en vérité les fluctuations de toutes les fréquences géniques, à une sélection de direction et d'intensité variables :

“Tout comme la population qui a été ici étudiée, les populations naturelles en général sont affectées par une action sélective qui varie de temps à autre en direction et en intensité, et dont l'ampleur est suffisante pour causer la

variation fluctuante de toutes les fréquences géniques.”^[19]

On retrouve donc ici l’inspiration du théorème fondamental de la sélection naturelle : la sélection naturelle contrôle de manière déterministe et intégrale le destin de la population sur les n dimensions du champ des fréquences géniques.

Cependant dans le temps même où Fisher (aidé de Ford) s’efforçait de corroborer son propre modèle d’évolution, un jeune chercheur français, élève de Georges Teissier, Maxime Lamotte, entreprenait de démontrer la plausibilité expérimentale de celui de Wright. La thèse de Maxime Lamotte sur “la structure génétique des populations de *Cepaea nemoralis* L.” (1950)^[20] a constitué la première tentative pour mettre en œuvre sur le terrain le modèle de Wright, vingt ans après sa conception.^[21] On peut se demander pourquoi il a fallu attendre si longtemps. On ne peut à cet égard alléguer une quelconque clandestinité des travaux de Wright. Dès le début des années 1920, le généticien était mondialement célèbre pour ses travaux sur l’hérédité de la pigmentation chez les mammifères. Quant à son fameux modèle d’évolution des populations mendéliennes, il était aussi d’une grande popularité dans les pays de langue anglaise. En témoigne par exemple le livre publié par Dobzhansky sur *La génétique et l’origine des espèces* (1937). Dans ce livre, qui a été l’ouvrage de référence de la “théorie synthétique de l’évolution”, le modèle de Wright, aménagé dans un langage qualitatif accessible à des non-mathématiciens, constituait un argument central. Ce livre montre que le modèle évolutif de Wright a été admis comme paradigme, au moins dans la communauté biologique américaine, bien avant d’être confronté à un test empirique.

C'est sans doute en raison de contraintes méthodologiques que le modèle de Wright a dû attendre aussi longtemps pour être mis à l'épreuve des faits. Le modèle de Wright mettait au premier plan la structure de population de l'espèce. Il était essentiel à Wright que l'espèce soit fractionnée en de nombreuses populations partiellement isolées, car ce n'est que sur un tel espace de variation que les effets stochastiques ont un sens. Aussi les données de Fisher et Ford dans leur étude de 1947 étaient-elles assez peu pertinentes. Elles portaient sur une population isolée ; or il fallait travailler sur plusieurs centaines au moins, si l'on voulait éprouver l'hypothèse d'une fluctuation aléatoire des fréquences géniques. Par ailleurs l'estimation de la taille d'une population naturelle constitue une tâche délicate. Elle suppose des données en général extrêmement difficile à obtenir dans des populations naturelles. En particulier l'aire exacte d'une population, son degré d'isolement, l'ampleur des flux migratoires sont souvent au-delà des possibilités pratiques de l'observation. On imagine mal par exemple E.B. Ford, ou Th. Dobzhansky, évaluant l'effectif et les flux migratoires d'un millier de *populations* de *Drosophiles* ou de papillons. Quant à Sewall Wright lui-même, c'était un spécialiste des mammifères, et c'était un biologiste de laboratoire plus qu'un naturaliste. On comprend donc qu'il ait fallu attendre à peu près une génération pour qu'une nouvelle vague de chercheurs, nourris de la prose mathématique de Wright, orientent leur recherche expérimentale vers des organismes appropriés à une mise en œuvre des algorithmes de celui-ci.

M. Lamotte était étudiant de Georges Teissier, à qui l'on doit (avec Philippe L'Héritier), l'invention des "cages à population"

(de *Drosophiles*) et la première application des modèles de la génétique théorique des populations en conditions expérimentales. Teissier et L'Héritier étaient formés aux méthodes quantitatives, tout comme M. Lamotte, qui avait publié, peu avant sa thèse, un manuel de "biologie quantitative".^[22] M. Lamotte connaissait par ailleurs le texte dans lequel Wright avait exprimé les présupposés, les implications et la méthodologie de son modèle de la manière la plus efficace. Ce texte publié en 1939 par les éditions Hermann à Paris, est demeuré quasiment inconnu pendant de longues années outre-Atlantique.^[23]

Incité par G. Teissier à réaliser un travail expérimental sur le modèle de Wright, le jeune chercheur n'était pas alors tributaire d'un organisme particulier. Aussi prit-il le temps de chercher le genre d'animal qui conviendrait, tout particulièrement dans le contexte historique d'une France occupée par les armées allemandes, et profondément perturbée dans le fonctionnement de ses laboratoires. C'est ainsi que M. Lamotte porta son attention sur un petit escargot terrestre, *Cepaea nemoralis*, animal abondant dans les campagnes européennes, et dont mode de vie et de déplacement fait qu'il vit en petites colonies partiellement isolées, et relativement faciles à repérer et dénombrer. *Cepaea nemoralis* était par ailleurs connu pour un remarquable polymorphisme de la coquille, affectant la présence de bandes colorées. Le déterminisme mendélien du caractère était connu, mais les études disponibles étant affecté par certains biais liés au système de reproduction de l'escargot, le travail de Lamotte commença en fait par un travail expérimental classique de génétique mendélienne sur le caractère étudié. Une fois ce

travail préliminaire réalisé, l'essentiel de l'entreprise consistait à collecter un nombre considérable d'échantillons dans un grand nombre de populations locales.

À ce matériau, le généticien-naturaliste a appliqué la grille interprétative de Wright. Les équations de celui-ci étaient utilisées pour estimer les rôles respectifs de la mutation, de la migration, de la sélection, et des fluctuations fortuites dans la distribution du caractère "absence de bandes". Divers tests expérimentaux ou observations qualitatives étaient par ailleurs utilisés pour discuter les résultats obtenus.

La conclusion majeure de M. Lamotte était que le polymorphisme du gène étudié avait sa cause principale dans les fluctuations fortuites liées à l'effectif restreint des populations : les fluctuations sont d'autant plus grandes que les colonies sont petites. Autrement dit, M. Lamotte donnait raison à Wright contre Fisher, et prenait nettement position contre les représentations pansélectionnistes. Cependant, l'intérêt historique majeur de ce travail n'est sans doute pas dans cette conclusion, que des controverses ultérieures, et l'auteur lui-même, ont récusée comme étant trop hâtive.

L'essentiel est plutôt dans les problèmes de méthode révélés par la tentative d'application du modèle de Wright. Dans le cours de son analyse, l'auteur faisait intervenir des paramètres que Wright avait initialement négligés, car ils compliquaient trop l'interprétation algébrique des résultats. C'était par exemple le cas de l'isolement par la distance (que Lamotte appelle "consanguinité de position"), de l'homogamie, de la distinction entre l'effectif mesuré et "l'effectif efficace" de la population (c'est-à-dire celui qui intervient réellement dans les

fluctuations aléatoires des fréquences géniques), enfin de l'hétérosis (que Wright considérait essentiel d'un point de vue conceptuel, mais qu'il n'incluait pas dans les modèles prédictifs des années 1930). Certains aspects formels de l'interprétation se révélant très délicats, M. Lamotte eut recours à l'aide du mathématicien Gustave Malécot.

L'apport majeur du travail de M. Lamotte sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* a été de montrer que le modèle de Wright n'était pas une vague conception générale de l'évolution habillée en équations, mais un authentique instrument d'analyse des données. Elle montrait en vérité que si les débats fondamentaux de la génétique théorique des populations avaient tant de mal à se projeter dans l'espace empirique, ce n'était pas par excès, mais par défaut de théorie : qu'il ait fallu l'intervention de G. Malécot pour pouvoir tester le modèle en témoigne amplement.

Cela dit, le polymorphisme de *Cepaea nemoralis* est vite devenu l'enjeu d'une querelle. Dans le temps où M. Lamotte établissait le rôle de la dérive génétique dans le maintien du polymorphisme, deux naturalistes anglais, A.J. Cain et P.M. Sheppard, s'efforçaient d'expliquer ce même polymorphisme par l'action subtile et différenciée de la sélection naturelle. ^[24] Les travaux de Cain et Sheppard reposent sur l'identification précise et ponctuelle des forces écologiques susceptibles d'altérer la distribution génique par sélection. De manière comparable aux travaux de Kettlewell sur le mélanisme des papillons, ils ont montré que l'apparence des coquilles d'escargot a un rôle important dans leur stratégie de défense contre les prédateurs. Toutefois, comme le polymorphisme se

maintient apparemment depuis des milliers d'années et dans d'innombrables sites, cette explication était elle-même insuffisante. En réalité, à mesure que s'est développée la controverse, il est apparu qu'il était insatisfaisant d'expliquer le polymorphisme de *Cepaea* soit par la seule dérive génétique, soit par un type de force sélective, soit même par les deux à la fois. Il faut en réalité postuler une balance de forces diverses (migrationnelles, mutationnelles, stochastiques, et forces sélectives de beaucoup de sortes différentes) pour en expliquer le maintien du polymorphisme. En particulier, la différenciation écologique des races locales, sous la pression de forces sélectives différentes, s'est révélée extrêmement importante, de même que les phénomènes migratoires sur le long terme. Dès lors le modèle de Wright s'imposait, non comme vérité, mais comme cadre méthodique capable d'articuler les données et de moduler les scénarios. Il semble qu'aujourd'hui les évolutionnistes s'accordent sur l'idée d'une action façonnante puissante du milieu sur les populations. Mais comme cette action est fluctuante, et à l'image d'un environnement indéfiniment changeant, la théorie fait réapparaître le fortuit au niveau supérieur de la dynamique écologique. ^[25]

Du formel à l'empirique, il y avait cependant une troisième voie : la voie expérimentale classique, qui consiste à étudier le phénomène en conditions artificielles. De Galilée à Claude Bernard, l'avantage irremplaçable de cette méthode est, qu'isolant un à un les facteurs, on peut les évaluer un à un, par ce que l'on peut appeler une abstraction matérielle. Dans le cas de la science darwinienne de l'évolution, cela signifie étudier la sélection naturelle en conditions artificielles. On ne doit pas

au demeurant s'arrêter à l'obstacle verbal qu'en procédant ainsi, on annulerait le caractère "naturel" de l'objet. La sélection naturelle, si elle est bien un phénomène naturel, n'est ni plus ou moins "naturelle" que la force, la masse et l'accélération du physicien. Elle doit donc pouvoir s'analyser en conditions artificielles. C'est à quoi s'était résolu Weldon en 1898, dans la plus belle de ses études biométriques sur la sélection. C'est une attitude comparable que l'on retrouve chez Philippe L'Héritier et Georges Teissier dans les années 1930.

Il est tout à fait stupéfiant que les travaux précoces simples, élégants, et théoriquement cruciaux de ces deux chercheurs soient demeurés dans une indifférence aussi générale, et aient laissé si peu de traces dans la littérature. On n'a voulu, semble-t-il, retenir de L'Héritier et Teissier que l'invention "technique" des cages à population, dont d'autres auraient (quinze ans plus tard) tiré le parti qui convenait. On peut de cet étrange oubli des évolutionnistes et des historiens proposer bien des explications conjoncturelles. On peut noter que la biologie et la culture françaises ne se sont jamais départies d'une certaine aversion pour Darwin. Mais alors pourquoi les "notes" publiées en grand nombre dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences ont-elles été si peu rapportées et commentées à l'étranger ? Ces notes étaient courtes et aisément compréhensibles ; L'Héritier entretenait des rapports étroits avec les américains ; Teissier était un ami personnel de Haldane, il fut célébré après la guerre aux Etats-Unis pour son travail biométrique ; et en dépit de ses engagements communistes, il fut soutenu un certain temps à la Direction du C.N.R.S. par la fondation Rockefeller. Il y avait aussi la guerre, et le fait qu'après celle-ci, les deux savants se sont pour

diverses raisons plus ou moins éloignées de leurs travaux expérimentaux sur la sélection. Tout cela est plausible, et comporte une part de vérité. L'essentiel nous semble toutefois dans une résistance de nature philosophique : les esprits des années 1930 étaient peu disposés à croire que l'on pût étudier la "sélection naturelle" dans des boîtes à peine plus grandes qu'une cloche à fromage. Ils étaient par ailleurs peu disposés à entendre des conclusions exemplairement simples, et, dans un climat de productivité scientifique de plus en plus modelé par des normes américaines, à prendre au sérieux des notes qui faisaient rarement plus de deux pages. Nous voudrions ici restaurer en quelques mots, et sans excès chauvin, l'esprit d'un travail qui fut bref, mais exceptionnel en son temps.

C'est en 1932 que Philippe L'Héritier s'est associé à Georges Teissier à l'Ecole Normale Supérieure pour étudier en conditions expérimentales artificielles des populations de Drosophiles. La filiation avec les travaux théoriques des fondateurs de la génétique des populations ne fait aucun doute. Philippe L'Héritier s'en est très clairement expliqué dans une conférence autobiographique :

"En Octobre 1931, ayant achevé mes années de normalien et mon service militaire, je partis (...) pour les Etats-Unis, muni d'une bourse de la fondation Rockefeller avec la mission d'apprendre la Génétique et surtout de trouver des sujets de recherche qui puissent être continués en France à mon retour. Je crois bien avoir été le premier jeune scientifique français qui ait suivi cette filière. (...) Ce fut pendant ce séjour aux Etats-Unis que je découvris l'existence de la Génétique des populations, dont je crois

bien que personne ne m'avait parlé auparavant. Je pus lire l'ouvrage de R. A. Fisher qui venait juste de paraître et prendre connaissance aussi des travaux de Sewall Wright. Je rencontrai et entendis ces hommes à l'occasion d'un des premiers congrès international de Génétique qui eut lieu à Cornell University en Juillet 1932. J'eus l'occasion également de rencontrer d'autres fondateurs de la Génétique et de l'évolutionnisme modernes, notamment Theodosius Dobzhansky et H.J. Muller". ^[26]

De retour en France à l'Automne 1932, L'Héritier conçut avec Georges Teissier les "démomètres" ou "cages à population". Il s'agissait de caisses dont la face supérieure était constituée d'une glace amovible, et dont le fond était percé de plusieurs rangées d'orifices circulaires, dans lesquels on disposait des godets de nourriture pour les mouches. On remplaçait chaque jour un godet, dans lequel les mouches venaient pondre leurs nouveaux œufs. Dans ce genre de dispositif, la multiplication est telle que la ration journalière ne suffit pas à assurer le développement de tous les œufs pondus. Une sévère compétition entre les larves s'instaure donc, et la population adulte s'établit à un niveau stationnaire (environ 2 000 à 3 000 individus). Ce dispositif fournit "l'une des meilleures images réalisables au laboratoire d'un processus de sélection naturelle, le facteur sélectif étant ici une très sévère concurrence pour l'aliment". ^[27] Si l'on introduit au départ deux échantillons génétiquement différents (dans le cas le plus simple deux souches homozygotes pour un gène donné), il est possible de suivre l'évolution spontanée des fréquences géniques et d'observer ainsi, en conditions artificielles, un processus qui est authentiquement un processus de sélection

naturelle.

Ces faits sont largement connus. Il nous a semblé opportun de les rappeler pour en marquer la date. C'est bien en 1932, donc immédiatement après la publication de *La théorie génétique de la sélection* (Fisher, 1930) de "l'Evolution dans des populations mendéliennes" (Wright, 1931), et du livre de Haldane sur *Les causes de l'évolution* (1932), que L'Héritier et Teissier ont initié leurs expériences sur la dynamique de la sélection dans des populations expérimentales.

Les expériences consistaient en général à confronter une souche sauvage avec un mutant pour un gène donné. Les deux souches étaient introduites en proportions égales, et l'on suivait l'évolution de la fréquence de l'allèle mutant au cours des générations (en général deux à trois ans, soit une cinquantaine de générations). Le premier résultat clair de ces expériences fut de montrer que si dans certains cas, l'allèle mutant finit par être éliminé, il arrive aussi qu'il se stabilise à une fréquence assez élevée.^[28] La population présente dans ce dernier cas un polymorphisme stationnaire, phénomène bien connu dans les populations naturelles. Teissier devait par ailleurs montrer que ce phénomène peut se produire spontanément, par suite de l'apparition *spontanée* d'une mutation favorable dans la population^[29] Quelques années plus tard, Teissier a commenté cette observation dans les termes suivants :

"Un des faits les plus intéressants qu'il m'ait été donné d'observer m'a été fourni par le hasard, qui récompensait, il est vrai, une longue patience, en m'apportant un résultat recherché en vain pendant cinq ans. En février 1942, il fut

constaté qu'une population stationnaire de *Drosophiles* renfermait un nouveau gène affectant la couleur des yeux, qui fut rapidement identifié comme un allèle du gène *sepia*. La fréquence de ce gène augmenta graduellement et se stabilisa pendant une vingtaine de générations aux environs de 0,225. Ce fait est remarquable, en ce qu'il montre qu'un gène nouveau peut s'installer au sein d'une population dans laquelle il est apparu par mutation, qu'il peut s'y propager malgré une concurrence larvaire très sévère, qu'il peut enfin s'y stabiliser à une fréquence assez élevée." ^[30]

Pour quiconque a pratiqué la littérature évolutionniste théorique des années 1930, et en l'occurrence point seulement la française, ce texte est comme un brin d'air frais.

Les cages à population conduisaient par ailleurs Teissier à poser de manière particulièrement claire le problème des raisons du polymorphisme. L'explication la plus classique consiste à admettre que la valeur sélective de l'hétérozygote est supérieure (hétérosis). Toutefois, cette explication a toutes les chances d'être, non pas fausse, mais une fiction verbale qui ne fait que répéter le phénomène à expliquer. Aussi bien Teissier a-t-il avancé trois propositions remarquables. Ces trois propositions n'étaient pas en elles-mêmes des nouveautés : on les trouve en réalité exprimées comme des possibilités dans les textes fondateurs de la génétique théorique des populations. L'originalité de Teissier a été de les articuler avec une évidence expérimentalement non ambiguë.

Teissier a d'abord établi en 1947 que la fréquence d'un gène se stabilisait à des niveaux différents selon le contexte génétique

dans lequel il se trouvait placé. Par exemple, le gène *ebony*, placé dans une population homozygote pour *sepia*, se stabilisait à une fréquence triple de celle à laquelle il se stabilisait dans une population non *sepia*. Les valeurs sélectives des génotypes étaient donc dépendantes du milieu génotypique. ^[31]

En second lieu, Teissier a montré que lorsqu'on entretient longtemps une population polymorphique stabilisée pour un gène, il arrive que l'équilibre se rompe et que la fréquence se mette à varier rapidement et de façon oscillatoire. L'allure de ces variations est particulière à chaque population, même lorsqu'on s'est attaché à les rendre aussi semblables que possible. Ces fluctuations ne sont pas explicables par le milieu (qui est constant), ni par une dérive aléatoire, car elles sont trop importantes, et aussi troublantes par leur caractère oscillatoire. On en déduit qu'une dérive aléatoire dans un système d'allèles autre que celui que l'on observe a probablement entraîné une perturbation dans un certain nombre d'autres systèmes polymorphiques qui lui sont associés. Mais il faut alors admettre que la valeur sélective d'un génotype dans la population dépend de la fréquence d'autres génotypes. Dans ces conditions, la valeur sélective n'est plus seulement une caractéristique intrinsèque du génotype. ^[32]

L'on peut concevoir enfin un troisième schème sélectif capable d'expliquer le polymorphisme en un locus. Il n'est pas nécessaire que l'hétérozygote soit supérieur en toutes circonstances, en raison de quelque obscur déterminisme physiologique. Il n'est pas non plus nécessaire de postuler une

constance des valeurs sélectives génotypiques. Un polymorphisme se maintiendra indéfiniment à la condition que l'hétérozygote ait toujours une valeur supérieure à l'homozygote le plus abondant. Dans un tel modèle, la valeur sélective d'un génotype dépend de la fréquence des allèles qui le constituent. ^[33] On appelle aujourd'hui souvent ce phénomène "avantage du rare", ou de manière plus abstraite, "sélection fréquence-dépendante". Il en existe des cas analogues très suggestifs en économie ou en écologie. On doit à une élève de Teissier, Claudine Petit, la première démonstration rigoureuse de l'existence du phénomène, et l'élucidation de ses significations physiologiques possibles. ^[34]

Telles sont les leçons majeures qui ont émergé des travaux de Teissier (et L'Héritier) ^[35] sur les populations expérimentales de *Drosophiles* : - démonstration non ambiguë d'un cas de sélection novatrice ; - démonstration en conditions contrôlées et constantes de l'existence du polymorphisme équilibré à l'échelle du gène ; - enfin démonstration de l'effet du contexte génotypique sur la valeur sélective d'un génotype, de la dépendance de celle-ci par rapport aux autres fréquences génotypiques, et de la sélection fréquence-dépendante.

On nous objectera peut-être ici que nous exagérons la portée et l'originalité de l'école au contact de laquelle nous avons été initiés à la génétique évolutive. Les petites notes de Teissier tiennent tout au plus sur quelques dizaines de pages. Elles reprenaient des concepts ou des schèmes formels très simples qui avaient été très largement discutés dans la littérature théorique avant lui. Et d'un point de vue empirique, cela semble bien peu comparativement aux énormes et admirables

monographies des écoles anglaise et surtout américaine. On ferait remarquer aussi avec raison que les travaux de Teissier-L'Héritier n'ont guère eu de retentissement ni d'influence hors des frontières de l'hexagone, et que les choses importantes qu'ils ont vues, d'autres aussi les ont vues, quoique beaucoup plus tard, sur arrière-fond d'une impressionnante exploration du polymorphisme et de la dynamique des populations naturelles (Dobzhansky).

De telles remarques, historiquement justifiées, manqueraient cependant le point épistémologiquement essentiel.

Il est vrai en premier lieu que tout ce que Teissier et L'Héritier ont reconnu dans les cages à populations, d'autres en avaient depuis longtemps construit la théorie. Mais on trouve de tout à l'étalage des modèles de la génétique populationnelle. On y trouve à vrai dire, comme nous l'avons montré au chapitre précédent, un échantillonnage de tous les scénarios évolutifs *possibles* sous hypothèse mendélienne. C'est la grandeur de cette science théorique, mais c'est aussi sa limite. Pour reprendre une formule de Punnett, jugeant le premier texte théorique de Fisher en 1916, la génétique populationnelle théorique ressemble à une science qui traiterait "un problème d'éléphants sans poids sur des surfaces sans frottement, abstraction faite des autres propriétés desdits éléphants et desdites surfaces". ^[36] L'intérêt fondamental de la technique des cages à population était d'isoler par une procédure expérimentale ingénieuse tel ou tel effet, et d'en démontrer l'existence.

Par ailleurs, si l'on considère les choses sous l'angle de la science empirique, il n'est pas moins vrai que les concepts

dégagés par Teissier ont été redécouverts, argumentés et étayés avec une puissance inductive qui semble ramener le travail pionnier du français au statut de l'intelligente suggestion. À quoi il convient de répondre que dans les sciences, les expériences les plus intéressantes sont celles qui indiquent où il faut regarder. Les “cages à population” n'étaient pas simplement un “dispositif technique”. Elles relevaient dans leur principe même d'une vision théorique qui n'était aucunement triviale. C'est avec elles que l'école de Dobzhansky a pu donner à partir de 1946 ^[37] la rigueur expérimentale qui manquait aux (belles) observations sur les populations naturelles in situ. On peut remarquer par ailleurs que si Dobzhansky a toujours admis que la valeur sélective dépendait du milieu génotypique, il a refusé jusque dans les années 1960 de considérer l'hypothèse que la valeur sélective d'un génotype puisse dépendre : (1) des fréquences géniques à d'autres loci ; (2) de ses propres fréquences géniques. Ces deux hypothèses, assez différentes dans leur esprit de vagues intuitions organismiques, sont aujourd'hui des hypothèses de travail ordinaires et fécondes en biologie des populations.

Les cages à population ont été en définitive à la génétique évolutive comme le plan incliné de Galilée à l'étude de la chute des corps. Dans une cage à population, la sélection naturelle est là tout entière, comme la loi de chute des corps dans le mouvement de la bille qui roule. Mais, comme la chute des corps, elle y est arrachée à ce que sa naturalité a de frivolement autonome et insaisissable. Dans une expérience en “démomètre”, l'insertion d'une fréquence génique dans le champ total de la structure génétique d'une population devient en quelque sorte conceptuellement lisible.

Concluons ce panorama de la génétique évolutive “empirique”. Il va de soi que nous n’avons pas prétendu donner ici une chronologie et un tableau historiographiques. Nous avons voulu montrer que dans sa foisonnante et complexe intrusion dans les populations réelles, la génétique évolutive a exploré la sélection naturelle en trois manières. En étudiant des phénomènes d’évolution rapide comme le mélanisme industriel, elle a pu reconstituer la chaîne causale exhaustive de tel ou tel processus sélectif. C’est, nous l’avons vu, une tactique onéreuse, qui relève en définitive davantage de l’étude de cas que de la théorie de la sélection naturelle.

Une seconde attitude a consisté à utiliser toutes les ressources des formalismes, et à les soumettre à la sanction de l’expérience. Les travaux empiriques de Fisher ou de Lamotte ont été dans ce sens, et convainquent qu’il n’y a jamais trop de théorie. Plus récemment, c’est sans doute dans les recherches sur l’interface entre écologie et génétique des populations qu’on retrouverait une exigence comparable. Enfin, la génétique des populations expérimentales a contribué à démythifier la double abstrusion des modèles formels et de la spontanéité des populations naturelles.

II - Le problème des coefficients de sélection : un irréductible résidu spéculatif

Il y a donc de nombreux ponts entre l’empirie et les

constructions formelles de la génétique évolutive. Toutefois le mariage a ses zones d'ombre. L'un des caractères les plus saillants des modèles fondateurs est l'insistance avec laquelle ils ont théorisé des coefficients de sélection extrêmement petits. C'est là un constat troublant, car on peut difficilement imaginer qu'un avantage sélectif de l'ordre de 10^{-3} ou 10^{-6} (on trouve parfois dans les textes 10^{-9}) puisse jamais être mis en évidence par des méthodes directes. Fisher, Haldane et Wright le savaient très bien, l'admettaient, et considéraient néanmoins que c'était à ce niveau d'intensité que la sélection naturelle posait les problèmes théoriques les plus importants pour la transformation des espèces. Nous proposerons ici quelques hypothèses sur les motifs (rhétoriques) et les raisons (théoriques) qui ont poussé les premiers théoriciens de la génétique populationnelle dans cette voie.

Il convient d'abord de bien marquer la nuance opératoire essentielle qui distingue les taux de mortalité sélective (ou éventuellement de fécondité sélective) qu'utilisaient les biométriciens - ou aujourd'hui encore la génétique quantitative, des "coefficients de sélection" utilisés en génétique des populations. Les taux de mortalité sélective des biométriciens (hier comme aujourd'hui) sont définis en référence à une courbe de distribution continue. Dans ce contexte, le taux de mortalité (ou de fécondité) varie aussi de manière continue en fonction de la valeur du caractère. Il y a toujours une valeur du caractère pour laquelle l'intensité de sélection est nulle, et de part et d'autre des intensités de sélection croissantes. On peut bien déterminer en masse le pourcentage de la population qui a été sacrifié du fait de la sélection, mais ce pourcentage ne définit que le coût de la

sélection pour la population. Aussi le taux de mortalité (ou fécondité) différentielle est-il une fonction, et non un nombre. Nous avons, au chapitre VII, analysé l'origine de la notion chez Galton et son utilisation par Weldon.

La génétique des populations raisonne en revanche sur un champ d'entités discrètes. Le coefficient de sélection y est défini pour des génotypes : il représente le rapport numérique des survivants d'un type par rapport aux survivants d'un autre type, d'une génération à l'autre. On s'intéresse donc à un nombre qui mesure le désavantage relatif d'une forme par rapport à une autre. On attribuera par exemple la "valeur sélective" 1 au génotype avantageé, et $1-k$ au génotype désavantageé, " k " étant le coefficient de sélection. Rien n'empêche d'avoir autant de formes que l'on veut, avec autant de coefficients k_1 k_2 , etc. Le coefficient de sélection est, par construction, une grandeur définie à une génération donnée sur l'ensemble de la population. Si l'on raisonne sur des espèces à générations chevauchantes, ce coefficient est défini à un temps t , et non pour une génération. Bien que le traitement mathématique soit plus délicat, cela ne change pas grand chose en général du point de vue de la cinétique de sélection. ^[38]

Le fait que le coefficient de sélection soit un nombre défini a, d'un point de vue mathématique, une conséquence très intéressante. Cette propriété autorise des inférences sur la vitesse du processus sélectif, par des moyens formels qui font beaucoup penser aux équations différentielles de la cinétique chimique. C'est pourquoi nous avons souvent parlé dans ce travail de "cinétique" et de stœchiométrie" de la sélection, bien que ces expressions ne fassent pas partie du vocabulaire

ordinaire des généticiens des populations.^[39] On les comprend : ce serait admettre que leur science ne fournit pas une authentique dynamique de la sélection.

S.S. Chetverikov a très fermement expliqué les enjeux du concept d’“intensité de sélection” sous hypothèse mendélienne, dans un texte pénétrant publié en 1926.^[40] Dans ce texte, le généticien russe affirmait que l’établissement du concept quantitatif d’intensité de sélection constituait la question la plus importante qui soit pour la théorie génétique de la sélection. Il précisait cependant qu’en pratique, “le calcul réel de l’intensité de sélection [était] actuellement un problème inapprochable”.^[41] Toutefois, ajoutait-il, sous réserve de raisonner dans une perspective mendélienne (c’est-à-dire sur des caractères discrets), l’intensité était caractérisable par un coefficient, ce qui permettait des prédictions *a priori* sur le rythme et l’efficacité du processus sélectif. Commentant la célèbre table de Norton publiée par Punnett en 1915 (Cf *supra* fig. 33), Chetverikov l’appliquait à un cas d’évolution rapide, la phalène du bouleau. Il notait, comme Haldane deux ans plus tôt, que dans un tel cas, le coefficient de sélection était très élevé. Il donnait $k > 0,5$, soit encore plus que Haldane (qui donnait $k > 0,332$).^[42]

Mais l’essentiel est moins dans l’application des schèmes prédictifs à tel ou tel cas spectaculaire que dans les conséquences théoriques de ceux-ci. La table de Norton, affirmait le généticien russe, montrait que sous hypothèse mendélienne, le processus sélectif “s’achemine vers une fin”, même dans le cas de coefficients très faibles (la table de Norton donnait : 0,50 ; 0,25 ; 0,10 ; 0,01).^[43] Elle permettait de

raisonner en termes de vitesse, et tout particulièrement de se représenter la difficile question de l'initiation du processus, à une échelle temporelle ayant un sens du point de vue géologique. La table de Norton (comme les modèles de Haldane en 1924) montrait en effet que la diffusion initiale d'un gène légèrement avantageé était un processus très lent, ce qui s'accordait bien avec les conceptions de Darwin. Mais pour passer de 3 % à 99,9 %, il n'en faut que 1712 (Voir fig. 33). Le cadre formel mendélien permettait donc de donner une signification quantitative à la notion d'avantage minime. Toutefois, Chetverikov observait avec pertinence que commencements n'étaient vraisemblablement pas aussi lents dans la nature, du fait de l'existence d'une grande réserve de variabilité subliminale : plutôt que de penser que l'évolution génétique procède toujours par occurrence subite et diffusion d'une mutation favorable, il lui paraissait plus probable de dire que les espèces disposent en général d'une abondante variabilité cachée (récessive), susceptible d'acquérir une valeur sélective plus élevée dans tel ou tel nouveau "milieu géotypique", et d'initier une diffusion rapide du caractère.

Cela dit, ces considérations, si elles illustrent le climat conceptuel dans lequel les premiers généticiens des populations ont initié leurs discussions sur les coefficients de sélection, elles ne répondent pas assez directement à la question que nous avons posée : pourquoi donc le darwinisme théorique des années 1920-1940 a-t-il postulé des coefficients de sélection infinitésimaux, et soutenu que c'étaient eux qui étaient essentiels à l'échelle de l'évolution en grand ? Ou pour dire les choses de manière plus imagée, pourquoi le cas de la phalène du bouleau, si important et si efficace dans la

didactique du darwinisme depuis près d'un siècle, était-il peu significatif dans la perspective de la génétique *théorique* des populations ?

Pour tirer au clair cette question, nous avons examiné de manière systématique les nombreuses remarques des textes fondateurs sur le problème de l'intensité de sélection. L'imagination de Fisher, Haldane, Wright, Ford, semble être inépuisable à cet égard. Dans la masse des arguments, certains pouvaient être qualifiés comme des arguments d'opportunité tactique, d'autres étaient réellement fondamentaux.

Il y avait d'abord un argument d'opportunité rhétorique. Fisher, Haldane, Ford, Huxley n'ont cessé de répéter qu'une sélection dont l'intensité ne serait que de 1 % ou même 0,1 % constituerait un facteur d'évolution qui l'emporterait de plusieurs ordres de grandeur sur les pressions évolutives les plus fortes envisagées par les mutationnistes, les lamarckiens et les partisans de l'orthogénèse. Nous avons déjà évoqué cet argument de propagande darwinienne, nous n'y revenons pas (Cf *supra*, Chap. IX, sect. I).

Outre cette opportunité rhétorique, on reconnaît plus subtilement dans les textes mathématiques un élément d'opportunité algébrique. Les textes de Haldane sont à cet égard les plus révélateurs, car c'est lui qui a le plus théorisé la cinétique de sélection. Dans la longue série des mémoires sur "la théorie de la sélection naturelle et artificielle", ^[44] Haldane a pour l'essentiel raisonné sur deux cas de figure ^[45] : le cas de la sélection artificielle, où le coefficient de sélection est égal à 1 (on élimine les génotypes dont on ne veut pas), et celui d'une sélection naturelle lente, où $k < 10^{-3}$. Or cette valeur de 10^{-3}

revient de manière systématique dans les calculs de l'ensemble de la série. Il y a à cela une raison méthodologique simple : La démarche de Haldane consistait à construire des équations de récurrence qu'il résolvait en les exprimant sous la forme d'une équation différentielle. Or cette procédure analytique repose sur une approximation qui n'est justifiée que si le coefficient de sélection est inférieur à 10^{-3} . Si l'on veut cependant traiter des cas de sélection rapide, les problèmes sont mathématiquement très délicats. C'est pourquoi Haldane n'a abordé le problème que très tardivement. ^[46] Des considérations semblables se retrouvent chez Fisher et chez Wright. Pratiquement tous les modèles, supposent des coefficients de sélection petits.

Au-delà de l'opportunisme rhétorique et algorithmique, il y avait - croyons-nous - quatre raisons fondamentales pour lesquelles Fisher, Haldane et Wright ont postulé des taux de sélection petits, sinon infinitésimaux.

Il y avait d'abord un argument relatif à la rapidité du processus évolutif. Si la sélection est toujours rapide à l'échelle du gène, elle épuise la variabilité génétique disponible. Il en résulte que le rythme évolutif dépend de la fréquence des mutations favorables. Dans un tel scénario, il faut s'attendre à ce que les espèces n'aient qu'une capacité très limitée de transformation.

Au-delà de cet argument fréquent, et assez finaliste, on en repère vite un autre, sensiblement plus rigoureux. On voit mal comment des pressions sélectives élevées pourraient agir simultanément sur beaucoup de gènes. Cet argument est diffus dans les textes pionniers. Il a été popularisé par Muller sous le

nom de “fardeau génétique”, et formalisé par Haldane dans les années 1950. Tout processus sélectif se traduit par un certain coût en “morts génétiques” pour la population. Au-delà d’un seuil qui n’est pas très élevé, une sélection intense appliquée sur plusieurs caractères indépendants à la fois condamne une population à l’extinction. ^[47] Il est donc raisonnable de penser que si la sélection naturelle agit sur beaucoup de loci à la fois, et si à la limite elle contrôle tous les caractères à tout moment comme le voulaient Darwin et Weismann, son action doit être infinitésimale sur la plupart d’entre eux en un moment donné.

À cette difficulté doivent être associées les réflexions fréquentes des fondateurs de la génétique des populations sur le “complexe génique”. Wright, mais aussi Fisher, et Haldane, ont très tôt reconnu que la notion de valeur sélective constante était une fiction. ^[48] La valeur sélective d’un gène dépend en fait toujours du “milieu génotypique”, et aussi de sa propre fréquence. On a souvent attribué ce genre d’idée à Wright, mais elle était banale pour les trois fondateurs. Quelques lignes de Fisher peuvent illustrer ce point :

“Chaque gène qui réussit à se répandre dans l’espèce doit, dans une certaine mesure, altérer l’avantage ou le désavantage sélectif de beaucoup d’autres gènes. Il affectera ainsi les vitesses auxquelles ces autres gènes progressent ou régressent, et aussi la vitesse de changement de son propre avantage sélectif.” ^[49]

De cette grande kermesse interactive se dégage une doctrine : la plupart des espèces sont à un moment donné en équilibre métastable, en sorte qu’en moyenne, un gène pris au hasard a les plus grandes chances de ne subir qu’une pression sélective

infinitésimale.

Fisher a développé un autre argument, totalement spéculatif, mais fort intéressant, car il portait sur une question que tout esprit sensé ne pouvait que se poser à propos des “mutations” :
- que veut dire qu’une mutation soit “favorable” ? Sans mutation “favorable”, il n’y a pas d’évolution darwinienne possible. Or la génétique expérimentale montre que la plupart des mutations qui apparaissent spontanément sont délétères. Dans *La théorie génétique de la sélection naturelle* ^[50], Fisher a proposé non pas exactement une réponse à cette question, mais un raisonnement susceptible d’y orienter la pensée. Raisonnons sur la probabilité *a priori* qu’une variation quelconque dépendant de n paramètres soit favorable. Supposons qu’il y ait une valeur optimale pour chacun de ces paramètres dans un environnement donné. Cette situation statistique peut être représentée de manière géométrique. L’optimum peut être représenté par un point dans un espace n - dimensionnel. Sur la figure 40A, où le schème est illustré dans un espace bi-dimensionnel, l’optimum est en “O”. Tout organisme peut être représenté comme situé à une certaine distance (OA) de l’optimum, et l’ensemble des organismes de même viabilité sera figuré par un cercle enveloppant le point optimal. Dans un espace n -dimensionnel, l’ensemble des organismes de même viabilité est représenté par une hypersurface. Dans cette situation abstraite, dire que des variations plus ou moins avantageuses peuvent se présenter, c’est admettre que chaque organisme peut à tout moment s’écarter d’une distance “ r ” quelconque de sa propre position. S’il se rapproche de l’optimum, sa viabilité augmente, s’il s’en éloigne elle diminue. On voit aisément à quelle condition une

variation peut être avantageuse. Toute variation d'amplitude plus grande que le diamètre de l'hyper-sphère sera désavantageuse, car elle mènera toujours l'organisme hors de celle-ci. Pour que la variation soit avantageuse, il faut d'une part que l'amplitude de l'écart soit plus petite que le diamètre de la sphère, d'autre part qu'il se produise vers l'intérieur de la surface. La probabilité que le point A se rapproche de l'optimum est d'autant plus grande que l'écart est petit. Cette probabilité est en fait maximale ($1/2$) pour r infinitésimalement petit, et quelque soit le nombre de dimensions du système. Mais si l'on augmente le nombre de dimensions, la probabilité d'amélioration décroît très rapidement lorsqu'on augmente la distance de l'écart (Cf fig. 40B). Fisher aimait à illustrer cette expérience de pensée par une situation concrète. Lorsqu'on veut régler un microscope pour obtenir une meilleure définition, la probabilité de manipuler les boutons dans la bonne direction est d'autant plus grande que les déplacements sont petits. Un mouvement intempestif a toutes chances d'éloigner du bon réglage. Par ailleurs, plus il y a de réglages différents à effectuer, plus on a intérêt à procéder par de petites touches. Appliqué aux mutations, le même raisonnement conduit à dire que plus une mutation est insignifiante (donc difficile à détecter), plus elle a de chances d'être avantageuse. S'il y a donc des mutations qui se sont révélées avantageuses, donc sélectionnables, au cours de l'évolution, elles doivent en probabilité avoir été le plus souvent de très faible amplitude, à la limite de la neutralité.

Fig. 40

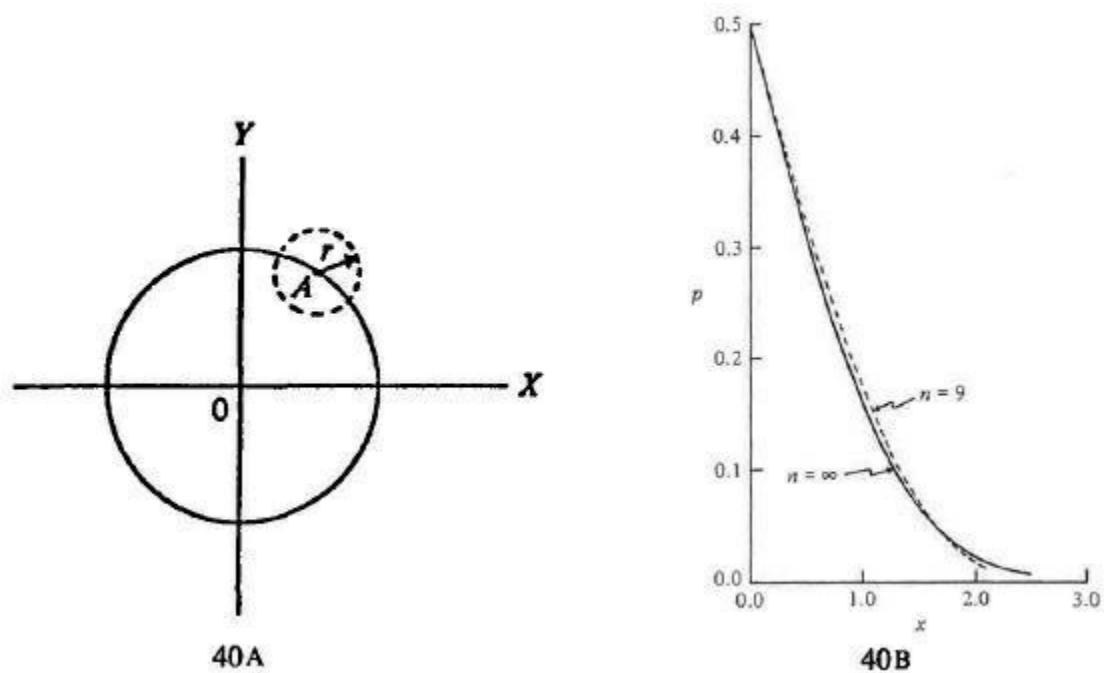


Illustration par M. Kimura (*The Neutral Theory of Molecular Evolution*, 1983a), d'un modèle du processus adaptatif exposé par Fisher en 1930. En 40A, représentation du modèle dans un espace à deux dimensions : l'individu "A" est situé à une distance OA de l'optimum adaptatif. Le cercle représente l'ensemble des individus ayant même valeur adaptative, et "r" mesure l'ampleur d'une variation (obtenue par un moyen quelconque, mutation ou recombinaison). En 40B, le diagramme représente la probabilité p d'une variation favorable en fonction de la magnitude x du changement, dans un système à n dimensions, ($x = r\sqrt{n/d}$, avec d : diamètre du cercle)

Ceci nous amène à la dernière raison pour laquelle les généticiens des populations ont raisonné sur des taux de sélection faibles. Dans leur célèbre controverse, Fisher et Wright ont spéculé sur des taux de sélection de l'ordre de 10^{-5} à 10^{-7} , parfois moins encore. Une telle spéculation peut sembler totalement irréaliste, car on ne voit guère la signification expérimentale qu'elle pourrait prendre. L'obstination des deux auteurs à raisonner à une telle échelle avait en réalité une signification théorique fondamentale. En pensant une sélection de très faible intensité, on la situe dans

un contexte théorique où l'interaction entre les diverses forces évolutives, en particulier mutation, migration et dérive aléatoire, devient incontournable. Ainsi, chez Wright, l'idée d'une "balance" entre "pressions" de mutation, de migration, de sélection et de dérive n'a vraiment de sens que si l'intensité de la sélection est d'un ordre de grandeur comparable à la pression de mutation ou de dérive. Dans de grandes populations, la dérive est négligeable et le seul agent évolutif pertinent est la balance entre sélection et mutation. Dans ce cas, la sélection a un effet déterministe même si la pression de sélection est très petite. C'est le schème de Fisher. Si au contraire, les populations sont petites, de faibles pressions sélectives sont efficacement perturbées par les fluctuations aléatoires, et la sélection n'agit pas de manière strictement déterministe. C'est là le schème de Wright, qu'on retrouverait au demeurant dans les spéculations plus récentes de M. Kimura, chez qui la question des faibles taux de sélection est tout aussi cruciale.^[51] Dans ce genre de discussion, il est nécessaire de comprendre que les généticiens des populations spéculent sur la situation, non des quelques rares caractères qui peuvent changer rapidement dans une espèce, mais sur l'immense masse des caractères en état quasi stationnaire durant de longues périodes. Pour de tels caractères, la question de l'interaction entre les pressions infinitésimales de mutation, de dérive, et de sélection est théoriquement importante.

On comprend donc en quoi la question de l'intensité de la sélection a constitué un résidu formel. La génétique théorique des populations nous semble avoir toujours eu l'ambition de ne pas être seulement une théorie locale et prédictive, mais une science des conditions de possibilité de l'évolution sous

hypothèse mendélienne. Fisher, Haldane, Wright savaient parfaitement que les “coefficients de sélection” étaient des fictions méthodiques. Sans doute l’attitude dominante de Haldane était-elle de fabriquer des algorithmes utilisables par les naturalistes et par les expérimentateurs, tandis que Fisher et Wright orientaient leurs recherches formelles dans un sens plus transcendantal. Mais il est raisonnable de dire que tous ceux qui ont construit la théorie génétique de l’évolution ont eu en tête la question fondamentale de savoir ce qui se passe dans la phase d’initiation du changement évolutif, lorsque mutation et dérive aléatoire sont à même d’interagir avec la sélection.

On remarquera qu’en posant cette question, la théorie était peut-être moins irréaliste qu’on ne pouvait le penser. Lorsqu’en effet, on s’interroge sur l’interaction entre une sélection infinitésimale, des taux de mutation, et une dérive aléatoire due à la limitation de l’effectif, il y a au moins deux paramètres qui ont une signification empirique rigoureuse et mesurable : le taux de mutation, et l’effectif de la population. Ce qui revient à dire que dans leurs modélisations éthérées, les théoriciens modernes de l’évolution ont demandé à la sélection de se tenir entre deux objectivités métriques : celle de la génétique et celle de la démographie.

III - De l’empirique au formel : le défi de l’évolution moléculaire

Dans les années 1950-1960, la mesure de l'ampleur du polymorphisme génétique a peu à peu émergé comme un enjeu prioritaire pour les généticiens des populations. En 1966, la "lutte pour la mesure de la variation" (Lewontin) parvenait à un dénouement : les méthodes d'analyse biochimiques révélaient un polymorphisme moléculaire d'une ampleur inouïe. De là est née la question la plus précise et la plus forte que les disciplines expérimentales aient jamais adressé à la théorie génétique de l'évolution. En réponse à cette question, Motoo Kimura, sans doute l'un des plus féconds des théoriciens depuis Fisher, Haldane et Wright, a proposé ce qu'il a appelé la "théorie de révolution moléculaire par mutations neutres et dérive génétique", ou théorie "neutraliste" de l'évolution. C'est vers les remarquables implications conceptuelles de cette théorie, en particulier ses implications "darwiniennes", que cette dernière section est dirigée.

En 1950, cinq ans après Hiroshima, et deux ans après sa démission de l'Académie des Sciences soviétique, le généticien américain Herman J. Muller publiait un article intitulé : "notre fardeau mutationnel". ^[52] Il s'agit d'un article fondamental, dans lequel le prix Nobel (1946) présentait une méthode pour estimer le nombre moyen de gènes délétères présents à l'état hétérozygote dans chaque individu humain. Muller estimait que ce nombre était compris entre 8 et 80, et qu'il constituait par ailleurs une estimation raisonnable du nombre total de loci hétérozygotes par individu. Ceci revenait à dire que le polymorphisme génétique était pour l'essentiel constitué par des gènes récessifs qui, à l'état homozygote, constituaient un "fardeau" pour la population.

Ce texte est typique à plus d'un égard. Il n'émanait pas à proprement parler d'un généticien des populations, mais il a instauré la controverse majeure qui a habité la génétique des populations depuis quatre décennies. Muller était un homme de laboratoire. Collaborateur de Morgan, c'est lui qui avait mis au clair au début des années 1920 la distinction expérimentalement délicate entre une mutation et une recombinaison rare. C'est à lui qu'on doit, en pratique et en théorie, la construction du concept génétique de mutation (comme altération spécifique d'un gène mendélien). ^[53] Muller est aussi celui qui, induisant par rayons X des mutations dans des populations expérimentales gigantesques, a cartographié près de 500 gènes chez la Drosophile. Ce travail expérimental faisait de Muller le théoricien paradigmatique de la composition du génome.

À ce titre, l'article de Muller lançait un défi aux généticiens des populations, celui de la mesure de la variation génétique. Une querelle nouvelle prenait ainsi naissance : celle de l'ampleur réelle du polymorphisme génétique et de sa signification structurelle. Muller était à vrai dire persuadé que son travail résolvait le problème en même temps qu'il le posait. La doctrine qu'il présentait peut se résumer en quelques formules. Muller estimait que la quantité de variation génétique était faible (elle n'affectait selon lui au maximum qu'un millième des loci, et sans doute beaucoup moins) ; ^[54] qu'elle consistait essentiellement en gènes létaux récessifs ; que l'état normal d'un locus était l'homozygotie ; que l'on était fondé à parler d'un état "normal" ou "sauvage" du locus, comme l'avait toujours fait la génétique de laboratoire ; il admettait enfin que des mutations favorables apparaissent

exceptionnellement dans les espèces et s'établissent rapidement, supplantant l'allèle ordinaire, et devenant la forme "normale" du gène. Cette représentation du génome impliquait que l'état optimal d'une espèce est l'uniformité génétique, et - au passage - que les programmes eugéniques avaient un sens. ^[55]

La prise de position de Muller intervenait à l'issue des dix années dans lesquelles s'est édifiée la "Synthèse moderne", tout entière pénétrée par l'esprit de la "nouvelle systématique" ^[56], c'est-à-dire une systématique populationnelle, mendélienne dans ses méthodes, et animée par la conviction que le polymorphisme génétique des populations naturelles était ample et fondamental. L'étude de Muller fut ressentie comme le démenti cinglant opposé par un expérimentaliste à toute une génération de naturalistes qui avaient fondé leur méthodologie et leur vision de l'évolution sur le "polymorphisme". Par ailleurs, elle constituait aussi une menace sérieuse pour la génétique théorique des populations. Si en effet la variation génétique était de faible ampleur, et limitée à des gènes récessifs délétères, les modèles subtils des fondateurs de la discipline, avec leurs coefficients de sélection infinitésimaux, et leurs schèmes de "fluctuation" dans un hyperespace de fréquences géniques, risquaient fort d'apparaître comme des jeux plaisants mais futiles de mathématiciens.

Une contre-offensive devait bientôt s'organiser, sous l'impulsion de Th. Dobzhansky. Au début des années 1950, le nom de Dobzhansky était étroitement associé à une vision de l'évolution inspirée dans ses grandes lignes par la "théorie de

l'équilibre fluctuant" de Wright (Shifting balance theory). Dans ses admirables études sur la génétique des populations naturelles de *Drosophiles*, Dobzhansky s'était fait le champion de la notion de sélection "équilibrante" ou, plus littéralement, "balancée" (balanced selection). Une sélection équilibrante est celle qui, au lieu de réduire la diversité génétique, l'entretient, par exemple du fait d'un avantage de l'hétérozygote, ou en conséquence d'une partition écologique du milieu.

Toujours est-il qu'en 1955, Dobzhansky en vint à formuler l'opposition de deux écoles inconciliables quant à la structure génétique des populations : l'école "classique" (Muller), et l'école du "polymorphisme équilibré" (*balanced school*, Dobzhansky).^[57] Dans cette opposition académique,^[58] l'école "classique" pose en principe que les génomes individuels sont homozygotes à la plupart des loci. À de rares loci occasionnels, il y a hétérozygotie. Ces loci ne sont pas les mêmes d'un individu à l'autre. La plupart des loci hétérozygotes correspondent à des gènes qui seraient délétères ou létaux à l'état homozygote. Les autres, extrêmement rares, correspondent à des gènes favorables, qui tendent à se répandre dans la population. Dans la conception "classique", la plupart des gènes d'un individu sont donc en résumé dans un état "normal".

L'école du polymorphisme équilibré postule en revanche que les individus d'une population panmictique sont hétérozygotes à un très grand nombre de loci. B. Wallace a sans doute donné la version la plus radicale de cette attitude :

"Réserve faite des limitations imposées par l'élimination aléatoire des allèles, de l'appariement des proches

apparentés, et du nombre fini des allèles à chaque locus, il nous semble que la proportion d'hétérozygotie dans les loci d'individus représentatifs d'une population tend vers 100 %." ^[59]

La conception "balancée" admet l'homozygotie à certains loci, mais l'attribue à des contraintes fonctionnelles sévères. Aucun allèle ne peut y être en vérité désigné comme "normal" ou "sauvage" (l'allèle "+" des généticiens de laboratoire). Enfin, il existe pour chaque locus un grand nombre d'allèles différents dans la population.

L'opposition peut se résumer en une image que nous empruntons à R. Lewontin. ^[60] Dans la conception classique, la description génétique d'un fragment de chromosome chez deux individus pris au hasard dans une population naturelle aurait l'allure ci-dessous :

++++m+...+++	++++++...+m+
=====	=====
+++++++...+++	+++++++...+++

et dans l'hypothèse du polymorphisme équilibré :

$A_3 B_2 C_2 D E_5 \dots Z_2$	$A_2 B_4 C_1 D E_2 \dots Z_1$
=====	=====
$A_1 B_7 C_2 D E_2 \dots Z_5$	$A_3 B_5 C_2 D E_3 \dots Z_1$

Ces deux représentations de la structure génétique sont associées à deux visions sensiblement différentes de la sélection. Dans l'hypothèse classique, la sélection est essentiellement normalisante et éliminatrice : elle maintient la fréquence des récessifs délétères à un niveau très bas.

Lorsqu'une mutation favorable apparaît, la sélection chasse l'allèle concurrent. Dans une telle représentation, il est raisonnable de dire que c'est le gène en tant que tel qui est la cible de la sélection. L'école balancée admet en revanche une sélection équilibrante (balanced), qui donne d'ailleurs son nom à l'école (balanced school). Cette sélection entretient la variation, et avec le temps, on peut dire qu'elle la promeut, bien qu'en toute rigueur elle ne la crée pas.

Par conséquent dans la conception "classique", sélection et variation sont antithétiques. L'école du polymorphisme équilibré voit au contraire dans la sélection et la variation deux aspects d'une même dynamique : la sélection est diversifiante, puisqu'elle favorise des complexes hétérologues. Il n'est pas indifférent d'indiquer au passage les coulisses de cette tension théorique. Muller était, comme Fisher et comme Haldane, convaincu de l'importance de l'eugénique, quoique l'engagement de ces trois hommes se soit défini dans des contextes politiques et nationaux très différents ; avant comme après la seconde guerre mondiale, Muller était pour l'insémination artificielle ; il a dénoncé les essais nucléaires américains et russes en raison de leurs effets mutagènes ; il estimait l'évolution achevée, au moins en ce qui concerne l'homme. Dobzhansky de son côté n'a cessé de militer contre l'eugénisme ; il a refusé de dénoncer les expériences nucléaires au nom d'arguments qui seraient exclusivement biologiques ; il voyait dans l'évolution un processus sans fin, et, aspect désormais bien connu de sa biographie, il était un membre très actif de la société New Yorkaise des amis de Teilhard de Chardin. [\[61\]](#)

La querelle Muller-Dobzhansky n'était pas simplement verbale. Au-delà de ses implications personnelles (maître et élève) et académiques (biologie de laboratoire contre biologie de terrain), au-delà aussi du côté folklore local (c'est une querelle typique de ces tempêtes savamment consensuelles qui donnent vie aux cathédrales américaines du savoir), la controverse était exposée à la sanction de l'expérience. Il suffisait -si l'on peut dire- de répondre précisément à deux questions : (1) quelle est en fait la proportion de loci polymorphiques dans les espèces naturelles ? (2) quel est le taux d'hétérozygotie par individu ? Dans l'hypothèse mullérienne ces deux quantités devaient être très petites (Muller estimait le taux d'hétérozygotie humain inférieur à 10^{-3} , soit pas plus de cent gènes pour un nombre total estimé à cent mille) ; dans l'hypothèse du polymorphisme équilibré, ces quantités devaient être de l'ordre d'une fraction décimale (donc $> 10^{-1}$).

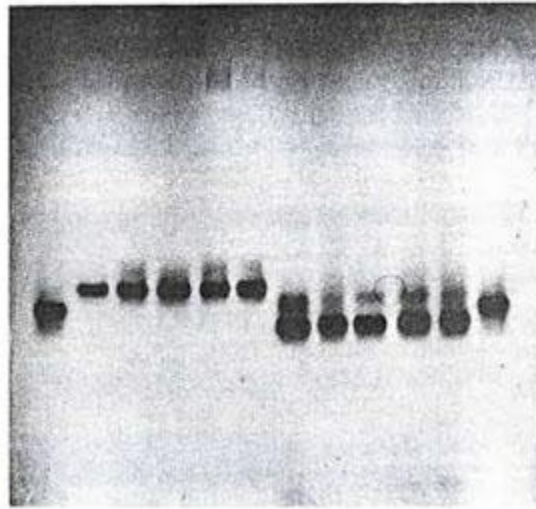
De 1950 à 1966, une gamme considérable de procédures indirectes fut utilisée pour mesurer la variation génétique : recensement des mutations morphologiques, mise en évidence des létaux cachés par analyse de croisement, distributions de variabilité et de fécondité, etc. ^[62] Toutes ces tentatives se sont heurtées à l'objection du caractère statistiquement non-significatif de leurs résultats. Le bénéfice principal de cette période se limite à une prise de conscience de la multitude de biais théoriques et expérimentaux affectant les méthodes de la génétique des populations.

Dans le même temps, la biochimie et la biologie moléculaire faisaient leur chemin. Elles laissaient espérer autour de 1960

qu'on pourrait trancher de manière directe la question de l'ampleur du polymorphisme. Il était évidemment impensable dans les années 1960 de séquencer sur une grande échelle des échantillons d'ADN, ou même des protéines, mais le dogme fondamental de la biologie moléculaire (un gène - une protéine) laissait entrevoir des techniques possibles d'évaluation relativement directes de la variabilité des gènes. En particulier, si l'on pouvait mettre en évidence des différences significatives entre des exemplaires d'une même protéine, il y avait espoir d'obtenir une estimation minimale du polymorphisme génétique.

C'est en 1966 que "la lutte pour la mesure de la variation" (Lewontin) est parvenue à un dénouement. La même année paraissaient simultanément deux estimations de ce qu'on appelle désormais classiquement le "polymorphisme électrophorétique". L'étude du biochimiste anglais H. Harris portait sur une population humaine (les anglais) ; celle de R.C. Lewontin et J.L. Hubby évaluait le polymorphisme biochimique dans des populations naturelles de *Drosophiles*. Hubby était biochimiste, Lewontin était un généticien des populations, sans doute l'élève le plus illustre de Dobzhansky.

Fig. 41



Exemple de bandes de migration d'une estérase de drosophile sur gel d'électrophorèse. Chaque colonne de gel correspond à une mouche individuelle. Dans le cas présent, l'électrophorèse porte sur une estérase. Les bandes sombres matérialisent l'endroit où telle ou telle estérase est parvenue au bout d'un temps défini. Cette expérience montre la présence de plusieurs formes de l'estérase dans la population et dans certains cas, à l'intérieur même des organismes individuels, (tiré de R.C. LEWONTIN, *The Genetic Basis of evolutionary Change*, 1974)

Le principe des deux études était le suivant. Faute de pouvoir comparer directement les séquences de nucléotides dans les gènes de loci choisis au hasard, il convenait de comparer les protéines, donc les effets primaires des gènes. Cependant, les techniques de séquençage des protéines étaient elles-mêmes trop lourdes. De là l'idée d'utiliser des propriétés physicochimiques des protéines liées à des altérations de leur structure primaire (c'est-à-dire de la séquence linéaire des acides aminés). La technique ingénieuse des trois chercheurs anglo-américains consistait à détecter des variations de la charge électrique en soumettant les échantillons à une électrophorèse. Sur les vingt acides aminés qui composent les protéines, il se trouve que quatre sont ionisés. Si l'un de ces

acides aminés se trouve remplacé par un acide aminé non ionisé en un point quelconque de la chaîne peptidique, la charge électrique de la protéine est modifiée. Cette propriété est utilisée dans la technique de l'électrophorèse, qui consiste à faire migrer la protéine dans un gel sous l'action d'un champ électrique. Selon qu'elles sont plus ou moins ionisées, les protéines migrent plus ou moins vite sur la plaque d'électrophorèse. Cette "technique" a été le fruit d'une théorie physico-chimique d'une grande complexité, ^[63] mais telle qu'elle s'est banalisée depuis les années 1960, elle est devenue d'un emploi très simple. En pratique, la manipulation consiste à broyer les tissus d'un organisme individuel (le plus souvent des mouches entières), à placer le broyât à l'extrémité d'un gel d'électrophorèse et, moyennant l'utilisation de quelques solvants, réactifs et colorants disponibles dans le commerce, à observer les bandes de migration de telle ou telle enzyme (par exemple une estérase) sous l'effet d'un champ électrique. On peut alors visualiser directement le nombre de formes différentes de l'enzyme dans la population étudiée, et l'hétérozygotie éventuelle de certains individus, car chaque bande différente indique une protéine différente. Les choses sont souvent compliquées par le fait que beaucoup de protéines sont composées de plusieurs sous-unités, mais ceci n'affecte pas le principe général de l'analyse. Le genre de résultats communément obtenus par cette méthode est illustré dans la figure 41.

Les bandes de migration électrophorétiques doivent être considérées comme des phénotypes individuels. La théorie biochimique les attribue à des substitutions d'acides aminés. Mais l'on a besoin d'une analyse mendélienne classique pour

s'assurer que les différences observées correspondent bien à des différences génétiques. La méthode ne permet en fait de détecter que 30 % des substitutions d'acides aminés, cette proportion correspondant à celle des quatre acides aminés ionisés entrant dans la composition moyenne des protéines. On obtient donc une sous-estimation chiffrable de la variation de la séquence des acides aminés. En outre, la variation de cette séquence, si elle est totalement connue, est une sous-estimation de la variation de la séquence des nucléotides dans l'ADN, du fait de l'existence d'un certain nombre de codons "synonymes", c'est-à-dire de séquences nucléotidiques différentes mais codant pour le même acide aminé (le polymorphisme protéique ne permet de détecter le polymorphisme de l'ADN que dans la proportion de 70 %) En bref, le polymorphisme électrophorétique est une sous-estimation du polymorphisme protéique, qui est lui-même une sous-estimation du polymorphisme de l'ADN.

Cela dit, les résultats obtenus par cette méthode sont particulièrement clairs. Le travail de Lewontin et Hubby portait sur un échantillon, aussi aléatoire que possible, de dix-huit protéines chez la *Drosophile*. Sur cet échantillon, les auteurs montraient que le polymorphisme électrophorétique affectait dans cette espèce un tiers des loci, et que le taux d'hétérozygotie par individu y était de 12 %. Ce genre d'étude s'est rapidement étendu à l'ensemble de la série animale et a montré que 30 % en moyenne des loci sont polymorphiques, et que le taux moyen d'hétérozygotie est de 10% ^[64]. En se souvenant que le polymorphisme enzymatique donne une sous-estimation du polymorphisme de l'ADN, la conclusion s'imposait donc : au niveau moléculaire, la plupart des loci

sont polymorphiques. Les études directes sur la séquence protéique et sur la séquence de l'ADN devaient ultérieurement confirmer cette assertion.

À la fin des années 1960, la question de l'ampleur de la variation génétique était donc tranchée. L'approche moléculaire réfutait la théorie classique, et fort de la caution des biochimistes, l'école de Dobzhansky se sentait fondée à reprendre la déclaration de foi lancée par le naturaliste en 1955, au tout début de la controverse :

“La norme n'est pas une constante transcendante qui se tiendrait en marge ou au-delà de la réalité multiforme.” ^[65]

Est-ce à dire que la théorie du polymorphisme équilibré était vraie ? Il s'en faut de beaucoup. Avec la découverte du polymorphisme moléculaire, l'école du polymorphisme équilibré l'emportait sans doute sur la question de fait, et à vrai dire au-delà de toute espérance. Mais une fois le fait établi, il fallait l'expliquer. C'est en ce point que le darwinisme a trouvé dans la génétique, pour la seconde fois dans son histoire, la source d'un renouvellement théorique fondamental.

C'est une énigme profonde que de comprendre comment et pourquoi le pool génique d'une espèce devrait être polymorphique à un très grand nombre, sinon à la majorité des loci. Dans une perspective néo-darwinienne classique, il semble à première vue raisonnable de chercher une signification adaptative au phénomène. Traditionnellement, il existe deux grands types d'explication darwinienne possible du polymorphisme, que Ford avait dès 1931 très clairement

résumés dans *Mendélisme et évolution*.^[66] La première est celle d'un "polymorphisme transitoire". Dans ce cas le locus est soumis à une pression sélective directionnelle et séculaire, dont l'effet est la substitution d'un allèle à l'autre. La seconde possibilité consiste à dire que le polymorphisme a par lui-même une valeur adaptative, et qu'il est donc l'effet de la sélection. Toutefois, comme il faut expliquer la coexistence de deux ou plusieurs formes distinctes (les allèles d'un locus), il faut admettre que cette sélection est "équilibrante". On parle alors de "polymorphisme équilibré" ou "balancé".

Prise à la lettre, l'idée d'un polymorphisme de transition affectant des milliers ou des dizaines de milliers de gènes simultanément, est assez irréaliste. Elle signifierait que la sélection a pour effet de répandre avec une lenteur extrême, et toujours dans la même direction, les mutations favorables qui apparaissent dans la population. Il est arrivé que les généticiens des populations raisonnent comme s'il en était ainsi, mais on doit y voir une pure hypothèse d'école. Dès les années 1930, les approches empiriques du polymorphisme, en particulier celles de Dobzhansky et de Ford, avaient montré que dans la plupart des cas, les fréquences géniques oscillent. Pour expliquer le phénomène, il fallait postuler soit des effets stochastiques d'échantillonnage, soit une balance fluctuante de forces sélectives d'effet contraire. Nous avons déjà évoqué ce problème à propos d'un travail de Fisher et Ford publié en 1947.^[67]

Dans l'hypothèse d'une sélection "équilibrante", il y a plusieurs modèles classiques qui permettent de concevoir le maintien des hétérozygotes. Le modèle le plus ancien est celui de

l'hétérosis, c'est-à-dire l'avantage à l'hétérozygote : si un génotype Aa a une valeur sélective supérieure à AA et aa, les deux allèles se maintiennent dans la population. Bien que le phénomène ait été observé, et dans de très rares cas expliqué (anémie falciforme), il est douteux qu'il puisse rendre compte de l'immense polymorphisme existant.^[68] On peut aussi expliquer la persistance de la variation par la partition de l'espace écologique : tel génotype est par exemple dans la forêt, tel autre à la lisière, mais l'accouplement saisonnier des deux types entretient le polymorphisme.^[69] Un troisième modèle classique est celui de la sélection fréquence-dépendante, ou avantage du rare, l'hétérozygote ayant une valeur sélective supérieure *au plus abondant* des homozygotes).^[70]

Toutes ces hypothèses ont été modélisées, et se sont révélées fécondes en situation expérimentale, comme dans l'étude des populations naturelles. Leur signification physiologique ou écologique a été dans certains cas très clairement élucidée. Aussi n'y a-t-il pas de doute que la notion de sélection équilibrante rend compte de situations objectives de polymorphisme. Toutefois, le problème fondamental pour l'évolutionniste contemporain est de savoir si de tels processus suffisent à expliquer l'extraordinaire variabilité que le biochimiste identifie à l'échelle moléculaire. Est-il en d'autres termes raisonnable de chercher à tout prix une interprétation adaptative de la variabilité structurelle qui affecte quasiment toutes les espèces ? En un mot, est-il nécessaire, et est-il seulement possible que la variation soit toujours contrôlée par la sélection naturelle ?

En réponse à cette question, le généticien japonais M. Kimura a

formulé un doute crucial. Nous terminerons notre périple dans le darwinisme en commentant la proposition radicale de ce grand théoricien, dont la puissance d'interrogation rappelle et ranime celle des fondateurs de la génétique évolutive dans les années 1920-1930.

M. Kimura a proposé en 1967 une interprétation de l'évolution moléculaire connue sous le nom de “théorie neutraliste”, ou, très exactement : “théorie de l'évolution moléculaire par mutations neutres et dérive aléatoire”.^[71] Cette théorie a été qualifiée de “non-darwinienne”, d'abord par d'autres chercheurs qui étaient parvenus à certaines conclusions comparables à celles du généticien japonais,^[72] ensuite par Kimura lui-même, qui a souvent parlé de ses conceptions comme illustrant une “théorie neutraliste” ou “théorie de l'évolution non-darwinienne”.^[73]

Les termes de ces formules doivent être soigneusement pesés. Kimura n'a jamais dit qu'il proposait une “théorie non-darwinienne de l'évolution”, mais seulement une “théorie de l'évolution non-darwinienne”. La nuance est capitale. La théorie “neutraliste” de l'évolution est la théorie d'un niveau d'organisation à l'échelle duquel le modèle darwinien ne convient pas. Comme nous essayerons de le montrer, cette théorie, loin de relever d'une philosophie biologique anti-darwinienne, est l'une des réinterprétations modernes les plus remarquables qui soit de la théorie darwinienne de la sélection naturelle.

Le point de départ de la révision théorique de Kimura est dans une réflexion tardive et troublante de J.B.S. Haldane sur “le coût de la sélection naturelle”.^[74] Cette réflexion étant

essentielle à la compréhension de la théorie “neutraliste”, nous commencerons par l’expliquer. Haldane avait proposé une estimation quantitative de l’effet dépressif de la sélection naturelle sur la capacité reproductive (la “fitness”) d’une espèce. On peut aisément comprendre le problème en raisonnant sur le cas légendaire de la phalène du bouleau (*Biston betularia*). En 1956, Kettlewell avait directement observé le taux d’élimination du phénotype le plus exposé aux oiseaux (c’est-à-dire les papillons clairs si l’environnement est pollué, et les noirs dans un environnement rural non pollué), montrant que cette élimination affectait chaque jour jusqu’à la moitié de la population défavorisée.^[75] Se fondant sur cette estimation, Haldane construisait en 1957 un célèbre “dilemme”, classiquement connu comme “le dilemme de Haldane”. Supposons que l’espèce étudiée par Kettlewell, en même temps qu’elle était soumise à une pression sélective intense pour le mélanisme, ait aussi été soumise dans le même temps à une pression de sélection comparable pour dix autres caractères indépendants, en conséquence d’un changement important de l’environnement. Dans ce cas, ce n’est plus la moitié de la forme originelle qui périt chaque jour ; la proportion d’individus qui survivent n’est plus que $(1/2)^{10}$, soit 1 sur 1024. Il est probable qu’une telle espèce s’éteindrait. Cet exemple fictif illustre l’idée que la sélection naturelle agit toujours dans un premier temps pour effet de réduire la capacité reproductive de l’espèce, ou, comme disent les démographes, son “taux naturel d’accroissement”. Sans doute l’expansion relative de formes mieux ajustées à l’environnement aboutit à terme à ce que la capacité reproductive de l’espèce augmente. Mais pour que le processus sélectif accomplisse quoi que ce soit, il ne faut pas qu’il ait été

trop intense. ^[76]

Cette remarque suggérait une question fondamentale pour la théorie génétique de la sélection. Dans celle-ci en effet, l'événement élémentaire est la substitution d'un gène à une autre à un même locus, au cours de l'évolution de l'espèce. Or cette substitution a un "coût", autrement dit l'espèce doit payer son amélioration par un certain nombre de "morts génétiques". Ou, si l'on veut dire les choses de manière plus raffinée, la substitution d'une mutation à l'allèle normal se traduit par une chute de la capacité reproductive (le taux naturel d'accroissement démographique), dans le laps de temps où elle se réalise. C'est ce que Kimura, commentant en 1960 le texte de Haldane sur "le coût de la sélection naturelle", a appelé le "fardeau de substitution", par analogie avec le "fardeau mutationnel" de Muller. L'expression la plus courante est celle de "fardeau génétique". Quoi qu'il en soit, cette notion suscitait plusieurs questions cruciales pour la théorie de la sélection : - quel est exactement le coût d'une substitution génique dans une espèce ? - Ce coût est-il affecté par l'intensité de la sélection ? - Enfin, quelles conséquences peut-on en tirer pour la vitesse plausible de l'évolution par sélection ?

Dans le traitement formel qu'il a donné de cette question en 1957, ^[77] Haldane a fourni une réponse d'une grande élégance. Il a montré que le coût de la sélection était le même, quelle que soit son intensité, et l'a estimé à 30 fois environ l'effectif de la population. Ce qui veut dire que dans une population panmictique comptant un million d'individus, la substitution d'un allèle à un autre se traduit au total par 30 millions de

“morts génétiques”. De là, Haldane tirait enfin une estimation plausible du taux de substitution génique plausible pour qu’une espèce soumise à sélection ait des chances raisonnables de ne pas s’éteindre. Il concluait que dans une espèce donnée, il ne doit guère y avoir en moyenne plus d’une substitution génique par 300 générations. Il peut bien sûr arriver, et il arrive (par exemple dans le cas du mélanisme industriel) que le processus soit plus rapide, mais une espèce qui procéderait souvent ainsi s’exposerait sérieusement à l’extinction. Une interprétation intéressante du nombre proposé par Haldane consiste à en déduire dans quelle mesure la sélection affecte la “fitness”, elle-même mesurée par le taux absolu d’accroissement de la population.^[78] S’il y a une substitution génique toutes les trois cents générations, la fitness optimale est réduite de 10 % environ ; si l’on veut une sélection cent fois plus rapide, soit une substitution tous les 3 ans, la fitness est réduite à 0,0004 par rapport à son niveau optimal (elle est donc réduite 20 000 fois).^[79]

La spéculation de Haldane sur le “coût” de la sélection permet de comprendre la réflexion développée onze ans plus tard par M. Kimura, dans un texte intitulé “taux d’évolution à l’échelle moléculaire”. Dans cette célèbre note d’à peine trois pages où il a proposé en 1968 l’hypothèse “neutraliste”, le généticien japonais proposait une estimation du taux de substitution génique chez les mammifères.^[80] L’estimation, réalisée dans une perspective moléculaire, reposait sur la comparaison de séquences polypeptidiques homologues dans divers groupes de mammifères. Moyennant quelques hypothèses simples, il était possible de calculer le nombre de substitutions d’acides aminés réalisées depuis la divergence des groupes

taxonomiques, et de remonter de ce nombre au nombre de substitutions de nucléotides sur la séquence d'ADN. En divisant par le nombre d'années qui sépare les mammifères comparés de leur ancêtre commun, Kimura obtenait un taux de substitution nucléotidique. Puis, extrapolant à l'ensemble du génome mammalien (4.10^9 paires de nucléotides), il fournissait une estimation du taux moyen de substitution nucléotidique chez les mammifères : ce taux est au minimum d'un nucléotide par génome tous les deux ans. Ce qui signifie qu'au niveau moléculaire, tous les deux ans, une mutation ponctuelle a achevé sa diffusion dans l'espèce et s'est fixée.

Rapporté à l'échelle du génome entier, un tel taux peut sembler très petit au biochimiste, et insignifiant à un naturaliste. Mais l'estimation pose une question dramatique à un biologiste formé à la rhétorique sélectionniste. Si la substitution des nucléotides est due à la sélection naturelle, elle a un coût. Or ce coût est insupportable. En posant qu'une année est équivalente à une génération, l'application du modèle de Haldane montre que la fitness des espèces serait réduite à 3×10^{-7} par rapport à son niveau optimal. ^[81] Ou, pour dire les choses d'une autre manière, chaque parent devrait produire 3 270 000 enfants pour que la population ne diminue pas son effectif ! ^[82]

Si le calcul de Kimura a un sens, il impose une conclusion théorique remarquable : il est impossible d'expliquer par la sélection naturelle la fixation des mutations ponctuelles. Ou plus exactement, la sélection naturelle n'est pas une explication raisonnable pour la plus grande partie des substitutions de nucléotides. Autrement dit, à l'échelle

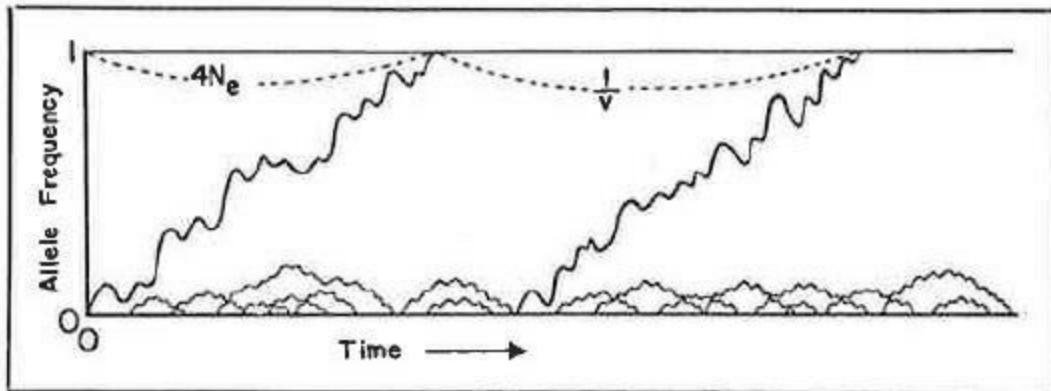
moléculaire, le pansélectionnisme n'a pas de sens ; l'évolution moléculaire est en grande partie "non-darwinienne".

L'explication alternative proposée par Kimura est bien connue dans son principe :

"La majorité des substitutions nucléotidiques au cours de l'évolution doit avoir été le résultat d'une fixation aléatoire de mutants sélectivement neutres, ou à peu près neutres, plutôt que d'une sélection positive darwinienne." ^[83]

Dès le texte fondateur de 1968, Kimura a indiqué l'incidence du modèle neutraliste d'évolution moléculaire sur le problème du polymorphisme génétique. Contre Lewontin, qui a soutenu que le polymorphisme moléculaire devrait pouvoir s'expliquer pour une grande part par un avantage sélectif modéré des hétérozygotes, Kimura a objecté que ce genre de sélection avait aussi son coût en "morts génétiques". Aussi était-il plus raisonnable de penser que le polymorphisme moléculaire n'était rien autre chose que la manifestation transitoire du processus de fixation aléatoire des mutations. : "le polymorphisme est une phase de l'évolution moléculaire". ^[84] Il en est, si l'on veut, une coupe transversale instantanée. La figure 51 donne une illustration didactique de cette idée.

Fig. 42



Comportement d'allèles mutants neutres dans une population d'effectifs finis. Les seuls facteurs qui interviennent sont le taux de mutation (v) et l'effectif efficace de la population (N_e). Ce dernier détermine l'intensité de la dérive aléatoire. Les allèles sont supposés neutres. Le temps moyen de fixation (en générations) d'un allèle neutre est égal à quatre fois l'effectif efficace de la population ($4 N_e$). C'est là un résultat théorique connu depuis les années 1920.

L'intervalle moyen entre deux Fixations consécutives (donc le taux de substitution pour les allèles neutres) est $1/v$. Si l'on raisonne à l'échelle des nucléotides, ces taux sont énormes. La figure est empruntée à M. KIMURA, "The Neutral Theory of Molecular Evolution". 1983b)

Il importe de bien comprendre l'assertion centrale de Kimura. Celui-ci ne dit pas que tout polymorphisme génétique est une conséquence de la dérive aléatoire, pas plus qu'il n'affirme que toute fixation et toute fluctuation sont aléatoires ; il affirme que la grande masse de la variabilité moléculaire est sélectivement neutre. On doit au passage relever un contresens classique qui a été fait sur la notion de "neutralité sélective" Beaucoup de biologistes semblent avoir interprété la "neutralité sélective" comme signifiant que les gènes mutés sont des gènes dépourvus de signification adaptative, si ce n'est de fonction. Ce contre-sens traduit une singulière ignorance de la notion darwinienne d'adaptation. L'un des piliers de la théorie de la sélection naturelle consiste dans

l'idée que les adaptations sont toujours relatives. Si la sélection naturelle peut construire des adaptations, c'est précisément parce qu'il n'y a jamais de norme absolue de l'adaptation. Lorsque la théorie neutraliste dit que la variation moléculaire à l'échelle élémentaire est approximativement neutre, cela signifie que la protéine n'est pas affectée dans sa fonction : une substitution peut être neutre au sens où elle n'affecte pas les qualités structurales et fonctionnelles de protéines qui, elles, sont tout à fait essentielles :

“Ce que la théorie neutraliste affirme, c'est que les formes mutantes qui participent à l'évolution moléculaire de chaque gène sont à peu près équivalentes du point de vue sélectif, c'est-à-dire qu'elles font aussi bien le travail en termes de survie et de reproduction de l'individu.” ^[85]

La théorie neutraliste a suscité d'interminables débats entre ceux qui ont pris son parti, et d'autres qui se sont efforcés de sauver l'universalité du principe de sélection naturelle. La querelle est toujours ouverte. On relève deux genres d'arguments critiques. Les uns portent sur l'usage de la notion de fardeau génétique : il y a beaucoup de postulats tacites, de biais, et d'incertitudes dans la mesure de cette grandeur. On peut en fait la mesurer d'une manière qui la rende compatible avec les hypothèses classiques de sélection “équilibrante”. D'autres arguments contre le neutralisme portent spécifiquement sur le polymorphisme : il y a des façons différentes de l'expliquer, sans pour autant tomber sous l'objection du “fardeau génétique” : la sélection fréquence - dépendante par exemple entretient le polymorphisme avec un fardeau génétique qui est nul à l'équilibre. Or il semble que ce

genre de sélection équilibrante soit fréquent dans la nature. ^[86]

Il ne convient toutefois pas à l'historien des sciences de s'engager dans un débat aussi franchement ouvert, sauf à endosser lui-même les habits du savant, en en prenant les risques. Mais on peut attendre au moins de lui qu'il soit attentif aux réorganisations fondamentale des concepts lorsqu'elles se dessinent

Se révélerait-elle fausse dans l'avenir, la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire aura eu l'immense avantage de réveiller les évolutionnistes d'un certain sommeil dogmatique. Nous dessinerons en quelques mots les réflexions darwiniennes qu'elle nous suggère. Elles fermeront la porte sur la promenade désinvolte qui nous a conduit de Darwin à la crise que son hypothèse a ouverte, puis à cette "théorie génétique de la sélection" qu'on appelle communément "néo-darwinisme". Deux observations suffiront.

(1) Le néo-darwinisme a été dominé depuis le début du vingtième siècle par la conviction que les espèces évoluent par accumulation de mutations géniques bénéfiques, en quelque manière que ce soit. Lorsque la biologie moléculaire a mis à jour la structure matérielle des gènes, il a semblé naturel d'étendre au niveau moléculaire le genre d'explication sélectionniste qui avait fait ses preuves aux niveaux supérieurs d'organisation.

Or les macromolécules biologiques, ADN et protéines sont des systèmes hautement organisés qui tolèrent beaucoup de petites perturbations locales. Le message encodé dans l'ADN reste parfois le même, avec des lettres et des mots différents :

c'est ce que l'on appelle les "mutations" silencieuses, qui tiennent à la dégénérescence du code génétique, autrement dit à l'existence de codons synonymes. À l'échelle de la protéine, la tolérance est beaucoup plus grande. Dès qu'on s'éloigne des sites catalytiques ou signalétiques, il y a place pour de larges altérations de la séquence, sans que la forme et la fonction soient significativement affectées. Ceci ne signifie pas que n'importe quoi puisse se produire. Toute protéine légèrement déficiente est éliminée ; toute protéine légèrement avantagée se répand dans la population. Les deux processus ont un coût : on parle de "fardeau mutationnel" et de "fardeau de substitution". Mais il y a place pour bien des fantaisies. En réalité, les mutations neutres postulées par Kimura ne sont pas totalement "neutres". Elles sont très légèrement défavorables : Kimura admet un désavantage sélectif de 10^{-7} . Ce sont des mutations dont l'effet est assez faible pour que les pressions de mutation et de dérive puissent l'emporter sur la sélection négative. ^[87] Leur évolution est ainsi "non-darwinienne".

Mais cette théorie d'une évolution non-darwinienne n'est pas une théorie non-darwinienne de l'évolution. Nulle part on ne trouverait chez Kimura l'affirmation que l'évolution des *organismes* se ferait "au hasard." On imagine mal l'élève de Sewall Wright, qui fut aussi le seul théoricien à avoir intégralement redémontré le théorème de Fisher, ^[88] être un non-darwinien. La théorie neutraliste a en réalité pour point de départ une réflexion de Haldane destinée à éclaircir les conditions auxquelles la sélection naturelle peut réussir à transformer les espèces. Aussi bien Kimura est-il l'héritier des réflexions fondamentales engagées dans les années 1920 par les premiers théoriciens des populations sur les conditions de

possibilité de l'évolution sous hypothèse mendélienne.

La leçon "darwinienne" de Kimura, telle que nous la comprenons, est en réalité la suivante. Il n'y a aucune nécessité à ce que la sélection naturelle contrôle les gènes jusque dans le détail de tous leurs éléments. Le principe atomistique qui a si bien réussi au mendélisme et à son corollaire néo-darwinien, ne doit pas être étendu indéfiniment. Les gènes changent beaucoup dans leur séquence élémentaire, et la sélection n'en voit pas grand chose. Ce que voit la sélection, c'est la forme et la fonction, c'est l'interaction du gène et de la protéine avec d'autres gènes et protéines. Ceci nous ramène à une philosophie biologique très proche de celle de Darwin, à l'échelle d'observation près.

Cette philosophie biologique s'exprime pleinement dans la théorie explicite de la sélection naturelle que Kimura a développée à de nombreuses reprises. ^[89] C'est essentiellement au niveau phénotypique que la sélection naturelle doit être comprise. Ou en d'autres termes, c'est sur la variabilité quantitative que le principe darwinien manifeste son empire. Lorsque le milieu est stable, la sélection a pour effet principal d'éliminer les extrêmes et de concentrer la population sur un optimum intermédiaire. Lorsqu'il y a un changement dans l'environnement de l'espèce, les espèces se modifient rapidement en altérant la moyenne de nombreux caractères quantitatifs :

"Pendant cette courte période de changement, il faut s'attendre à ce qu'un déplacement majeur de fréquences géniques se produise à de nombreux loci, mais ce processus ne produira en lui-même que rarement des

substitutions géniques.”. ^[90]

Bref, de la macromolécule au phénotype, c'est le continu qui compte pour la sélection. Il n'y a pas nécessité d'étendre exhaustivement la logique darwinienne au détail des atomes génétiques (c'est-à-dire aux nucléotides). La sélection naturelle, bien qu'elle construise avec des briques, et bien que son effet puisse être décrit comme une cinétique de substitution de briques, est en définitive assez indifférente aux matériaux. Tel est à notre sens l'une des leçons possibles de la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire. Il n'est pas inopportun de rappeler à cette occasion la métaphore délibérément anthropomorphique qu'affectionnait Darwin :

“Supposons un architecte contraint à bâtir un édifice avec des pierres non taillées, tombées dans un précipice. La forme de chaque fragment peut être qualifiée d'accidentelle ; cependant elle a été déterminée par la force de gravitation, par la nature de la roche, et par la pente du précipice, -toutes circonstances qui dépendent de lois naturelles ; mais il n'y a entre ces lois et l'emploi que le constructeur fait de chaque fragment, aucune relation. De même les variations de chaque individu sont déterminées par des lois fixes et immuables, mais qui n'ont aucune relation avec la conformation vivante qui est lentement construite par la sélection, que celle-ci soit naturelle ou artificielle.” ^[91]

(2) L'une des prédictions les plus remarquables de la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire est que pour un grand nombre de gènes, ou plus exactement de séquences nucléotidiques ou peptidiques, l'évolution de l'ADN et des

protéines peut servir d’“horloge évolutive”.^[92] L’idée en est très simple dans son principe : si la plupart des substitutions sont sélectivement neutres, leur rythme n’est déterminé que par la pression de la mutation. Par conséquent, les protéines (ou les séquences d’ADN) doivent se comporter comme des “horloges stochastiques”, comparables à celles mesurant la perte de radioactivité en physique. Dans de telles horloges, il n’y a pas à proprement parler de changement périodique, mais une probabilité constante de changement. Par ailleurs, on admet que chaque gène ou protéine est une horloge originale, car les contraintes fonctionnelles sont très différentes. Par exemple, le cytochrome ne change qu’extrêmement lentement, les fibrinopeptides ont au contraire un taux de substitution élevé.

On a beaucoup discuté sur la “précision” de l’horloge moléculaire, et sur sa signification. Elle ne semble pas être aussi précise que le voudrait la théorie.^[93] Toutefois l’on s’en sert de plus en plus pour construire des phylogénies, qui se révèlent dans l’ensemble assez remarquablement congruentes avec celles élaborées sur des critères macroscopiques il y a bien longtemps.

Cette orientation de la théorie génétique de l’évolution est porteuse d’une autre leçon. L’évolution non-darwinienne des molécules ouvre aux généticiens les perspectives immenses du temps géologique. Mais à cette échelle bien sûr, ce n’est pas le mécanisme de l’évolution qui s’offre au regard, c’est le grand arbre de la diversification, ou si l’on veut, la chronique de la descendance commune des espèces.

Ainsi voyons-nous la boucle se refermer. Les naturalistes du

dix-neuvième siècle avaient investi leur génie dans une interprétation historique de la classification. Rappelons le passage de *l'Origine des espèces* où ce principe était solennellement exprimé :

“Toutes les règles, toutes les difficultés, tous les moyens de classification (...) s’expliquent, à moins que je ne me trompe grandement, en admettant que le système naturel est fondé sur la descendance avec modification, et que les caractères considérés par les naturalistes comme indiquant des vraies affinités entre deux espèces ou davantage, sont ceux qu’elles ont hérité d’un parent commun. Aussi toute vraie classification est-elle généalogique.” ^[94]

En posant la “descendance” comme “le fondement” de la classification, Darwin en avait ramené l’intelligibilité à l’échelle des individus qui transmettent, de génération en génération, leurs caractères à leurs enfants. Le principe de “descendance avec modification” était donc aussi un principe d’“hérédité avec modification”, et c’est à cette échelle que l’hypothèse causale de la sélection naturelle n’a cessé de chercher sa signification expérimentale depuis maintenant plus de cent trente années. Après Darwin cependant, la théorie morphologique et la théorie causale de l’évolution se sont séparées. Le principe de sélection naturelle est devenu le fondement d’une théorie locale de la mécanique évolutive. Et c’est assurément dans son élaboration généticienne que cette tendance s’est affirmée au plus haut degré. Avec la génétique moléculaire, et son interprétation si analytique de l’hérédité, il eût semblé que l’intelligibilité locale dût s’affirmer davantage encore. Or c’est le contraire qui s’est produit. La théorie des

atomes biologiques nous ramène en réalité à la grande question naturaliste de la diversité de la vie. Le principe de descendance reprend dès lors toute sa vigueur, et vient nous rappeler de nouveau que celui de sélection, quelle que soit l'immensité de ses effets historiques, n'a jamais de signification que locale.

La sélection naturelle, nous n'en doutons pas, a dessiné l'arbre de vie pas à pas. Mais il n'y a rien dans la théorie de la sélection naturelle qui permette de reconstruire l'arbre, et moins encore de comprendre sa structure. Nous comprenons sans doute par elle pourquoi il y a de la diversité mais non pourquoi il y a telle diversité plutôt que telle autre. Il n'est d'ailleurs même pas sûr que ce soit là une limite de la théorie. L'arbre classificatoire est erratique. C'était l'un des arguments capitaux de Darwin en faveur de la plausibilité de la théorie de la modification par sélection naturelle.^[95] La théorie de la sélection naturelle est la théorie causale d'un processus local, mais d'occurrence universelle ; elle est aussi une métathéorie de la classification. En tant qu'hypothèse causale, la sélection naturelle explique le cheminement pas à pas d'une histoire ; en tant que fondement d'une vision générale du monde vivant, elle l'unifie à la manière d'un processus, non d'un plan.

En ces quelques réflexions terminales, nous accordons volontiers que nous avons quitté le terrain de l'analyse historiographique impartiale. Il nous a paru qu'au terme d'une analyse historique, le philosophe, retrouvant ses droits au contact du présent, était fondé à choisir, dans le paysage conceptuel, la colline d'où il percevrait le mieux l'état des lieux.

Notes du chapitre X

- [1] ↑ Sur l'origine du terme, voir E.B. FORD, *Génétique écologique* [1ère éd. angl. 1964], Chap. 2.
- [2] ↑ E.B. FORD, *Génétique écologique* [1ère éd. angl. 1964], trad. fr. (1972), p. 329.
- [3] ↑ R.C. PUNNETT, *Mimicry in Butterflies* (1914), pp. 101-103.
- [4] ↑ *Ibid.*, pp. 1-7, 96, 152-153.
- [5] ↑ “Doubledayaria” correspondait probablement à ce qu’on appelle aujourd’hui la forme “carbonaria”.
- [6] ↑ R.C. PUNNETT, *Mimicry in Butterflies* (1914), p. 102.
- [7] ↑ Voir par exemple J.W.H. HARRISON & F.C. GARRETT, “The Induction of Melanism in the Lepidoptera and its subsequent Inheritance” (1926).
- [8] ↑ J.B.S. HALDANE, “A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection” (1924), p. 26.
- [9] ↑ E.B. POULTON (*Essays on Evolution*. 1908, pp. 308-310) donne un échantillon de cette littérature.
- [10] ↑ E.B. FORD, “Problems of heredity in the Lepidoptera” (1937) ; “Genetic Research in the Lepidoptera” (1940).
- [11] ↑ E.B. FORD, “Polymorphism” (1945).
- [12] ↑ E.B. FORD, *Génétique écologique* [1ère éd. angl. 1964], trad. fr. (1972), Chap. 14, p. 332.
- [13] ↑ H.B.D. KETTLEWELL, “Selection Experiments on Industrial Melanism in the Lepidoptera” (1955) ; “Further Selection on Industrial Melanism” (1956) ; “The Phenomenon of Industrial Melanism in the Lepidoptera” (1961).
- [14] ↑ E.B. FORD, *Mendelism and Evolution*, 3è éd. (1940), p. 76.
- [15] ↑ S.S. CHETVERIKOV, “Über die Genetisch Beschaffenheit Wilder Populationen” (1927). [Sur la constitution génétique des populations sauvages].
- [16] ↑ R.A. FISHER, “On the Dominance Ratio” ; *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), Chap. 4 ; “The Distribution of Gene Ratios for Rare Mutations”. J.B.S. HALDANE, “A Mathematical Theory of Artificial and Natural Selection, part V. Selection and Mutation” (1927) ; “The Part Played by Recurrent Mutation in Evolution” (1933) ; “The Equilibrium between Mutation and Random Extinction”

(1939). S. WRIGHT, “Evolution in Mendelian Mutations” (1931). E.B. FORD, dans *Mendelism and Evolution* (1931), Chap. 4, § 2, “Mendelism and Selection”, a bien résumé l’importance de ces réflexions (qu’il voit essentiellement au travers de Fisher) pour le problème du polymorphisme génétique.

[17] ↑ R.A. FISHER & E.B. FORD, “Spread of a Gene in Moth *Panaxia dominula*” (1947).

[18] ↑ *Ibid.*, p. 173.

[19] ↑ *Ibid.*, p. 171.

[20] ↑ M. LAMOTTE, “Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*”. Thèse de doctorat-ès-sciences soutenue en 1950, parue en 1951.

[21] ↑ Le texte canonique de Wright (“Evolution in Mendelian Populations”) est daté du 20 Janvier 1930.

[22] ↑ M. LAMOTTE, *Introduction à la Biologie quantitative. Présentation et interprétation statistiques des données numériques* (1948).

[23] ↑ S. WRIGHT, “Statistical Genetics in Relation to Evolution” (1939).

[24] ↑ A.J. CAIN & P.M. SHEPPARD, “Selection in the Polymorphic Land Snail *Cepaea nemoralis*”(1950) ; “Natural Selection in *cepaea*” (1954).

[25] ↑ M. LAMOTTE “Polymorphism of Natural Populations of *Cepaea nemoralis*” (1959) ;. “Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations de *Cepaea nemoralis*” (1966).

[26] ↑ Ph. L’HÉRITIER, “Souvenirs d’un généticien” (1981), pp. 335-336.

[27] ↑ G. TEISSIER, *Titres et travaux scientifiques* (1958), p. 64.

[28] ↑ G. TEISSIER & Ph. L’HÉRITIER : “Une expérience de sélection naturelle. Courbe d’élimination du gène *Bar* dans une population de *Drosophila melanogaster*” (1934) ; “Élimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles. I. Cas des Drosophiles *Bar*. II. Cas des Drosophiles *Ebony*” (1937).

[29] ↑ G. TEISSIER, “Apparition et fixation d’un gène mutant dans une population stationnaire de Drosophiles” (1943).

[30] ↑ G. TEISSIER, *Titres et travaux scientifiques* (1958), p. 66.

[31] ↑ G. TEISSIER, “Variation de la fréquence du gène *ebony* dans une population stationnaire de Drosophiles” (1947).

[32] ↑ G. TEISSIER, “Variation de la fréquence du gène *ebony* dans une population stationnaire de Drosophiles” (1947) ; “Variation de la fréquence du gène *sepia* dans

une population stationnaire de *Drosophiles*” (1947) ; “Selection naturelle et fluctuation génétique” (1955).

[33] ↑ TEISSIER, “Conditions d’équilibre d’un couple d’allèles et supériorité des hétérozygotes” (1954).

[34] ↑ Cl. PETIT, “Le déterminisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*” (1958).

[35] ↑ Les deux hommes ont travaillé ensemble jusqu’en 1938. Au-delà. L’Héritier, nommé professeur à Strasbourg, s’est tourné vers la génétique virologique.

[36] ↑ R.C. PUNNETT, Rapport à la Société Royale de Londres sur R.A. FISHER, “On the Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance” (1916). Ce texte est reproduit dans B.J. NORTON & E.S. PEARSON (1976).

[37] ↑ Voir S. WRIGHT & Th. DOBZHANSKY, “Experimental Reproduction of Some of the Chances Caused by Natural Selection in Certain Populations of *Drosophila pseudoobscura*” (1946). Reproduit dans Th. DOBZHANSKY et al.. *Genetics of Natural Populations* (1938-1976), pp. 396-426. Dans ce texte, Wright et Dobzhansky rapportent les premiers résultats (spectaculaires) de leur premier emploi des cages à populations.

[38] ↑ J.B.S. HALDANE, “A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part IV”, p. 615.

[39] ↑ On trouve l’expérience de “Stœchiométrie de l’évolution” chez LOTKA, dans un contexte plus général. Lotka opposait une “stœchiométrie” et une “énergétique” (ou “dynamique”) de l’évolution. (A.J. LOTKA, *Elements of Mathematical Biology*, 1924, Chap. 5, réédition 1956, pp. 50-51).

[40] ↑ S.S. CHETVERIKOV, “On Certain Aspects of the Evolutionary Process from the Standpoint of Modern Genetics” (1926, trad. Angl. 1961).

[41] ↑ S.S. CHETVERIKOV, *ibid.*, p. 183.

[42] ↑ S.S. CHETVERIKOV, *ibid.*, pp. 185 *sq.*; J.B.S. HALDANE, “A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part I” (1924), p. 26.

[43] ↑ S.S. CHETVERIKOV, “On Certain Aspects...” (1926, trad. Angl. 1961), p. 183.

[44] ↑ J.B.S. HALDANE, “Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection, I - X” (1924-1934).

[45] ↑ Voir J.B.S. HALDANE, “Rapid Selection” (1932).

[46] ↑ J.B.S. HALDANE, “Rapid Selection” (1932).

[47] ↑ H.J. MULLER, “Our Load of Mutations” (1950) ; J.B.S. HALDANE, “The Cost of Natural Selection” (1957).

[48] ↑ S. WRIGHT, “Evolution in Mendelian Populations” (1931), p. 156 ; R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), 2^e éd. (1958), pp. 102-103 ; J.B.S. HALDANE, “A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part VIII. Metastable Populations” (1931).

[49] ↑ R.A. FISHER, *loc. cit.* note précédente.

[50] ↑ R.A. FISHER, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), Chap. 2 (2^e éd., 1958, pp. 41-44). Cet argument a été repris par J.B.S. HALDANE (*The Causes of Evolution*, 1932, réédition 1966, pp. 175-179) et M. KIMURA (*The Neutral Theory of Molecular Evolution*, 1983, pp. 135-137).

[51] ↑ M. KIMURA, “Evolutionary Rate at the Molecular Level” (1968).

[52] ↑ H.J. MULLER, “Our Load of Mutation” (1950). Sur la vie de Muller, son œuvre scientifique, ses engagements politiques, et ses réflexions sur l’effet des radiations dans l’espèce humaine, voir E.A. CARLSON, *Genes, Radiations and Society : The Life and Work of H.J. Muller* (1981).

[53] ↑ H.J. MULLER, “Variation due to Change in the Individual Gene” (1922).

[54] ↑ L’estimation génétique classique du nombre de loci présents dans le génome humain se tient entre 30 000 et 100 000 gènes.

[55] ↑ L’engagement de Muller dans l’eugénisme est bien connu (Voir H.J. MULLER, *Out of the Night : A biologist’s View of the Future* (1934). La manière dont cet engagement mullérien s’est situé dans les contextes des eugénismes américain et russe est analysée avec soin dans D. JORAVSKY, *Soviet Marxism and Natural Science, 1917-1932* (1961), E.A. CARLSON, *Genes, Radiations and Society : The Life and Work of H.J. Muller* (1981), Chap. 12 et 15-16 ; M.B. ADAMS, “Eugenics in Russia, 1900-1940” (1990).

[56] ↑ J. HUXLEY, ed., *The New Systematics* (1940).

[57] ↑ Th. DOBZHANSKY, “A Review of Some Fundamental Concepts and Problems of Population Genetics” (1955).

[58] ↑ Nous nous inspirons ici de l’exposé synthétique de R.C. LEWONTIN, *The Genetic Basis of Evolutionary Change* (1974), Chap. 2 et 5.

[59] ↑ B. WALLACE, “The Role of Heterozygosity in *Drosophila* Populations” (1958). *Cit. in* R.C. LEWONTIN, *loc. cit.* n. 1330, p. 25.

[60] ↑ R.C. LEWONTIN, *ibid.*, pp. 24-25.

[61] ↑ DOBZHANSKY a été longtemps le trésorier de cette association comme le montre l’abondant courrier conservé sous cette rubrique dans la correspondance du généticien, conservée dans la Bibliothèque de l’American Philosophical Society, à Philadelphie. Mais on peut se faire une idée de l’intérêt de Dobzhansky pour

Teilhard en lisant *The Biology of Ultimate Concern* (1969), dont le dernier chapitre s'intitule : "The Teilhardian Synthesis". On y trouve un étonnant mélange des thèmes spécifiques de la théorie synthétique et de la noogenèse mystique de Teilhard.

[62] ↑ L'ensemble de ces tentatives a fait l'objet d'une lumineuse reconstitution par R.C. LEWONTIN, *The Genetic Basis of Evolutionary Change* (1974), Chap. 2.

[63] ↑ Sur cette histoire, voir Cl. DEBRU, *L'esprit des protéines. Histoire et philosophie biochimiques* (1983), Chap. 2 & 4.

[64] ↑ Pour une récapitulation et une discussion en langue française, voir G. PASTEUR, "Génétique biochimique et populations ou : pourquoi sommes-nous multi-polymorphes ?" (1972).

[65] ↑ Th. DOBZHANSKY, "A Review of Some Fundamental Concepts and Problems of Population Genetics" (1955).

[66] ↑ E.B. FORD, *Mendelism and Evolution* (1931) ; voir aussi "Polymorphism and Taxonomy" (1940).

[67] ↑ Cf *supra*, sect. I.

[68] ↑ On peut par exemple avoir quelque doute lorsqu'on lit sous la plume de R.C. LEWONTIN que le polymorphisme génétique s'expliquerait bien par un hétérosis dont l'avantage serait de l'ordre de 10^{-2} , 10^{-3} , et peut-être même moins. Ne revient-on pas alors aux discussions assez irréelles des généticiens des populations dans les années 1930 sur les intensités sélectives infinitésimales ?

[69] ↑ H. LEVENE, "Genetic Equilibrium when more than one Ecological Niche is Available" (1953).

[70] ↑ C'est chez S. WRIGHT qu'on trouve le premier modèle de sélection fréquence dépendante ("Adaptation and Selection", 1949, p. 375). La première application en conditions expérimentales est attribuable à Cl. PETIT ("Le déterminisme génétique et psychophysiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*", (1958).

[71] ↑ M. KIMURA, "Evolutionary Rate at the Molecular Level", *Nature* (1968). L'hypothèse avait été antérieurement présentée lors d'un Congrès de génétique en Novembre 1967, à Fukuoka (Cf. M. KIMURA, *The Natural Mutation Theory of Molecular Evolution*, 1983, p. 28).

[72] ↑ L'identification entre "évolution non-darwinienne" et "théorie neutraliste" est due à Jack L. KING et Thomas H. JUKES : "Non-darwinian Evolution : Random Fixation of Selectively Neutral Mutations" (1969).

[73] ↑ M. KIMURA, *The Neutral Theory of Molecular Evolution* (1983), p. 29 : "the neutral theory or non-darwinian evolution".

- [74] ↑ J.B.S. HALDANE, "The Cost of Natural Selection" (1957) ; "More Precise Expressions for the Cost of Natural Selection" (1961).
- [75] ↑ H.B.D. KETTLEWELL, "A résumé of Investigations on the Evolution of Melanism in the Lepidoptera" (1956).
- [76] ↑ J.B.S. HALDANE, "The Cost of Natural Selection" (1957), pp. 511.
- [77] ↑ J.B.S. HALDANE, "The Cost of Natural Selection" (1957), pp. 520-524.
- [78] ↑ C'est-à-dire e^m , avec $m = (b-d)$. "b" pour "naissance", "d" pour "décès", "m" est une abréviation pour "paramètre malthusien", et correspond au paramètre "r" de Lotka (taux "naturel" d'accroissement).
- [79] ↑ $e^{-30/n}$, soit $e^{-10} = 0,00045$, si n (nombre de générations pour une substitution) est égal à 3.
- [80] ↑ M. KIMURA, "Evolutionary Rate at the Molecular Level" (1968).
- [81] ↑ $e^{-30/n}$, avec $n = 2$. Soit : $e^{-15} = 0,000\ 000\ 3$.
- [82] ↑ $e^{30/2} = e^{15} = 3,27 \times 10^6$.
- [83] ↑ M. KIMURA, "The Neutral Theory of Molecular Evolution" (1983), p. 28.
- [84] ↑ *Ibid.* p. 29.
- [85] ↑ *Ibid.*, p. 50.
- [86] ↑ Sur l'ensemble de ces objections, voir R.C. LEWONTIN, *The Genetic Basis of Evolutionary Change* (1974).
- [87] ↑ M. KIMURA & T. OHTA, "On Some Principles Governing Molecular Evolution" (1974), p. 2851. M. KIMURA, "The Neutral Theory of Molecular Evolution" (1983 a et b), p. 232.
- [88] ↑ M. KIMURA, "On the Change of Population Fitness by Natural Selection" (1958).
- [89] ↑ M. KIMURA, "On the Change of Population Fitness by Natural Selection" (1958) ; M. KIMURA & J. CROW, *An Introduction to Population Genetics Theory* (1970) ; "The Neutral Theory of Molecular Evolution" (1983a et b).
- [90] ↑ M. KIMURA, "The Neutral Theory of Molecular Evolution" (1983b), p. 233.
- [91] ↑ C. DARWIN, *Variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication* (1868), Chap. 21, "résumé".
- [92] ↑ L'hypothèse de "l'horloge moléculaire" a été proposée par F. ZUKERKANDL et L. PAULING en 1965 ("Evolutionary Divergence and Convergence in Proteins", 1965). On ne peut donc attribuer l'hypothèse aux neutralistes. Mais le sort du

neutralisme y est lié.

[93] ↑ Voir sur ce point la discussion de F.J. AYALA, *Biologie moléculaire et évolution* (1982), pp. 79-82.

[94] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), p. 420 ; trad. fr., p. 495.

[95] ↑ C. DARWIN, *On the Origin of Species* (1859), Chap. 4. L'unique diagramme qui figure dans ce chapitre, et qui constitue l'unique illustration du livre, vise à convaincre fondamentalement de ceci ; la ramification généalogique des vivants n'est pas un arbre logique, et cependant elle est l'effet d'un principe causal.

Conclusion

Il n'est d'autre manière de conclure ce livre que d'en expliciter la genèse et l'intention. Philosophe, formé à la biologie contemporaine, nous avons exploré la rationalité de la sélection naturelle. Comme il arrive souvent, la réflexion épistémologique nous a conduit à l'histoire, et à une remontée vers les moments fondateurs.

Le darwinisme est, si l'on peut dire, né deux fois : ce n'est guère que dans les années 1920 que l'hypothèse de sélection naturelle telle que l'avait formulée Darwin, a pris quelque apparence de validité. De là un paradoxe, qui se laisse exprimer de deux façons. - D'un point de vue historien, il y a une fabuleuse discordance entre le prestige de Darwin dans le demi-siècle qui a suivi la parution de *L'origine des espèces*, et la confusion des réflexions et des recherches sur la sélection dans la même période. D'un point de vue épistémologique, le paradoxe est que l'on puisse *encore* lire *l'Origine des espèces*. Darwin ignorait ce qu'était une "population". Quant à sa théorie de l'hérédité, elle était dans l'ensemble extrêmement obscure, et lorsqu'elle était claire, c'était un manifeste en faveur d'une forme extrême de l'hérédité des caractères acquis. On a peine à comprendre qu'en dépit de ces deux limitations, la pensée darwinienne nous soit aujourd'hui si familière.

Ce double paradoxe a déterminé la structure de notre travail. Comprendre le "darwinisme" en épistémologue, c'était

accomplir deux tâches : d'une part élucider la crise dans laquelle il s'est inauguré, d'autre part repérer les lieux de la théorie moderne de la sélection, une fois la crise surmontée.

Nous avons longtemps cru que la plus importante et la plus difficile de ces tâches serait la seconde. La théorie moderne de la sélection naturelle, telle qu'elle s'est élaborée dans la génétique des populations, est parfois fort abstruse dans son abstraction mathématique. La difficulté historique majeure n'était cependant point là. C'est la crise fondatrice qui nous a coûté. Il nous a fallu travailler dans l'hétérogène et le confus, et malgré tout identifier les indices cruciaux de ce qui deviendrait une grande théorie. Il nous a fallu comprendre l'inextricable confusion post-darwinienne, et construire une hypothèse sur la chronologie et la logique de sa résolution. Il nous a fallu en bref comprendre comment le schème darwinien n'a pu triompher qu'au terme d'une dégradation intime qui a duré soixante années.

L'esprit de l'ensemble de notre enquête peut se résumer en une formule : nous avons voulu, sur un cas illustre et énigmatique, examiner un paradoxe de commensurabilité. Nul ne doute que le darwinisme d'aujourd'hui ait bien été fondé par Darwin. Il a fallu cependant modifier de fond en comble le contexte théorique et expérimental de l'hypothèse darwinienne pour qu'elle devienne simplement plausible. La clef de l'énigme nous semble être celle-ci : il faut dans le *principe* de sélection naturelle distinguer *l'hypothèse*, et le principe organisateur d'une *théorie* générale de l'évolution. Le génie de Darwin était dans la construction visionnaire d'une *théorie*, c'est-à-dire dans la compréhension des implications

d'un principe ; ce que Darwin appelait "théorie de la sélection naturelle" était un "long et vaste argument" dont l'ambition était de repenser la structure et l'unité de l'histoire naturelle. Les limites de Darwin étaient du côté de *l'hypothèse* de sélection. C'est pourquoi après Darwin, il a bien fallu examiner l'hypothèse en elle-même, et aller au-delà de la preuve par les effets.

Nous avons tenté dans ce livre de reconstituer les efforts déployés depuis 1859 pour donner une consistance rationnelle et réaliste à l'hypothèse de sélection naturelle. Nous n'avons donc prétendu ni donner une image de l'histoire du "darwinisme", ni même de l'histoire de la "théorie de la sélection naturelle". Le darwinisme a été et demeure une configuration culturelle dont l'ampleur et la richesse historiques dépassent de beaucoup les compétences d'un épistémologue-historien, quoique cette vaste configuration soit peut-être fort pauvre dans son contenu conceptuel et peu prometteuse du point de vue de sa fécondité méthodologique et philosophique. Quant à la théorie de la sélection naturelle en général, son analyse historique exhaustive eût exigé de prendre en compte l'ensemble des disciplines et des écoles qui se sont définies en référence au *paradigme* darwinien, c'est-à-dire à un modèle exemplaire susceptible d'organiser une corporation de recherche. Plus modestement, nous nous sommes limité à quelques conjectures sur l'histoire rationnelle de l'hypothèse centrale de Darwin. Cette histoire n'est sans doute pas rétrospectivement compréhensible à la manière d'un développement ordonné ; sa rationalité, ou très exactement ce qu'il y a de rationnel en cette histoire, a plutôt consisté en une succession de dilemmes théoriques, de défis

expérimentaux, et de manière générale de conflits dont l'issue n'a pas seulement dépendu des contextes sociologiques dans lesquels ils ont été formulés.

Cela étant, il convient - pour reprendre une expression et une exigence rhétorique fondamentales de Charles Darwin - de "récapituler". Nous avons dans ce livre procédé à trois enquêtes. L'une a porté sur Darwin et son "hypothèse", la seconde sur la crise profonde qui a marqué les six ou sept premières décennies de l'explication sélectionniste, la dernière sur la théorie moderne de l'hypothèse - ou théorie génétique de la sélection.

En ce qui concerne Darwin, nous avons tenté de reconstituer la constellation conceptuelle de l'hypothèse de sélection naturelle, en étant attentif à la fois aux germes de dissolution que le principe de sélection portait en lui-même, et à ce qui lui a conféré son extraordinaire puissance anticipatrice.

L'actualité de la réflexion sélectionniste de Darwin peut être décrite en toute rigueur historique. Elle se montre dans trois thématiques remarquables.

(1) Elle se manifeste d'abord dans un concept particulier de la sélection naturelle qui, en dépit des apparences, n'était pas du tout le même que celui du co-découvreur du principe en 1858, A.R. Wallace. Chez Wallace, la sélection (au nom près) s'accomplit entre espèces et variétés, car le principe malthusien de contention des effectifs des populations est défini à l'échelle globale de la communauté des espèces dans une certaine "région" (nous dirions aujourd'hui : à l'échelle de la communauté "écologique"). Chez Darwin, la sélection est un

processus qui s'accomplit à l'intérieur de la race (ou "variété"), et consiste dans "l'accumulation" (ou la récession) d'atomes variationnels. Ce concept spécifiquement darwinien de la sélection se manifeste de deux manières. D'une part, à l'échelle démographique, les groupes dont l'effectif est supposé approximativement stationnaire sont les races locales, non les communautés. En second lieu et surtout, le concept darwinien de sélection naturelle exige explicitement à titre de condition nécessaire celui d'hérédité individuelle.

(2) On peut repérer en second lieu chez Darwin les indices d'une théorie générale de la sélection, à l'intérieur de laquelle la sélection artificielle, la sélection naturelle et la sélection sexuelle sont des modalités particulières. À cet égard, il n'est pas pertinent de voir dans la sélection naturelle une métaphore, sauf à comprendre que c'était une métaphore *fondée*. L'unité de l'hypothèse darwinienne de sélection tient à ce que, dans tous les cas, la sélection est un processus agissant sur des variations héréditaires individuelles susceptibles de diffuser et de s'accumuler dans les "races" et dans les espèces. Ce qui distingue les diverses modalités de la sélection, c'est la nature des forces qui orientent l'issue du processus. Mais cette théorie des forces dépasse la définition du processus. On doit noter que cette notion très particulière de la sélection exposait l'hypothèse à réfutation. C'est précisément parce que le processus de sélection naturelle ne se conçoit que comme une modalité particulière d'un processus général de modification de différences héréditaires individuelles qu'il a une portée empirique, et se distingue crucialement de la formule spencérienne de "survie des plus aptes". Bien qu'il ait ça et là adopté cette formule dans les deux dernières éditions de

L'origine des espèces, Darwin n'a jamais admis que le principe de sélection naturelle fût une vérité certaine *a priori*, comme le voulait Spencer. En accord avec sa représentation newtonienne de la méthodologie scientifique, Darwin a toujours vu la sélection naturelle comme une "conjecture", hautement probable et même "presque certaine", mais jamais comme une vérité nécessaire.

(3) En rapport étroit avec les deux points précédents, on trouve dans la pensée darwinienne une interrogation fondamentale et minutieuse sur ce qu'on appelle aujourd'hui le problème des unités et des niveaux de sélection. Le schème darwinien requiert trois sortes d'entités hiérarchisées, et trois seulement : les "variations" (ou différences individuelles), les "individus", et les "variétés" (ou "races"). Le génie de Darwin est d'avoir arraché le vocabulaire traditionnel de la variation à sa pesanteur sémantique, et de l'avoir contraint à exprimer autre chose que ce qu'il semblait dire de lui-même : une "variation" est autre chose qu'une "variété". Sans doute dans les textes, les choses ne sont-elles pas toujours aussi claires ; il arrive en fait assez souvent que Darwin utilise "variation" pour "variété" (mais pas l'inverse). L'effet de la sélection, naturelle ou artificielle, ne consiste pas fondamentalement à trier des "variétés" (ou races), mais à modifier les variétés, en y accumulant des variations avantageuses aux individus qui les portent. La variation est ainsi ce qui représente l'individu dans la race, elle est ce qui en subsiste au-delà de l'existence individuelle. Les successeurs de Darwin ont appelé "population" ce que Darwin nommait "variété" ou "race". Si Darwin n'a pas utilisé ce mot, c'est sans doute parce que, lecteur attentif de Malthus, il savait que le terme de

“population” désignait chez celui-ci la puissance de peuplement, c’est-à-dire une tendance à l’accroissement. Or précisément le modèle de sélection qui était celui de Darwin présupposait que les groupes à l’intérieur duquel opérait le processus fussent à l’état stationnaire ; Wallace, qui raisonnait au contraire sur la sélection comme un processus d’expansion et de récession des groupes les uns relativement aux autres, utilisait en 1858 le terme malthusien de “population”. Au-delà de Darwin bien sûr, le mot s’est diffusé au sens statistique que nous lui connaissons aujourd’hui, et s’est assez rapidement substitué à ceux de “race” et de “variété” dans l’explication sélectionniste et dans la science de l’hérédité.

Quoi qu’il en soit, le concept strictement “individualiste” de la sélection soutenu par Darwin est un autre indice de la manière résolument empirique dont celui-ci l’a construit, et hardiment exposé à infirmation, et à reformulation.

Dans les trois thématiques que nous venons d’indiquer, on remarque l’extrême importance du préréquisit de l’hérédité individuelle, conçue comme quelque chose qui n’est ni le *type* d’une race ou d’une espèce, ni l’essence transmissible d’un individu, mais quelque chose d’intermédiaire, dont Darwin plus que tout autre a contribué à faire un problème prioritaire pour la biologie générale. C’est sans nul doute à Darwin qu’on doit d’avoir imposé le terme et le concept d’hérédité dans le discours naturaliste. C’était là au demeurant une évidence pour tous les biologistes de la fin du dix-neuvième siècle. D’un terme plus commun en français qu’en anglais, et classiquement réservé aux arts de la domestication, ainsi qu’à la pathologie médicale ou vétérinaire, Darwin a fait le

présupposé nécessaire de la théorie de la modification par sélection. Il y a en vérité un lien intrinsèque dans la pensée darwinienne entre les concepts de “modification” et d’“hérédité”. Il arrive à l’auteur de *L’origine des espèces* de parler de sa théorie comme théorie de l’“hérédité avec modification”. Sans doute cette expression est-elle liée à une représentation archaïque de l’hérédité dans le langage de la “descendance”, mais il nous a semblé plus important d’insister sur le parti pris darwinien de conceptualiser l’hérédité individuelle que de marquer les insuffisances de cette conceptualisation. C’est au demeurant parce que l’hérédité était cruciale pour la théorie darwinienne de la sélection (artificielle aussi bien que naturelle) que la plupart des théorisations de l’hérédité, dans le demi-siècle après Darwin, se sont instruites dans le cadre d’une réflexion critique sur la pertinence de l’hypothèse darwinienne de modification des espèces par sélection.

Dans les trois thématiques indiquées on remarque aussi que, bien que Darwin n’ait pas utilisé le concept statistique de population, sa théorie de la sélection était traversée par une intuition qualitative de ce concept.

Tous ces éléments permettent de comprendre en quoi l’hypothèse darwinienne de sélection peut nous être encore familière. Toutefois, ces mêmes éléments expliquent aussi pourquoi le modèle d’explication sélectionniste, à peine formulé, s’est trouvé exposé à une interminable crise principielle.

En liant en effet le sort de la sélection à celui de l’hérédité, Darwin subordonnait par avance la validité de son principe à

l'élucidation expérimentale des phénomènes d'hérédité. L'essentiel de la crise interne qui a affecté le darwinisme théorique jusque dans les années 1920 tient à cela. Pendant plus d'un demi-siècle, l'objection majeure à l'hypothèse d'une sélection agissant sur la variation continue présente dans les populations a consisté à dire que cette hypothèse n'était tout simplement pas compatible avec les concepts et les données de la science de l'hérédité.

Par ailleurs, l'absence d'une représentation opératoire des populations fait que Darwin a suggéré deux représentations hétérogènes du processus sélectif. Tantôt la sélection semble être chez lui un processus de *diffusion* ("accumulation") d'un caractère-atome dans une population (une "race") ; tantôt elle semble agir sur un spectre de variation continue affectant l'ensemble de la population ; dans ce dernier cas, la sélection a plutôt l'allure d'un *déplacement* du caractère moyen de la population. Mais cette distinction n'est jamais claire dans les textes ; la critique de Jenkin, et les réactions de Darwin à ces critiques confirment amplement ce point. Darwin s'est en vérité tenu en deçà des représentations statistiques qui seules pouvaient rendre claire la distinction entre une dynamique de "remplacement" et de "déplacement". Mais il faut bien reconnaître que la rhétorique darwinienne d'exposition a tiré avantage de la confusion du continu et du discontinu. Cette ambiguïté est l'une des raisons parmi d'autres, pour lesquelles les réflexions de Darwin sur le processus de sélection peuvent nous sembler encore très familières ; on a parfois trop vite fait de projeter sur les écrits darwiniens des schèmes de pensée qui n'y étaient pas distincts. Chez les épigones de Darwin en tout cas l'opposition entre les deux interprétations possibles de

l'hypothèse deviendra fondamentale.

Notre seconde enquête nous a conduit à analyser la crise de l'explication sélectionniste, de la publication de *L'Origine des espèces* à 1920 environ. Les successeurs de Darwin ne se sont point contentés de la sélection naturelle comme principe d'une vaste reconstruction de l'histoire naturelle. Il ne leur a point suffi que la sélection naturelle soit le principe unificateur d'une théorie générale de l'histoire de la vie. Ils ont exigé que l'hypothèse soit empiriquement établie, dans sa possibilité et dans sa réalité. Dans les décennies post-darwiniennes, trois grandes stratégies argumentaires se sont développées à cet égard.

La stratégie préférée des darwiniens peut être qualifiée comme *stratégie de corroboration indirecte*. Fidèle à la méthode même de Darwin et de Wallace, newtonienne dans son esprit, cette stratégie a consisté à accumuler des ensembles de faits qui n'étaient point explicables par une autre hypothèse que la sélection naturelle. Les faits de mimétisme ont longtemps constitué le paradigme de ce type d'argumentation. C'est pourquoi nous avons schématiquement illustré ce sillon argumentaire en rappelant comment la catégorie même de "mimétisme" s'est construite, du vivant même de Darwin, comme la première "illustration" empirique de l'hypothèse de sélection. De cette stratégie, on doit retenir essentiellement sa fécondité heuristique. La majorité des naturalistes darwiniens ont adopté l'hypothèse de sélection naturelle car elle représentait pour eux l'amorce d'un programme de recherche fécond. Toutefois, cette justification de l'hypothèse de sélection naturelle ne pouvait suffire, car le principe de sélection

naturelle, à la différence des “principes” des sciences physiques, n’a pas valeur d’axiome. Il se présente au contraire comme le produit d’une inférence probable à partir d’un certain nombre de prémisses empiriques portant sur la compétition, la variation et l’hérédité individuelle des caractères. La justification de l’hypothèse ne pouvait donc se contenter d’être une confirmation par les conséquences ; il convenait de déterminer si elle était bien compatible avec les données expérimentales disponibles sur la variation et l’hérédité.

En réponse à cette question, les biométriciens anglais ont développé une *stratégie de preuve directe*. Conscients de l’absence de connaissances expérimentales fermement établies sur les mécanismes physiologiques de l’hérédité et de la variation, ils se sont appuyés sur la méthodologie statistique et sur une conception phénoménaliste de la science, et ont cherché à établir la sélection naturelle comme fait pur et simple, sans aucune hypothèse physiologique d’aucune sorte. Nous avons analysé avec un soin tout particulier cette phase maudite de l’histoire du darwinisme, car elle permet de mettre au clair un aspect épistémologique crucial de l’explication sélectionniste. Les biométriciens ont en effet montré en quoi la statistique mathématique constituait un auxiliaire méthodologique incontournable de la théorie de la sélection. Mais ils ont aussi convaincu de la stérilité heuristique de cette hypothèse lorsqu’elle est pensée de manière exclusivement statisticienne.

Une troisième *stratégie* a enfin consisté à chercher si l’hypothèse de sélection était compatible avec les données

expérimentales de la science de l'hérédité. Cette attitude est en vérité celle qui a miné le principe darwinien de l'intérieur. Au nom de la théorie statistique de l'hérédité de Galton, puis de la théorie de la mutation, enfin de la génétique mendélienne, les biologistes post-darwiniens ont contesté que la variation fluctuante chère à Darwin eût une signification pour la transformation des espèces. Estimant que seule la variation discontinue (ou saltationnelle) était pertinente, ils ont construit et diffusé l'argument célèbre selon lequel la sélection, artificielle aussi bien que naturelle, n'est jamais *formatrice*, car elle ne fait jamais que trier *a posteriori* des types qu'elle ne construit pas. C'est ainsi que la génétique, dépositaire bien sûr de l'héritage méthodologique de Mendel, mais aussi de toute la tradition évolutionniste attachée à l'étude de la variation discontinue, est apparue à ses débuts comme le coup de grâce porté au concept darwinien de la sélection.

C'est cependant dans le mendélisme que l'explication sélectionniste a finalement trouvé les voies de son intelligibilité opératoire. Nous y avons beaucoup insisté Darwin avait une représentation équivoque de la signification populationnelle de la sélection, qu'il présentait tantôt comme processus de diffusion-accumulation d'atomes variationnels, tantôt dans le langage du changement du caractère moyen de la race. Or la génétique mendélienne a donné un sens précis à ces deux aspects de l'hypothèse de sélection. Lorsqu'elle raisonne sur le facteur mendélien isolé, la génétique impose une vision de la sélection comme taux de remplacement d'une entité discrète. Lorsque, réconciliée avec la méthodologie biométrique, elle absorbe dans son champ théorique l'hérédité des caractères quantitatifs, elle rétablit dans ses droits la

variation fluctuante en référence à laquelle Darwin avait conçu le processus de sélection naturelle. On comprend ainsi comment le mendélisme a suscité une théorie bicéphale de la sélection. Le darwinisme mendélisé est d'un côté une cinétique formelle de la diffusion des gènes dans les populations ; à ce titre c'est une théorie des *choses* sélectionnées. Lorsqu'elle se porte en revanche vers les caractères quantitatifs, la théorie génétique de la sélection s'intéresse au niveau où se comprend l'action causale de la sélection. La statistique mathématique permet de comprendre pourquoi les deux doctrines sont compatibles, car des caractères contrôlés par un grand nombre de gènes différents ont un spectre de variation héritable approximativement continu. Mais on peut estimer que pour une bonne part, les deux théories se sont développées de manière assez indépendante. Il n'est guère que dans les spéculations visionnaires de la génétique théorique des populations que la conciliation des deux points de vue constitue une question cruciale.

L'ensemble de nos deux enquêtes sur Darwin et sur la crise post-darwinienne de l'hypothèse de sélection peuvent être appréciées selon une grille conceptuelle complémentaire. Les historiens ont beaucoup insisté sur le poids des idéologies du "progrès" dans l'histoire générale du darwinisme. À considérer les choses du strict point de vue de l'hypothèse de sélection naturelle, il nous semble que la tradition darwinienne a plutôt été hantée par une thématique de la réversibilité de l'évolution. "Réversion", "forces de retour", "atavisme", "hérédité ancestrale", "récessivité", "régression anatomique", "régression statistique", ce sont là autant de termes qui ont exprimé une configuration conceptuelle menaçant de tous

côtés la théorie de la modification des espèces, chez Darwin et chez ses successeurs. Sans doute la pensée de Darwin s'est-elle expressément construite contre la doctrine du "retour" des variétés au "type" de l'espèce ; sans doute aussi demeure-t-elle comme l'un des exemples les plus convaincants d'une philosophie de l'histoire naturelle qui brouille la dualité du progrès et de la régression.^[1] Il n'en reste pas moins que le darwinisme et le post-darwinisme se sont édifiés au dix-neuvième siècle dans un espace culturel largement occupé par les philosophies et les idéologies de la décadence. Aussi n'est-il pas étonnant que la thématique régressive soit revenue si souvent dans les discussions les plus centrales des premiers théoriciens de la sélection, d'abord chez les découvreurs du principe (Darwin et Wallace), ensuite chez tous ceux qui - critiques ou apologues - Jenkin, Galton, Weismann, Weldon, Bumpus, et aussi les premiers mendéliens, ont peu à peu donné au concept de sélection la figure qu'on lui connaît aujourd'hui.

C'est cependant le mendélisme qui a en définitive tranché le nœud gordien, en opérant deux déplacements conceptuels fondamentaux. D'une part, en dissociant la notion opératoire d'"hérédité" de celles de descendance et d'ancestralité, le mendélisme a détourné la science de l'hérédité de la contemplation de la généalogie et imposé une représentation de l'hérédité comme structure. Par ailleurs, l'extrapolation du calcul mendélien à l'échelle de la population a définitivement ruiné les représentations de l'hérédité comme force de retour. La célèbre loi de Hardy et Weinberg, ou loi de l'équilibre panmictique, est une loi qui décrit l'effet "pur et simple" de l'hérédité dans une population mendélienne, abstraction faite

de toute force de changement (mutation, sélection, fluctuations d'échantillonnage,...). Cette loi, bien qu'elle n'exprime qu'une situation idéalisée, a doté la science moderne de l'évolution d'un schème comparable au principe d'inertie dans la mécanique rationnelle. Une fois donné ce schéma, l'hérédité ne pouvait plus être considérée comme une force de retour, ni comme un analogue biologique du théorème des forces vives ; l'hérédité se trouvait en vérité dépouillée de toute référence à une représentation de ses effets dans le langage de la "force" ou de "l'énergie". Par ailleurs, le théorème d'inertie qu'est l'équilibre de Hardy et Weinberg permettait à la théorie de la sélection de se construire comme une cinétique prédictive, dans laquelle la sélection apparaissait comme une force susceptible, au même titre que d'autres, de modifier la distribution des fréquences géniques dans une population.

En ce qui concerne enfin la théorie génétique de la sélection, nous avons moins voulu en réaliser une histoire exhaustive qu'en repérer les lieux conceptuels et méthodologiques. De ce point de vue, il était essentiel de clarifier le statut épistémologique des modèles de la génétique des populations. Le mérite majeur de la génétique des populations est d'avoir clairement posé la question des conditions de possibilité de l'évolution biologique, sous hypothèse mendélienne. La génétique théorique des populations est moins une science qui dit comment l'évolution s'est effectuée, qu'une science formelle qui confronte le naturaliste aux implications des divers scénarios évolutifs qu'il peut concevoir, eu égard au poids qu'il donne à tel ou tel facteur d'évolution, et à certain nombre de conditions limitantes.

Dans cette grande science formelle, le premier et sans doute le plus bel exemple d'une biologie mathématisée, le principe de sélection s'est raffiné, dialectisé et différencié. Et en définitive, comme il arrive souvent dans les sciences qui trouvent la voie féconde de l'invention mathématique, la théorie évolutionniste s'est offerte plus sérieusement à la sanction de l'expérience. C'est en vérité au prix d'une plus grande abstraction que le principe darwinien s'est éloigné de l'évidence tautologique, et a donné lieu à tout un monde insolite de déductions testables.

En réévaluant la célèbre controverse de deux des fondateurs de la génétique théorique des populations, Fisher et Wright, nous avons tenté de cerner l'espace conceptuel dans lequel le darwinisme contemporain s'est déployé. Par leurs disputes méthodologiques, et aussi par leur tendance à prolonger celles-ci en un débat philosophique, ces deux mathématiciens ont défini une sorte de topique transcendente de la science moderne de l'évolution. Ils ont en particulier renouvelé la vision darwinienne de l'évolution en montrant que, dans l'hypothèse (*a priori* non évidente) où la sélection naturelle est le facteur prédominant de l'évolution des espèces, il est possible de concevoir des scénarios évolutifs extrêmement différents.

Tous deux profondément marqués par la méthodologie de la statistique mathématique, Fisher et Wright adhéraient à une vision indéterministe de la réalité. Jonathan Hodge a très clairement établi ce point, rappelant au passage que les deux savants avaient été profondément marqués par la lecture de Bergson.^[2] Toutefois ce parti-pris commun s'est trouvé mis au service de deux philosophies darwiniennes de l'évolution

extrêmement différentes. Fisher voyait dans la théorie cinétique de la matière un modèle pour la théorie génétique de l'évolution. Dans le scénario fishérien, le détail du processus sélectif est livré à la plus haute contingence, mais les effets de masse en sont formalisables et rigoureusement prédictibles. Considérant que les espèces étaient sur le long terme des populations panmictiques de très grande taille, et que le brassage des gènes dissolvait l'individualité organique, Fisher a développé une vision de la sélection comme facteur séculaire qui maximise indéfiniment la part du paramètre malthusien attribuable aux effets additifs des gènes. De là une représentation génique de la cible de la sélection naturelle, et la conviction de sa nature déterministe à l'échelle macroscopique.

Dans le scénario de Wright, le principe directeur est que les populations vivantes sont toujours d'effectif limité, et de surcroît plus ou moins fractionnées et isolées. Dans ce contexte théorique, la même mathématique que celle de Fisher conduit à reconnaître des éléments d'individualité et d'indétermination à tous les niveaux de description du processus évolutif. Chez Wright, la sélection génique se trouve tempérée et modulée par des effets stochastiques qui, répétés dans de nombreuses populations partiellement isolées, permettent de penser une sélection d'ordre supérieur, opérant entre populations, et sur les systèmes génomiques proprement dits. Cette sélection de second ordre ne s'en exprime pas moins dans le langage ordinaire des fréquences géniques, puisqu'elle se traduit par des flux migratoires de gènes des populations les plus prospères vers les autres. C'est pourquoi dans la vision de Wright la dynamique des fréquences géniques, bien qu'elle

soit l’idiome universel de l’évolution des espèces sexuées, n’en est pas à proprement parler la réalité ultime, mais seulement une expression.

En ce qui concerne la génétique des populations naturelles et expérimentales, nous n’avons pas jugé opportun d’en reconstituer l’histoire détaillée. Nous ne sommes en fait pas entrés dans le dédale de la synthèse évolutive, et de ses multiples empiries plus ou moins heureusement fédérées. Eu égard à l’ambition qui était la nôtre, il nous a semblé préférable d’examiner sur quelques cas exemplaires comment le darwinisme contemporain s’est efforcé d’articuler l’empirique et le formel dans sa reconstruction généticienne de l’hypothèse de sélection. C’est pourquoi nous avons insisté sur l’écart entre l’abstraction des modèles et la relative pauvreté des situations expérimentales. Comme l’ont bien montré les travaux sur le mélanisme des papillons ou sur le polymorphisme de l’escargot *cepaea nemoralis*, les phénomènes simples (tels que le remplacement d’un gène par un autre, ou les fluctuations stochastiques des fréquences géniques), se sont assez systématiquement révélés n’être qu’une face assez superficielle de phénomènes plus profonds, et plus complexes, exigeant non pas *moins*, mais *davantage* de modélisation et de théorie.

C’est la raison pour laquelle nous avons voulu clore notre enquête par quelques réflexions sur le défi de l’évolution moléculaire, et sur la théorie dite “neutraliste” de Motoo Kimura. Nous concédons volontiers que dans ces réflexions, nous nous sommes quelque peu affranchi des contraintes de la narration historique. Il nous a semblé en effet que les

spéculations de Motoo Kimura sur la “théorie de l’évolution moléculaire par mutations neutres” étaient à même de jeter une lumière philosophique rétrospective sur l’histoire entière du darwinisme théorique. L’un des postulats majeurs de ce que l’on appelle depuis un siècle “néo-darwinisme” est en effet que tous les caractères des êtres vivants sont de manière ultime façonnés par la sélection naturelle. Au cours du vingtième siècle, ce postulat pansélectionniste s’est exprimé dans un langage génétique qui nous est désormais bien - et trop - familier. Les espèces - dit-on - évoluent par accumulation de mutations génétiques favorables, les gènes déterminant par des voies causales complexes et mal connues la totalité des caractères héréditaires. Lorsque la biologie moléculaire a mis à jour la structure matérielle des gènes, il a semblé naturel d’étendre jusqu’au niveau d’organisation le plus élémentaire la rhétorique sélectionniste. En cette conjoncture, M. Kimura a suggéré qu’il était déraisonnable de penser que la sélection naturelle déterminât rigoureusement les moindres détails de la séquence nucléotidique des gènes, et des chaînes polypeptidiques correspondantes. Tout processus sélectif est onéreux pour l’espèce, et l’on voit mal comment des milliards d’unités différentes pourraient être simultanément et en permanence soumises à l’action tatillonne de la sélection. Ce que l’on peut interpréter dans le langage technique de la philosophie des sciences en disant que la sélection naturelle n’agit pas à la manière des lois-sources des physiciens. Comme l’a très justement noté Elliott Sober, le principe de sélection naturelle a plutôt le statut de ce que les physiciens appelle une “loi-conséquence”.^[3] Il n’y a aucune raison de penser qu’elle “agisse” en tout point de l’espace-temps biologique, au sens où l’action d’une force fondamentale se laisse penser dans le

langage du “champ”. La sélection naturelle n’a pas de “champ d’action”, elle est toujours une force *résultante*. C’est pourquoi il est plus raisonnable de penser qu’elle a davantage égard à la fonction des motifs moléculaires qu’au détail atomistique de leur composition. Ou en d’autres termes : s’il y a sens à dire que, de manière ultime, la sélection naturelle *contrôle* toutes les propriétés des êtres vivants, il est sans doute naïf de penser qu’elle les *détermine* exhaustivement.

De Kimura, nous ne voulons en définitive retenir qu’une suggestion quant à la philosophie biologique qui convient au principe de sélection. Au-delà de Darwin, le principe de sélection a creusé son sillon dans une direction toujours plus atomistique. Aujourd’hui nous avons assurément une représentation beaucoup plus claire du genre de choses ou unités matérielles dont la sélection contrôle la distribution dans les espèces. Mais il nous devient aussi plus clair que la représentation élémentariste de la sélection est un cadre vide si elle renonce à toute interprétation causale. Or d’un point de vue causal, on ne saurait se contenter de construire une cinétique des entités sélectionnées ; il faut aussi identifier rigoureusement les propriétés fonctionnelles qui déterminent un avantage différentiel. Or comme l’a noté avec insistance l’illustre généticien japonais, c’est à l’échelle des caractères quantitatifs et phénotypiques que ce genre de question a principalement un sens. S’il en est ainsi, la question des éléments sélectionnés, bien qu’essentielle du point de vue des effets, est toujours en droit subordonnée à celle du motif morpho-fonctionnel qui explique l’avantage ou le désavantage individuel dans un contexte donné. C’était là l’une des grandes leçons de Darwin, et c’est en ce sens que la théorie neutraliste

de l'évolution moléculaire, qui n'est aucunement une théorie neutraliste de l'évolution tout court, est la dernière en date des réhabilitations de Darwin.

Notes de la conclusion

[1] ↑ J. GAYON, "Sélection naturelle et régression dans la théorie évolutionniste darwinienne et post-darwinienne" (1992).

[2] ↑ J. HODGE, "Biology and Philosophy (including Ideology) : A study of Fisher and Wright" (1990).

[3] ↑ E. SOBER, *The Nature of Selection : Evolutionary Theory in Philosophical Focus* (1984).

Bibliographie

Les sources primaires sont distinguées par le signe : “†”. Lorsqu’il y a plusieurs auteurs, les références sont reportées après celles du premier auteur. Dans certains cas (par exemple Pearson), cette convention est malcommode, et nuit à la perspective chronologique. Aussi avons-nous parfois disposé les références en fonction du seul premier auteur. Les auteurs secondaires sont alors indiqués entre parenthèses.

ADAMS M.B. 1968. “The Founding of Population Genetics : Contributions of the Chetverikov School, 1924-1934”. *J. Hist. Biol.*, 1 : 23-39.

ADAMS M.B. 1979. “From “Gene Fund” to “Gene Pool” : On the Evolution of Evolutionary Language”. *Studies in History of Biology*, 3 : 241-285.

ADAMS M.B. 1980. “Sergei Chetverikov, the Kol’tsov Institute, and the Evolutionary Synthesis”. In : *The Evolutionary Synthesis* (E. MAYR & W.B. PROVINE eds.), Cambridge, Harvard Un. Pr. : 242-278.

ADAMS M.B. 1990. “Eugenics in Russia, 1900-1940”. In : *The Wellborn Science. Eugenics in Germany, France, Brazil, and Russia* (M.B. ADAMS ed.). New York & Oxford, Oxford Un. Pr. : 153-216.

† AIRY G. 1861. On the Algebraic and Numeral Theory of Errors

of Observations and the Combination of Observations. London, Macmillan (2è éd. : 1875).

ALLEN G.E. 1978. *Thomas Hunt Morgan : the Man and his Science*. Princeton, Princeton Un. Pr.

ALLEN G.E. 1980. "The Evolutionary Synthesis : Morgan and Natural Selection Revisited". In : *The Evolutionary Synthesis* (E. MAYR & W.B. PROVINE eds), Cambridge, Harvard Un. Pr., pp. 356-382.

AYALA F.J. 1982. *Biologie moléculaire et évolution*. Paris, Masson.

† BACHELARD G. 1940. *La Philosophie du Non. Essai d'une philosophie du nouvel esprit scientifique*. Paris, Presses Universitaires de France.

BACHELARD S. 1968. "Epistémologie et histoire des sciences", in *Actes du 12ème Congrès international d'histoire des sciences*. Paris, Blanchard.

BALAN B. 1977. "L'ordre et le temps : l'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIXè siècle". (Thèse de Doctorat d'Etat, Paris).

BARRETT P.H. 1974. *Metaphysics, Materialism, and the Evolution of Mind : Early Writings of Charles Darwin*. Chicago, the Un. of Chicago Press.

† BARRETT P.H. ed. 1977. *The Collected Papers of Charles Darwin*, Chicago, 2 vols, The Un. of Chicago Press, 1977.

† BARRETT P.H. et al. eds, *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844*. Ithaca (NewYork), Cornell Un. Pr., 1987.

† BATES H. 1862. "Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera : Heliconidae". *Trans. Linnean Soc. London*, 23 : 495-566.

† BATESON W. 1894. *Materials for the Study of Variation, treated with especial Regard to Discontinuity in the Origin of*

Species. London, Macmillan.

† BATESON W. (& SAUNDERS E.R.) 1902. "Experimental Studies in the Physiology of Heredity". *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, Report 1 (17 Déc. 1901). London, Harrison & Sons : 1-160.

† BATESON W. 1902. *A Defence of Mendel's Principles of Heredity*. Cambridge, Cambridge Un. Pr.

† BATESON W. 1903. *Problems of Genetics*. New Haven, Yale, University Press.

† BATESON W. 1914. "President's Address". *Report of the British Association for the Advancement of Science* (1914) : 3-38.

BEDDALL B.G. 1968. "Wallace, Darwin and the Theory of Natural Selection", *J. Hist. Biol.*, 1 : 261-323.

† De BEER G. (R. Gavin). 1930. *Embryology and Evolution*. Oxford, Clarendon Pr.

† De BEER (R. Gavin). 1940. *Embryos and Ancestors*. Oxford, Clarendon Pr.

2ème éd. : 1951. Oxford, Clarendon Pr.

3ème éd. : 1958. Oxford, Clarendon Pr.

† De BEER (R. Gavin). 1960. "Darwin's Notebooks on Transmutation of Species", *Bull. British Museum (Natural History)*, Historical series, vol. 2, n°2-3-4-5.

Part I : First Notebook (Jul. 1837 - Feb. 1838) ;

Part II : Second Notebook (Feb. 1838 - Jul. 1838) ;

Part III : Third Notebook (Jul. 1838 - Oct. 1838) ;

Part IV : Fourth Notebook (Oct. 1838 - Jul. 1839).

BENNETT J.H. 1983. *Natural Selection, Heredity and Eugenics, Including Correspondance of R.A. Fisher with Leonard Darwin with others*, Oxford, Clarendon Pr.

† BERGSON H. 1907. *L'évolution créatrice*. Paris, Alcan.

62è éd. 1946. Paris, Presses Universitaires de France.

BLACKHER C.P. 1952. *Eugenics : Galton and After*. London, Gerald Duckworth & Co.

BLACHER L.I. 1982. *The Problem of the Inheritance of Acquired Characters. A History of a priori and Empirical Methods Used to Find a Solution*. Washington, Smithsonian Institution Libraries. (1ère éd. russe : 1971).

BLAKLEY G.R. 1967. "Darwinian Natural Selection Acting within Populations". *J. Theor. Biol.*, 17 : 252-281.

BOWLER P.J. 1976. "Alfred Russel Wallace's Concepts of Variation", *J. Hist. Medicine*, 31 : 17-29.

BOWLER P.J. 1977a. "Darwinism and the Argument from Design : Suggestions for a Réévaluation". *J. Hist. Biol.*, 10 : 29-43.

BOWLER P.J. 1977b. "Edward Drinker Cope and the Changing Structure of Evolution Theory". *Isis*, 68 : 249-265.

BOWLER P.J. 1979. "Theodor Eimer and Orthogenesis : Evolution by Definitely Directed Variation". *J. Hist. Medicine*, 34 : 40-73.

BOWLER P.J. 1983. *The Eclipse of Darwinism : Anti-Darwinism Evolution Theories in the Decades around 1900*. Baltimore, Johns Hopkins Un. Pr.

BOWLER P.J. 1984. *Evolution : the History of an Idea*. Berkeley, Un. of California Pr.

BOX J. Fisher. 1978. *R.A. Fisher : the Life of a Scientist*. New York, John Wiley & Sons.

BRACKMAN A.C. 1980. *A delicate Arrangement : the strange Case of Charles Darwin and Alfred Russel Wallace*. New York : Times Books.

† BRAVAIS A. 1846. "Analyse mathématique sur les probabilités des erreurs de situation d'un point". *Mémoires présentés par Divers Savants à l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de*

France, 9 : 255-332.

† BUFFON G.L. LECLERC de. 1779. *Les Époques de la nature*. Paris. 1962 : édition critique de J. ROGER, Paris, Éd. du Museum de Paris. (Réédition : 1988).

† BUFFON G.L. LECLERC de. 1954. *Œuvres philosophiques*. (J. PIVETEAU éd.). Paris, Presses Universitaires de France.

† BUMPUS H.C. 1896. "The Variations and Mutations of the Introduced Sparrow, *Passer domesticus*". *Woods Hole Museum Biological Laboratories : Biological Lectures* : 1-15.

† BUMPUS H.C. 1898. "The Elimination of the Unfit as Illustrated by the Introduced Sparrow, *Passer domesticus*." *Woods Hole Museum Biological Laboratories : Biological Lectures*, pp. 209-226.

BURIAN R.M. 1983. "Adaptation". In : *Dimensions of Darwinism* (M. GRENE ed.), Cambridge, Cambridge Un. Pr.

BURIAN R.M. 1989. "The Influence of the Evolutionary Paradigm". (A paraître, communication personnelle).

BURIAN R.M., GAYON J., ZALLEN D. 1988. "The Singular Fate of Genetics in the History of French Biology". *J. Hist. Biol.*, 21 : 357-402.

† CAIN A.J. & SHEPPARD P.M. 1950. "Selection in the Polymorphic Land Snail *Cepœa nemoralis*". *Heredity*, 4 : 275-294.

† CAIN A.J. & SHEPPARD P.M. 1954. "Natural Selection in *Cepœa*". *Genetics*, 39 : 89-116.

† CANDOLLE Alphonse de. 1873. *Histoire des Sciences et des Savants depuis deux siècles, suivie d'autres études sur des sujets scientifiques, en particulier sur la sélection dans l'espèce humaine*. Genève.

CANGUILHEM G. 1959. "Les concepts de "lutte pour l'existence" et de "sélection naturelle" en 1858 : Charles

Darwin et Alfred Russel Wallace”. Paris, Conférences du Palais de la Découverte. Reproduit dans : G. CANGUILHEM, *Etudes d'histoire et de philosophie des Sciences*, Paris, Vrin, 3è éd. (1975), pp. 99-110.

CANGUILHEM G. 1966. *Le Normal et le Pathologique*. Paris, Presses Universitaires de France.

CANGUILHEM G. ed. 1972. *La mathématisation des doctrines informes*. (Colloque, Inst. hist. Sci., Paris, Juin 1970). Paris, Hermann.

CANGUILHEM G. 1975. *La Connaissance de la vie*. Paris, Vrin.

CANGUILHEM G. 1981. *Idéologie et rationalité dans les sciences de la vie*. 2è éd., Paris, Vrin.

CANGUILHEM G., LAPASSADE G., PIQUEMAL J., ULMANN J. 1985. *Du développement à l'évolution au XIXème siècle*, Paris, Presses Universitaires de France.

CAPLAN A. L. 1980. *Philosophical Issues Concerning the Modern Synthetic Theory of Evolution*, Doctoral Dissertation, Columbia University, (non publié).

CARLSON E.A. 1966. *The Gene : A Critical History*. Philadelphia & London, Saunders.

CARLSON E.A. 1981. *Genes, Radiation and Society : The Life and Work of H.J. Muller*. Ithaca & London, Cornell University Press.

† CASTLE W.E. 1903a. “Mendel’s Laws of Heredity”. *Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, 38 : 535-548.

† CASTLE W.E. 1903b. “The Laws of Heredity of Galton and Mendel, and Some Laws governing Race Improvement by Selection”. *Proc. Amer. Acad. Arts and Sciences*, 39 : 223-242.

† CASTLE W.E. (& ALLEN G.M.) 1903c. “The Heredity of Albinism”. *Proc. Amer. Acad. Arts and Sciences*, 28 : 603-622.

† CASTLE W.E. 1905a. “Recent Discoveries in Heredity and their Bearing on Animal Breeding”. *Popular Science Monthly*,

66 : 193-208.

† CASTLE W.E. 1905b. "The Mutation Theory of Organic Evolution from the Standpoint of Animal Breeding". *Science*, n.s. 21 : 521-525.

† CASTLE W.E. 1906. "Yellow Mice and Gametic Purity". *Science*, n.s. 24 : 275-281.

† CASTLE W.E. (& MacCURDY H.) 1907. "Selection and Cross-Breeding in Relation to the Inheritance of Coat-Pigments and Coat-Patterns in Rats and Guinea-Pigs". *Carnegie Institution Publications*, 70.

† CASTLE W.E. (& PHILLIPS J.C.) 1914. "Piebald Rats and Selection. An Experimental Test of the Effectiveness of Selection and of the Theory of Gametic Purity in Mendelian Crosses". *Carnegie Institution Publications*, 195 : 1-56.

† CASTLE W.E. 1915. "Some Experiments in Mass Selection". *American Naturalist*, 49 : 713-726.

† CASTLE W.E. 1919. "Piebald Rats and Selection", *American Naturalist*, 53 : 369-375.

† CHETVERIKOV S.S. 1926. "On Certain Aspects of the Evolutionary Process from the Standpoint of Modern Genetics. Originellement paru en russe dans *Zhurnal Eksperimental'noi Biologii*, A, 2 : 3-54.

Trad. angl. par M. BAKER dans *Amer. Phil. Soc. Proc.*, 105 : 167-195.

† CHETVERIKOV S.S. 1927. "Über die Genetisch Beschaffenheit Wilder Populationen". In : *5ème Congrès International de génétique*, Heidelberg, Springer-Verlag : 1499-1500.

CLARK R. 1968. *The Life and Work of J.B.S. Haldane*. Oxford, Oxford Un. Pr.

COCK A.G. 1973. "William Bateson, Mendelism and Biometry", *Journal of the History of Biology*, 6 : 1-36.

CONRY Y. 1974. *L'Introduction du darwinisme en France au XIXème siècle*. Paris, Vrin.

CONRY Y. 1981. "Organisme et organisation : de Darwin à la génétique des populations". *Revue de synthèse*, 102 (Juillet-Décembre 1981) : 291-330.

† CORRENS C. 1900. "G. Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassen Bastarde". *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 18 : 158-168. Trad. angl. ss le titre : "G. Mendel's Law Concerning the Behaviour of Varietal Hybrids", in : *The Origin of Genetics : A Mendel Source Book* (C. STERN & E.R. SHERWOOD eds), San Francisco, Freeman & Co, 1966 : 117-132.

COWAN R.S. 1968. "Sir Francis Galton and the Continuity of Germplasm : a biological Idea with political Roots". *12ème Congrès int. hist., sci.*, Paris, Blanchard, t. 8.

COWAN R.S. 1972a. "Francis Galton's Contributions to Genetics". *J. Hist. Biol.*, 5 : 389-412.

COWAN R.S. 1972b. "Francis Galton's Statistical Ideas : the Influence of Eugenics". *Isis*, 63 : 509-528.

COWAN R.S. 1977. "Nature and Nurture : the Interplay of Biology and Politics in the Work of Francis Galton". *Studies in the History of Biology*, 1 : 133-208.

† CROW J.F. 1955. "General Theory of Population Genetics Synthesis". *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 20 : 24-59. † CROW J.F. & KIMURA M. 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. New York, Harper & Row.

† CUÉNOT L. 1902. "Les recherches expérimentales sur l'hérédité". *L'année biologique*, 7 : LVIII-LXXVII.

† CUÉNOT L. 1911. *La genèse des espèces animales*, Paris, Alcan. 2è éd. : 1921, Paris, Alcan.

3è éd. :1932, Paris, Alcan.

† CUÉNOT L. 1914. “Théorie de la préadaptation”, *Scientia*, 16 : 60 sqq.

† CUVIER G. 1812. *Recherches sur les Ossements fossiles des Quadrupèdes (Discours préliminaire)*. Paris, Deterville. Réédité sous le titre : *Discours sur les révolutions du globe* (Edition citée : Paris, Berche et Tralin, 1881).

DAGOGNET F. 1970. *Le Catalogue de la vie*. Paris, Presses Universitaires de France.

DAGOGNET F. 1973. *Des révolutions vertes. Histoire et principes de l'agronomie*. Paris, Hermann.

DAGOGNET F. 1977. *Une épistémologie de l'espace concret. Néo-géographie*. Paris, Vrin.

DAGOGNET F. 1982. *Faces, Surfaces, Interfaces*. Paris, Vrin.

† DARWIN C. 1838-1839. “Notebooks on Transmutation of Species”. Voir : R.G. De BEER (1960).

† DARWIN C. 1839a. *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the Various Countries Visited by H.M.S. Beagle, under the Command of Captain Fitz Roy from 1832 to 1836*. London, Colburn.

1845. 2nde éd. révisée. London, Murray.

1875. Trad. fr. ss le titre *Voyage d'un naturaliste autour du monde*. Paris, Reinwald & Cie. (Réimpression : Paris, Maspero, 1982).

† DARWIN C. 1839b. *Zoology of the Voyage of H.M.S. “Beagle”. Part II : Mammalia*. London, Smith Elder & Co.

† DARWIN C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of favoured Races in the Struggle for Life*. London, Murray. (Fac-similé : Cambridge, Harvard Un. Pr., 1964).

2è éd. : 1860, London, Murray, (en fait : 26 Décembre 1859)

3^e éd. : 1861, London, Murray.

4^e éd. : 1866, London, Murray.

5^e éd. : 1869, London, Murray.

6^e éd. : 1872, London, Murray.

Edition critique de référence : M. PECKHAM, *A Variorum Text*, Philadelphia, Un. of Pennsylvania Pr. (1959).

Trad. fr. (texte de la 6^e éd. angl.) par E. BARBIER, ss le titre : *L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence de la nature*. Paris, C. Reinwald & Cie (1876), réimprimé dans : Paris, Maspero (1980).

† DARWIN C. 1863. "A Review of Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley, by Henry Bates, Esq.". *Natural History Review : Quarterly Journal of Biological Science* : 219-224.

† DARWIN C. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, London, John Murray, 2 vols.

2^e éd. : 1875. London, Murray. Reproduit en 1896 par New York, Appleton, puis en 1972 par New York, A.M.S. Pr (fac-similé de 1896 ; sauf indication contraire, c'est cette édition que nous citons).

Trad. fr. (1^{ère} éd.) par J.-J. MOULINIÉ, *De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*, Paris, C. Reinwald & Cie, 1868, 2 vols.

† DARWIN C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London, J. Murray, 2 vols. Trad. fr. par E. BARBIER, *La descendance de l'homme et la sélection sexuelle*, Paris, C. Reinwald & Cie, 1872.

† DARWIN C. 1876. *The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom*, London, John Murray. Trad. fr. par E. HECKEL, *Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal*] Paris, C. Reinwald & Cie, 1877.

† DARWIN C. & WALLACE A.R. 1859. (Lu le 1er Juillet 1858).
“On the Tendency of Species to Form Varieties ; and on the
Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of
Selection”. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society
(Zoology)*, 3 : 45-62. Reproduit dans : *The Collected Papers of
Charles Darwin* (P.H. BARRETT ed.), Chicago, The Un. of
Chicago Pr. (1977), vol. 2 : 3-19. Voir aussi DARWIN &
WALLACE (1858).

† DARWIN C. & WALLACE A.R. 1958a. *Evolution by Natural
Selection. Darwin and Wallac. Darwin's Sketch of 1842, his
Essay of 1844, and the Darwin-Wallace Papers of 1858*. With an
Introduction by Sir Francis DARWIN and a Foreword by Sir
Gavin De BEER. Cambridge, Cambridge Un. pr.

† DARWIN C. 1958b. *The Autobiography of Charles Darwin*, éd.
Nora Barlow. London, Collins. Trad. fr. par J.M. GOUX, *Darwin :
l'autobiographie*, Paris, Belin, 1985. (L'Autobiographie fut écrite
de Mai à Août 1876).

† DARWIN F. ed. 1887. *Life and Letters of Charles Darwin*, 3
vols, London, Murray. (Réimpression : 1969, New York,
Johnson Reprint Corporation).

† DARWIN F. & SEWARD A.C. 1903. *More Letters of Charles
Darwin*. London, J. Murray.

† DAWKINS R. 1978. “Replication Selection and the Extended
Phenotype”, *Z. Tierpsychol.*, 47 : 61-76.

† DEBRU Cl. 1983. *L'esprit des protéines : Histoire et philosophie
biochimiques*. Paris, Hermann.

† DELAGE Y. & GOLDSMITH M. 1909. *Les Théories de
l'évolution*. Paris, Flammarion.

Trad. angl. ss le titre *The Theories of Evolution*, New York,
Huebsch (1912).

DELSOL M. 1975. “Ordre, Hasard, Finalité, Déterminisme dans

l'Evolution biologique". *Revue de Théologie et de Philosophie*, Genève-Lausanne, II : 104-124.

DELSOL M. 1985. *Cause, Loi, Hasard en Biologie*. Paris, Vrin.

DELSOL M., SENTIS Ph., FLATIN J. 1989. "Théorie synthétique et sélection. Analyse épistémologique". In : *La vie* (F. TINLAND éd.), Paris, Vrin : 19-53.

DELSOL M. 1991. *L'évolution biologique en vingt propositions. Essai d'analyse épistémologique de la Théorie synthétique de l'évolution*. Paris, Vrin.

† DENNERT E. 1904. *At the Deathbed of Darwinism* (éd. originale allemande : 1903).

Trad. angl. par E.V. O'HARRA & J.H. PESCHGES, Burlington, German Literary Board.

DEPEW J. & WEBER B.H., eds. 1985. *Evolution at a Crossroads : the New Biology and the New Philosophy of Science*, Cambridge, Massachussets, M.I.T. Press.

† De VRIES H. 1889. *Intracellulare Pangenesis*. Jena, Gustav Fischer.

Trad. Angl. ss. le titre : *Intracellular Pangenesis* (Trad. angl. Par C.S. GAGER), Chicago, Open Court.

† De VRIES H. 1894. "Ueber halbe Galtoncurven". *Brtschyr der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 7 : 64sqq. Version fr. (1895) : "Les demi-courbes galtoniennes comme indice de variation discontinue". *Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles*, 28 : 442 sqq.

† De VRIES H. 1900. "Sur la loi de disjonction des Hybrides". *C.R. Acad. Sc. Paris*, 130 : 845-847.

† De VRIES H. 1900. "Das Spaltungsgesetz der Bastarde (Vorläufige Mitteilung)". *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 18 : 83-90.

Trad., anglaise dans *The Origin of Genetics : A Mendel Source*

Book (C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds.), San Francisco, Freeman & Co : 107-117.

† De VRIES H. 1901-1903. *Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich*. 2 vols. Leipzig : Veit und Co.

Trad. angl. ss. le titre *The Mutation Theory Experiments and Observations on the Origin of Species in the Vegetable Kingdom* (trad angl. par J.B. FARMER and A.D. DARBISHIRE), Chicago, Open Court (1909-1910). Réimpression : New York, Klaus Reprint, 1909.

DEXTER R.W. 1957. "The Development of A.S. Packard, Jr., as a Naturalist and Entomologist". *Bull. of the Brooklyn Entomological Society*, 52 : 57-66, 101-112.

DEXTER R.W. 1979. "The Impact of Evolutionary Theories on the Salem Group of Agassiz Zoologists". *Essex Institute Historical Collections*, 115 : 144-171.

† DOBZHANSKY Th. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York, Columbia Un. Pr.

2è éd. : 1941, New York, Columbia Un. Pr.

3è éd. : 1951, New York, Columbia Un. Pr.

† DOBZHANSKY Th. 1950. "Mendelian Populations and their Evolution". In : *Genetics in the 20th Century. Essays on the Progress of Genetics during its First 50 Years* (L.C. DUNN ed.). New York, Macmillan, 1951.

† DOBZHANSKY Th. et al. 1938-1976. *The Genetics of Natural Populations, I-XLIII*. (R.C. LEWONTIN, J.A. MOORE, W.B. PROVINE, B. WALLACE eds.). New York, Columbia Un. Pr. (43 monographies publiées de Dobzhansky et 24 collaborateurs parues dans *Genetics et Evolution*).

† DOBZHANSKY Th. 1955. "A Review of Some Fundamental Concepts and Problems of Population Genetics". *Cold Spring*

Harbor Symposium on Quantitative Biology, 20 : 1-5.

† DOBZHANSKY Th. 1968. "Adaptedness and Fitness", in *Population Biology and Evolution* (R.C. LEWONTIN ed), pp. 109-121, Syracuse Un. Pr.

† DOBZHANSKY Th. 1969. *The Biology of Ultimate Concern*, New York, New American Library.

† DOBZHANSKY Th. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. New York, Columbia Un. Pr.

Trad. fr. : 1977. Paris, Flammarion, ss. le titre "Génétique du processus évolutif".

† DOBZHANSKY Th. 1980. "The Birth of the Genetic Theory of Evolution in the Soviet Union in the 1920 s.". In : *The Evolutionary Synthesis* (E. MAYR & W.B. PROVINE eds.). Cambridge, Harvard Un. Pr.

† DOWDESWELL W.H., FISHER R.A., FORD E.B. 1940. "The Quantitative Study of Populations in the Lepidoptera". *Annals of Eugenics*, 10 : 123-136.

† DRONNAMRAJU K.R. 1968. *Haldane and Modern Biology*. Baltimore, Johns Hopkins.

DUNN L.C. 1965a. *A Short History of Genetics*. New York, Mac Graw Hill.

DUNN L.C. 1965b. "William Ernst Castle". *Biographical Memoirs of the National Academy of Sciences*, 38 : 33-80.

† EDGEWORTH F.Y. 1892. "The Law of Error and Correlated Averages". *Philosophical Magazine*, 34 : 192-204.

† EDGEWORTH F.Y. 1893. "A New Method of treating Correlated Averages". *Philosophical Magazine*, 35 : 63-64.

† EDWARDS A.W.F. 1967. "Fundamental Theorem of Natural Selection". *Nature*, 215 : 537-538.

† EDWARDS A.W.F. 1971. "Review of S. Wright : *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. 2., *The Theory of Gene*

Frequencies”, *Heredity*, 26.

† EDWARDS A.W.F. 1977. *Foundations of Mathematical Genetics*. Cambridge, Cambridge Un. Pr.

EISELEY L. 1958. *Darwin’s Century : Evolution and the Men who Discovered it*. New York, Doubleday.

EKELAND I. 1984. *Le Calcul et l’imprévu : les figures du temps de Képler à Thom*. Paris, Seuil.

† ELDREDGE N. 1979a. “Alternative Approaches to Evolutionary Theory”, *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 13 : 7-19.

† FALCONER D.S. 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. New York, Ronald Press.

Trad. fr. : 1974. *Introduction à la génétique quantitative*. Paris, Masson.

FANCHER R.E. 1983a. “Biographical Origins of Francis Gabon’s Psychology”. *Isis*, 74 : 227-233.

FANCHER R.E. 1983b. “Francis Gabon’s African Ethnology and its role in the Development of his Ideas”. *British Journal of the History of Science*, 16.

† FISHER R.A. 1912-1964. *Collected Papers* (J.H. BENNETT ed.), 5 vols. Adelaide (Australie), The Un. of Adelaide.

† FISHER R.A. (& STOCK C.S.). 1915. “Cuénot on Preadaptation”. *Eugenics Review* : 46-61.

† FISHER R.A. 1918. “The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance”. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 52 : 399-433.

† FISHER R.A. 1922. “On the Dominance Ratio”, *Proc. roy. Soc. Edinburgh*, 42 : 321-341.

† FISHER R.A. 1927a. “On Some Objections to Mimicry Theory : Statistical and Genetic”. *Transactions of the Entomological Soc. of London*, 75 : 269-278.

† FISHER R.A. 1927b. “The Actuarial Treatment of Official Birth

Records". *Eugenics Review*, 19 : 103-108.

† FISHER R.A. 1928. "The Possible Modification of the Response of the Wild Type to Recurrent Mutations". *American Naturalist*, 2 : 115-126.

† FISHER R.A. 1930. "The Distribution of Gene Ratios for Rare Mutations". *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 13, 112 : 407-416.

† FISHER R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford, Clarendon Press, 2nd ed. : 1958, New York, Dover.

† FISHER R.A. 1934. "Indeterminism and Natural Selection". *Philosophy of Science*, 1 : 99-117.

† FISHER R.A. 1936. "Has Mendel's work been rediscovered ?". *Annals of Science*, 1 : 115-137.

† FISHER R.A. 1937. "The Relation between Variability and Abundance shown by the Measurements of the Eggs of British Nesting Birds". *Proc. Roy. Soc. London*, B, 112 : 1-26.

† FISHER R.A. 1939. "Selective Forces in Wild Populations of *Paratettix texanus*". *Annals of Eugenics*, 9 : 109-122.

† FISHER R.A. 1941. "Average Excess and Average Effect of a Gene Substitution". *Annals of Eugenics*, II : 53-63.

† FISHER R.A. 1953. "Population Genetics". *Proc. Roy. Soc. London*, B, 141 : 510-523.

† FISHER R.A. & FORD E.B. 1947. "The Spread of a Gene in Natural Conditions in a Colony of the Moth *Panaxia dominula* L." *Heredity*, 1 : 143-174.

† FORD E.B. 1931. *Mendelism and Evolution*. London, Methuen.

† FORD E.B. 1937. "Problems of Heredity in the Lepidoptera". *Biological Review*, 12 : 461-503.

† FORD E.B. 1939. "Genetic Research in the Lepidoptera". *Annals of Eugenics*, 10 : 227-252 + pl.

† FORD E.B. 1940. "Polymorphism and Taxonomy". In *The New Systematics*, J. HUXLEY ed., London, Oxford Un. Pr. : 493-513.

- † FORD E.B. 1945. "Polymorphism". *Biological Review*, 20 : 73-88.
- † FORD E.B. 1964. *Ecological Genetics*. London, Methuen. Trad. fr. : 1972. Paris, Gauthiers-Villars.
- † FORD E.B. 1965. *Genetic Polymorphism*. London, Studies Faber and Faber, et Cambridge, MIT Pr.
- FOUCAULT M. 1966. *Les mots et les choses : une archéologie des sciences humaines*. Paris, Gallimard.
- FOUCAULT M. 1969. *L'archéologie du savoir*. Paris, Gallimard.
- FOX KELLER E. 1987. "Reproduction and the Central Project of Evolutionary Theory", *Biology and Philosophy*, 2 : 383-396.
- FROGATT P. & NEVIN N.C. 1971. "The "Law of Ancestral Heredity" and the Mendelian - Ancestrian Controversy in England, 1899-1906". *J. Med. Genetics*, 8 : 1-36.
- GALL H. & PUTSCHAR E., eds. 1955. *Selected Readings in Biology for Natural Sciences*, 3. Chicago, Un. of Chicago Pr.
- † GALTON F. 1865. "Hereditary Talent and Character", *Macmillan's Magazine*, 12 : 157-166, 318-327.
- † GALTON F. 1869. *Hereditary Genius : An Inquiry into its Laws and Consequences*. London, Macmillan.
- 2è éd. : 1892. London, Macmillan.
- † GALTON F. 1871. "Experiments in Pangenesis by Breeding from Rabbits of a pure variety, into whose circulation Blood taken from other Varieties had previously been largely transfused". *Proc. Roy. Soc. London*, 19 : 394-410.
- † GALTON F. 1872. "On Blood-Relationship". *Proc. Roy. Soc. London*, 20 : 394-402.
- † GALTON F. 1874. *English Men of Science : their Nature and Nurture*. London, Macmillan.
- † GALTON F. (& WATSON H.W.) 1874. "On the Probability of Extinction of Families". *J. Anthropol. Inst. of Great Britain and*

Ireland, 4 : 138-144.

† GALTON F. 1875a. "Statistics by Intercomparison, with Remarks on the Law of Error". *Philosophical Magazine*, 4^e série, 49 : 33-46.

† GALTON F. 1875b. "A Theory of Heredity", *Contemporary Review*, 27 : 80-95.

Trad. fr. ss le titre "Théorie de l'hérédité", *Revue Scientifique*, 10 (1876) : 198-205.

† GALTON F. 1876. "A Theory of Heredity". *J. Anthropol. Institute of Great Britain and Ireland*, 5 : 329-348.

† GALTON F. 1877. "Typical Laws of Heredity", *Nature* 15 : 492-495, 512-533.

† GALTON F. 1879a. "The Geometric Mean in Vital and Social Statistics". *Proc. Roy. Soc. London*, 29 : 365-367.

† GALTON F. 1879b. "The Law of the Geometric Mean". *Proc. Roy. Soc. London*, 29 : 367.

† GALTON F. 1883. *Inquiry into Human Faculty and its Development*. London, Macmillan.

† GALTON F. 1884. *Record of Family Faculties*. London, Macmillan.

† GALTON F. 1885a. "Inheritance and Regression". *Trans. Brit. Assoc.*, 55 : pp. 1206-14. Reproduit dans *Nature*, 32 : pp. 507-510.

† GALTON F. 1885b. "Regression towards Mediocrity in Hereditary Stature", *J. Antropol. Institute of Great Britain and Ireland*, 15 : 246-263.

† GALTON F. 1886a. "Family Likeness in Stature", *Proc. Roy. Soc. London*. 40 : 42-73.

† GALTON F. 1886b. "Family Likeness in Eye-Colour", *Proc. Roy. Soc. London*. 50 : 402-416.

† GALTON F. 1888. "Co-relations and their Measurement,

chiefly from Anthropological data”. *Proc. Roy. Soc. London*, 45 : 135-145.

† GALTON F. 1889. *Natural Inheritance*. London, Macmillan.

† GALTON F. 1892. *Finger Prints*. London, Macmillan.

† GALTON F. 1894a. “Discontinuity in Evolution”. *Mind*, n.s. 3 : 362-372.

† GALTON F. 1894b. “The Part of Religion in Human Evolution”. *The National Review*, August : 755-765.

† GALTON F. 1897a. “Rate of Racial Change that accompanies different Degrees of Severity in Selection”. *Nature*, 55 : 605-6.

† GALTON F. 1897b. “Hereditary Color in Horses”. *Nature*, 56 : 598-599.

† GALTON F. 1897c. “The Average Contribution of each Several Ancestor to the total Heritage of the Offspring”. *Proc. Roy. Soc. London*. 61 : 401-413.

† GALTON F. 1898. “A Diagram of Heredity”. *Nature*, 57 (n° 1474) : 293.

† GALTON F. 1901. “The possible Improvement of the Human Breed under the existing Conditions of Law and Sentiment”. *Huxley Lecture of Anthropological Institute*. Reproduit dans *Essays in Eugenics* (1909).

† GALTON F. 1908. *Memories of My Life*. London, Macmillan.

† GALTON F. 1909a. *Essays in Eugenics*. London : Eugenics Education Society.

† GALTON F. 1909b. “Segregation (of the Feeble-Minded)”. In : *The Problem of the Feeble-Minded*. London, King and Son.

† GALTON F. 1910. “The Eugenic College of Kantsaywhere” (livre non publié. Extraits dans : K. PEARSON, *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 3 A, 1930, pp. 411-425.

† GALTON F. 1924. *Life and Letters*. Voir K. Pearson.

GAYON J. 1987a. “Génétique des populations et

évolutionnisme : esquisse d'une histoire générale (1976-1980)". *Cahiers d'histoire de la Philosophie des Sciences*, 22 : 86-110.

GAYON J. 1988a. "L'intelligence naturelle : mode de fabrication et mode d'emploi". *Milieux*, 31 : 60-67.

GAYON J. 1988b. "Le théorème fondamental de la sélection naturelle de R.A. Fisher : une approche historique". In : *Biologie théorique. Solignac 1986* (A. KRETZSCHMAR éd.). Paris, Éditions du C.N.R.S. : 45-72.

GAYON J. 1988c. "L'individualité de l'espèce : une thèse transformiste ?" *Buffon 88. Actes du colloque Paris-Dijon-Montbard* (J.C. BEAUNE, S. BENOIT, J. GAYON, D. WORONOFF, J. ROGER éds). Paris, Vrin (à paraître).

GAYON J. (BURIAN R.M., ZALLEN D.). 1988d. Voir : BURIAN, GAYON, ZALLEN.

GAYON J. 1989a. "Epistémologie du concept de sélection". In : *L'âge de la Science*, vol. 2, *Epistémologie*. Paris, Odile Jacob : 201-227.

GAYON J. 1990. "Critics and Criticisms of the Modern Synthesis : the Viewpoint of a Philosopher". *Evolutionary Biology*, 24 : 1-49.

GAYON J. 1990. "Le formel et l'empirique dans l'histoire de la génétique des populations". In : *Histoire de la génétique : Pratiques, Techniques et Théories* (J.L. FISCHER et W. H. SCHNEIDER éds.). Paris, Éditions Sciences en Situation, 1990 : 173-207.

GAYON J. 1992. "Sélection naturelle et régression dans la théorie évolutionniste darwinienne et post-darwinienne". In : *Les pensées modernes de la décadence* (P.A. TAGUIEFF éd.), Paris, Presses Universitaires de France, coll. « Recherches politiques » (sous presse).

GAYON J. 1992. "Sélection naturelle ou Survie des plus aptes.

Éléments pour une histoire du concept de *fitness* dans la théorie évolutionniste”. In : *Hommage à Jacques Roger*. (C. BLANCKAERT, J.L. FISCHER, R. REY éd.). Paris, Klincksieck (sous presse).

GAYON J. 1992. “Entre eugénisme et théorie mathématique de l'évolution : la construction du concept de *fitness*”. In : *Darwinisme et société* (P. TORT éd.). Paris, Presses Universitaires de France (sous presse).

GAYON J. 1992. “Du concept de forme en philosophie biologique : l'espèce sans la forme”. In : *Les figures de la forme : philosophie biologique et esthétique* (J. GAYON & J.J. WUNENBURGER éd.). Paris, L'Harmattan (sous presse).

GAYON J. 1992. “Le concept de récapitulation à l'épreuve de la théorie darwinienne de l'évolution”. In *Histoire du concept de récapitulation*, Actes du colloque tenu à l'Université de Paris-XII, Janvier 1991 (P. MENGAL éd.). Paris, Masson (sous presse).

GHISELIN M. 1969. *The Triumph of the Darwinian Method*. The Un. of Chicago Press.

GILLISPIE Ch. 1951. *Genesis and Geology : A Study in the Relations of Scientific Thought, Natural Theology, and Social Opinion in Great Britain, 1790-1850*. New York, Harper & Row. (Réimpression : 1959).

GILSON E. 1971. *D'Aristote à Darwin et retour*. Paris, Vrin.

GLICK Th. F. 1970. “Science and the Revolution of 1868 : Notes on the Reception of Darwinism in Spain”, in : *La Revolucion de 1868 : Historia, pensamiento literatura*. (C.E. LIDA & IM-ZAVALA, eds.) New York : Los Americas : 267-272.

GLICK Th. F. (ed.). 1988. *The Comparative Reception of Darwinism*. Chicago, The Un. of Chicago Press, 2^e éd.

† GOLDSCHMIDT R. 1940. *The Material Basis of Evolution*. New Haven, Yale Un. Pr. (réédition : 1982).

† GOULD S.J. 1977a. *Ontogeny and Phytogeny*. Cambridge, Harvard Un. Pr.

† GOULD S.J. 1980. "Is a New and General Theory of Evolution Emerging ?" *Paleobiology*, 6 : 119-130.

GOULD S.J. 1982b. Introduction à : Th. DOBZHANSKY, *Genetics and the Origin of Species* (1937). New York, Columbia Un. Pr. : I - XII, reprint ed.

† GOULD S J. & LEWONTIN R.C. 1979. "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm : a Critique of the Adaptationist Programme", *Proc. Roy. Soc. London, Series B.*, 205 : 581-5.

† GOUX J. M. 1979. "Les modèles en génétique des populations". In : *Elaboration et justification des modèles* (P. DELATTRE & M. THELLIER eds.), vol. 2, Paris, Maloine, pp. 565-569.

GREENE J.C. 1971. "The Kuhnian Paradigm and the Darwinian Revolution in Natural History" in : *Perspectives in the History of Science and Technology*. (D.H.D. ROLLER, ed.) Norman, Un. of Oklahoma Pr.

GRENE M., ed. 1983. *Dimensions of Darwinism : Themes and Counterthemes in Twentieth-Century Evolutionary Theory*, Cambridge, Cambridge Un. Pr.

GRUBER H.E. 1974. *Darwin on Man : A Psychological Study of Scientific Creativity*. Chicago : The Un. of Chicago Press.

† HAECKEL E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen : Allgemeine Grundzüge der Organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die Charles Darwin réformiste Descendenz-Theorie*, 2 vols, Berlin, Georg Reimer.

† HAGEDOORN A.L. & A.C. 1921. *The Relative Value of the Processes Causing Evolution*. La Hague : Martinus Nijhoff.

† HALDANE J.B.S. 1924a. "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part I". *Transactions of the Cambridge*

Phil. Soc., 23 : 19-41.

† HALDANE J.B.S. 1924b. "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part II. The Influence of Partial Self-Fertilisation, Inbreeding, Assortative Mating, and Selective Fertilisation on the Composition of Mendelian Populations, and on Natural Selection". *Proc. : Cambridge Phil. Soc., Biol. Sci.* : 158-163.

† HALDANE J.B.S. 1926. "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part III". *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 23 : 363-372.

† HALDANE J.B.S. 1927a. "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part IV". *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 23 : 607-615.

† HALDANE J.B.S. 1927b. "A Mathematical Theory of Artificial and Natural Selection. Part V. Selection and Mutation". *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 23 : 833-844.

† HALDANE J.B.S. 1929a. "Natural Selection". *Nature*, 124 : 444.

† HALDANE J.B.S. 1929b. "The Species Problem in the Light of Genetics". *Nature*, 124 : 514-516.

† HALDANE J.B.S. 1930a. "A Note on Fisher's Theory of the Origin of Dominance, and on a Correlation Between Dominance and Linkage". *American Naturalist*, 64 : 37-90.

† HALDANE J.B.S. 1930b. "A Mathematical Theory of Artificial and Natural Selection. Part VI. Isolation". *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 26 : 220-230.

† HALDANE J.B.S. 1930c. "Natural Selection Intensity as a Function of Mortality Rate". *Nature*, 125 : 583.

† HALDANE J.B.S. 1930d. "A Mathematical Theory of Artificial and Natural Selection. Part VII. Selection Intensity as a Function of Mortality Rate". *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 27 : 131-136.

- † HALDANE J.B.S. (& WADDINGTON C.H.) 1931a. "Inbreeding and Linkage". *Genetics*, 16 : 357-374.
- † HALDANE J.B.S. 1931b. "A Mathematical Theory of Artificial and Natural Selection. Part VIII. Metastable Populations". *Proc. Cambridge Phil. Soc.* : 137-142.
- † HALDANE J.B.S. 1932a. *The Causes of Evolution*. London, Longmans (Réimpression : 1966 : Ithaca, New York, Cornell Paperbacks).
- † HALDANE J.B.S. 1932b. "A Method for Investigating Recessive Characters in Man". *J. Genetics*, 25 : 251-255.
- † HALDANE J.B.S. 1932c. "A Mathematical Theory of Artificial and Natural Selection. Part X. Rapid Selection". *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 28 : 244-248.
- † HALDANE J.B.S. 1932d. "A Method for Investigating Recessive Characters in Man". *J. Genetics*, 25 : 251-255.
- † HALDANE J.B.S. 1933. "The Part Played by Recurrent Mutation in Evolution". *American Naturalist*, 67 : 5-19.
- † HALDANE J.B.S. 1934. "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. PartX. Some Theorems on Artificial Selection". *Genetics*, 19 : 412-429.
- † HALDANE J.B.S. 1937. "The Effect of Variation on Fitness". *American Naturalist*, 71 : 338-349.
- † HALDANE J.B.S. 1938. "L'analyse génétique des populations naturelles". In : *Réunion Internationale de Physique-Chimie-Biologie* (Congrès du Palais de la Découverte, Paris, 1937). Paris, Hermann : 105-112. (exposé suivi d'une discussion par Ph. L'HÉRITIER et G. TEISSIER).
- † HALDANE J.B.S. 1939. "The Equilibrium Between Mutation and Random Extinction". *Ann. Eugenics*, 9 : 400-405.
- † HALDANE J.B.S. 1939. "The Spread of Hamful Autosomal Recessive Genes in Human Populations". *Ann. Eugenics*, 9 :

1939.

† HALDANE J.B.S. 1940. "The Conflict Between Selection and Mutation of Harmful Recessive Genes". *Ann. Eugenics*, 10 : 417-421.

† HALDANE J.B.S. 1942a. "The Selective Elimination of Silva Foxes in Eastern Canada". *J. Genetics*, 44 : 296-304.

† HALDANE J.B.S. 1942b. "Parental and Fraternal Correlations for Fitness". *Ann. Eugenics*, 14 : 287-292.

† HALDANE J.B.S. 1942. Selection Against Heterozygosis in Man". *Ann. Eugenics*, II : 333-340.

† HALDANE J.B.S. 1951. "La méthode dans la génétique". *C.R. 10è Congrès International de Philosophie des Sciences* (Paris, 1949), vol. VI, "Biologie". Paris, Hermann : 41-45.

† HALDANE J.B.S. 1954. "The Measurement of Natural Selection". *Caryologia*, Suppt 6. : 480-487.

† HALDANE J.B.S. 1955. "Natural Selection". *Trans. Bose Research Institute of Calcutta*, 20 : 17-20.

† HALDANE J.B.S. 1956. "The Estimation of Viabilities". *J. Genetics*, 54 : 294-296.

† HALDANE J.B.S. 1957a. "The Cost of Natural Selection". *J. Genetics*, 55 : 511-524.

† HALDANE J.B.S. 1957b. "The Elementary Theory of Population Growth". *J. Madras Un., B*, 27 : 237-245.

† HALDANE J.B.S. 1957c. "Karl Pearson 1857-1957". *Biometry*, 44 : 303-313.

† HALDANE J.B.S. 1958a. "The Present Position of Darwinism". *J. Sc. Indian Research*, 17 : 97-103.

† HALDANE J.B.S. 1958b. "A Defense of Beanbag Genetics". *Perspectives in Biology and Medicine*, 7 : 343-359.

† HALDANE J.B.S. 1958c. "The Theory of Evolution, Before and After Bateson". *J. Genetics*, 56 : 11-27.

- † HALDANE J.B.S. 1959a. "More Precise Expressions for the Cost of Natural Selection". *J. Genetics*, 47 : 351-360.
- † HALDANE J.B.S. 1959b. "The Theory of Natural Selection To-Day". *Nature*, 183 : 710-713.
- † HALDANE J.B.S. 1965. "Darwinism under Revision", *Rationalist Ann.* : 19-29.
- † HARDY G.H. 1908. "Mendelian Proportions in a Mixed Population". *Science*, 28 : 49-50.
- HARDY G.H. 1985. *L'apologie d'un mathématicien*. Paris, Belin. (Edition anglaise originale : Cambridge Un. Pr., 1940).
- † HARRIS H. 1966. "Enzyme Polymorphism in Man". *Proc. Roy. Soc. London*, B, 164 : 298-310.
- HARRISON E. 1987. "Whigs, prigs and historians of science". *Nature*, vol. 329 : 213-214.
- † HARRISON J.W.H. & GARRETT F.C. 1926. "The Induction of Melanism in Lepidoptera and its subsequent Inheritance". *Proc. Roy. Soc. London*, B, 99 : 241-263.
- HEIMANS J. 1971. "Mendel's Ideas on the Nature of Hereditary Characters. The Explanation of Fragmentary Records of Mendel's Hybridizing Experiments". *Folia Mendeliana*, 6 : 91-98.
- HODGE M.J.S. 1983. "Darwin and the Laws of the Animate Part of the Terrestrial System (1835-1937) : On the Lyellian Origins of His Zoonomical Explanatory Programm". *Studies in History of Biology*, 6 : 1 : 106.
- HODGE M.J.S. 1986a. "Darwin as a Life Generation Theorist". In : *The Darwinian Heritage* (D. KOHN ed.). Princeton, Princeton Un. Pr.
- HODGE M.J.S. 1987. "Natural Selection as a Causal, Empirical, and Probabilistic Theory". In *The Probabilistic Revolution*, Vol. 2. (L. KRÜGER, G. GIGERENZER, M.S. MORGAN, eds.), pp. 233-

270. Cambridge, M.I.T. Press.

HODGE M.J.S. 1989. "Darwin's Theory and Darwin's Argument". In *What the Philosophy of Biology is* (M. RUSE ed.), Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp. 163-182.

HODGE M.J.S. & KOHN D. 1986. "The Immediate Origins of Natural Selection". Princeton, Princeton Un. Pr.

HODGE M.J.S. 1990. "Biology and Philosophy (including Ideology) : A study of Fisher and Wright" (à paraître dans S. SARKAR ed., *A Collection of Essays on the Classic Period of Genetics*).

HULL D. 1973. *Darwin and His Critics*. Cambridge, Harvard Un. Pr.

HULL D. 1974. *The Philosophy of Biological Science*, Englewood Cliffs, Prentice Hall.

HULL D. 1976. "Are Species really Individuals ?" *Syst. Zool.*, 25 : 174-191.

HULL D. 1978. "A Matter of Individuality", *Phil. Sci.*, 45 : 335-360.

HULL D. 1980. "Individuality and Selection", *Ann. rev. of Ecology and Systematics.*, 11 : 311-332.

HULL D. 1981. "The Units of Evolution", in *Studies in the Concept of Evolution* (UJ. JENSEN and R. HARRE, eds.), pp. 23-44, London, Harvester Pr.

† HUXLEY J., ed. 1940. *The New Systematics*, Oxford, Oxford Un. Pr.

† HUXLEY J. 1942. *Evolution, the Modern Synthesis*. London, Allen & Unwin.

2è éd. : 1963. London, Allen & Unwin.

3è éd. : 1974. London, Allen & Unwin.

† HUXLEY J. 1945. "La Revanche du darwinisme". *Conférences du Palais de la Découverte*, Paris, 2 Octobre 1945 : 5-19.

- † HUXLEY J. 1950. *La génétique soviétique et la science mondiale*. Paris, Stock.
- † HUXLEY L. 1900. *Life and Letters of Thomas Henry Huxley*, 2 vols, New York, Appleton.
- JACQUARD A. 1970. *Structures génétiques des populations*. Paris, Masson.
- JACQUARD A. 1974. *Structures génétiques des populations humaines*. Paris, Masson.
- JACQUARD A. 1977. *Concepts en génétique des populations*. Paris, Masson.
- † JENKIN F. 1867. "The Origin of Species". *The North British Review*, 44 : 277-318.
- † JEPSEN G.L., MAYR E., SIMPSON G.G., eds. 1949. *Genetics, Paleontology and Evolution*, New York, Columbia University Press.
- JINDRA J. 1971. "A Possible Derivation of the Mendelian Series". *Folia Mendeliana*, 6.
- † JOHANNSEN W.L. 1903. *Ueber Erbllichkeit in Populationen und in Reinen Linien. Ein Beitrag zur Beleuchtung schwebender Selektionsfragen*. Jena, Gustav Fischer. Trad. Angl. (partielle) ss. le titre : "Concerning Heredity in Populations and in Pure Lines", in : *Selected Readings in Biology for Natural Sciences*. (GALL H. & PUTSCHAR eds.), Vol. 3, Chicago, Un. of Chicago Pr. : 172-215.
- † JOHANNSEN W.L. 1906. "Does Hybridation Increase Fluctuating Variability ?" *Report of the Third International Congress of Genetics*, London, Spottiswoode (1907) : 98-112.
- † JOHANNSEN W.L. 1909. *Elemente der Exakten Erblichkeitslehre*. Gustav Fischer, Jena.
- JORAVSKY D. 1961. *Soviet Marxism and Natural Science, 1917-1932*. London, Routledge & Keagan Paul.

† KELLOGG V.L. 1908. *Darwinism Today : A Discussion of Present-Day Scientific Selection Theories, together with a Brief Account of the Principal Other Proposed Auxiliary and Alternative Theories of Species-Formation*. London : George Bell.

KELVIN (Lord). Voir THOMSON W.

† KETTLEWELL H.B.D. 1955. "Selection Experiments on Industrial Melanism in the Lepidoptera". *Heredity*, 9 : 323-342.

† KETTLEWELL H.B.D 1956a. "Further Selection Experiments on Industrial Melanism in the Lepidoptera". *Heredity*, 10 : 287-301.

† KETTLEWELL H.B.S. 1956b. "A résumé of Investigations on the Evolution of Melanism in the Lepidoptera". *Proc. Roy. Soc. London*, B, 145 : 297-303.

† KETTLEWELL H.B.S. 1961. "The Phenomenon of Industrial Melanism in the Lepidoptera". *Ann. Rev. Entomology*, 6 : 245-262.

KIMLER W.C. 1983. "Mimicry : Views of Naturalists and Ecologists Before the Modern Synthesis", in : *Dimensions of Darwinism* (M. GRENE, ed.), Cambridge, Massachussets, et Paris, Cambridge University Press et Editions de la Maison des Sciences de l'homme : 97-127.

KIMMELMAN B. A. "Agronomie et théorie de Mendel. La dynamique institutionnelle et la génétique aux États-Unis, 1900-1925". In : *Histoire de la génétique : Pratiques, Techniques et Théories* (J.L. Fischer et W. H. Schneider éds.). Paris, Éditions Sciences en Situation, 1990 : 17-42.

† KIMURA M. 1958. "On the Change of Population Fitness by Natural Selection". *Heredity*, 12 : 145-167.

† KIMURA M. 1960. "Optimum Rate and Degree of Dominance as Determined by the Principle of Minimum Genetic Load". *J.*

Genetics, 57 : 21-34.

† KIMURA M. 1962. "On the Probability of Fixation of Mutant Genes in a Population". *Genetics*, 47 : 713-719.

† KIMURA M. 1964. "Diffusion Models in Population Genetics", *J. Appl. Probab.*, 1 : 177-232.

† KIMURA M. (& CROW J. F.) 1964. "The Number of Alleles that can be maintained in a Finite Population". *Genetics*, 49 : 725-738.

† KIMURA M. 1968. "Evolutionary Rate at the Molecular Level". *Nature*, 217 : 624-626.

† KIMURA M. (& OHTA T.) 1974. "On Some Principles Governing Molecular Evolution". *Proc. Nat. Ac. Sc.*, 71 : 2848-2852.

† KIMURA M. 1983a. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge, Cambridge Un. Pr.

† KIMURA M. 1983b. "The Neutral Theory Molecular Evolution". In : *Evolution of Gene and Proteins* (M. NEI & R.K. KÆHN eds.), Sunderland, Sinauer : 208-233.

† KING J.L. & JUKES T.H. 1969. "Non-Darwinian Evolution : Random Fixation of Selectively Neutral Mutations". *Science*, 164 : 788-798.

KINGSLAND Sh. 1985. *Modeling Nature : Episodes in the History of Population Ecology*. Chicago, The Un. of Chicago Pr.

KOHN D. ed. 1985. *The Darwinian Heritage*. Princeton, Princeton Un. Pr.

† KOJIMA K. 1971. "Is there a Constant Fitness for a Given Genotype ? No 8" *Evolution*, 25 : 281-285.

† KOJIMA M. & KELLEHER T. 1981. "Changes of Mean Fitness in Random Mating Populations when Epistasis and Linkage are Present". *Genetics*, 46 : 527-540.

KUHN T. 1962. *The Structure of Scientific Revolutions*. Chicago,

The Un. of Chicago Pr. (2è éd. : 1970). Trad. fr. par L. MEYER, Paris, Flammarion (1972 et 1983).

KUHN T. 1970. "Reflections on my Critics", in : *Criticisms and the Growth of Knowledge* (I. LAKATOS & A. MUSGRAVE, ed.) Cambridge, Cambridge Un. Pr. (1970) : 231-278.

KUHN T. 1974. "Second Thoughts on Paradigms", in : *The Structure of Scientific Theories* (F. SUPPE, ed.), Urbana, Un. of Illinois Pr.

LAKATOS I. 1970. "Falsification and the Methodology of Scientific Research Programmes". In : *Criticism and the Growth of Knowledge*, I. LAKATOS & A. MUSGRAVE eds, Cambridge, Cambridge Un. Pr. : 91-196.

LAKATOS I. 1971. "History of Science and its Rational Reconstructions", in : *Boston Studies in the Philosophy of Science*, 8 : 91-135.

† LAMARCK J.B. 1909. *Philosophie zoologique*. Paris, Dentu.

† LAMOTTE M. 1948. *Introduction à la Biologie quantitative. Présentation et interprétation statistiques des données numériques*. Paris, Masson.

† LAMOTTE M. 1951. "Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepœa nemoralis* L." *Bull. Biol. de France et de Belgique*, suppl. 35 : 1-239.

† LAMOTTE M. 1959. "Polymorphism of Natural Populations of *Cepœa nemoralis*". Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, 24 : 65-86.

† LAMOTTE M. 1966. "Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations de *Cepœa nemoralis*". *Lavori delle Società Malacologica Italiana*, 3 : 33-73.

† LAMOTTE M. 1988. "Phénomènes fortuits et évolution", in : *L'évolution dans sa réalité et ses diverses modalités* (M. MAROIS, ed.), pp. 241-268. Paris, Masson.

- † LAMOTTE M. & COURSOL J. 1974. "Mutations, sélection diversifiante et fluctuations fortuites comme maintien du polymorphisme". *Mémoires de la Société Zoologique de France*, 37 : 443-471.
- † LANG A. 1906. *Ueber die Mendelschen Gesetze, Arten und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsern Hein- und Gartenschnecken*. Luzern, Keller.
- LAUDAN L. 1987. *La Dynamique de la science*. Liège, Pierre Mardago (éd. angl. originale : 1977).
- † LANGANEY A. 1969. "Panmixie, Pangamie et systèmes de croisement". *Population*, 24 : 301-308.
- LAURENT G. 1987. *Paléontologie et évolution en France, 1800-1860 : De Cuvier-Lamarck à Darwin*. Paris, éditions du Comité des Travaux historiques et scientifiques.
- † LE DANTEC F. 1898. "Mimétisme et imitation". *Revue Philosophique*, 23 : 356-398.
- † LE DANTEC F. 1899. *Lamarckiens et darwiniens*. Paris, Alcan.
- † LE DANTEC F. 1904. *Les influences ancestrales*. Paris, Flammarion.
- † LE DANTEC F. 1909. *La crise du transformisme*. Paris, Alcan.
- LE GUYADER H. 1988. *Théories et histoire en Biologie*. Paris. Vrin.
- LENAY Ch. 1989. *Enquête sur le hasard dans les grandes théories biologiques de la deuxième moitié du dix-neuvième siècle*. Thèse soutenue à Paris I (non publiée).
- LENAY Ch. (éd.). 1990. *La découverte des lois de l'hérédité : Une Anthologie (1862-1900)*. Paris, Presses Pocket.
- LENOIR T. 1981. "The Göttingen School and the Development of Transcendental Naturphilosophie in the Romantic Era". *Studies in the History of Biology*, 5 : 111-205.
- † LERNER I.M. 1954. *Genetic Homeostasis*. London, Oliver &

Boyd.

† LEVENE H. 1953. "Genetic Equilibrium when more than one Ecological Niche is Available". *American Naturalist*, 87 : 131-133.

† LEWONTIN R.C. & HUBBY J.L. 1966. "A Molecular Approach to the Study of Genic Heterozygosity in Natural Populations. II. Amount of Variation and Degree of Heterozygosity in Natural Populations of *Drosophila pseudoobscura*". *Genetics*, 54 : 595-609.

† LEWONTIN R.C. 1970. "The Units of Selection", *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1 : 1-18.

† LEWONTIN R.C. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. New York, Columbia Un. Pr.

† L'HÉRITIER Ph. (& TEISSIER G.). Voir : TEISSIER G. (& L'HERITIER Ph.).

† L'HÉRITIER Ph. 1934. *Génétique et évolution : Analyse de quelques études mathématiques sur la sélection naturelle*. Paris, Hermann (Actualités Scientifiques et Industrielles).

† L'HÉRITIER Ph. 1954. *Traité de génétique*, t. 2. *La Génétique des populations*. Paris, Presses Universitaires de France.

† L'HÉRITIER Ph. 1981. "Souvenirs d'un généticien". *Revue de Synthèse*, 102 : 331-350.

† LI C.C. 1955. *Population Genetics*. Chicago : The Un. of Chicago Pr.

LIMOGES C. 1970. *La sélection naturelle : Etude sur la première consitution d'un concept (1837-1859)*. Paris, Presses Universitaires de France.

† LINNAEUS C. (Linné) 1735. *Systema naturae, sive Régna tria naturae systematice proposita per classes, Ordines, Genera et species*. Leyde (Lugdunum Batavorum), Th. Hark. (Cette première édition est une esquisse d'à peine plus de dix pages).

LINNAEUS C. (Linné) 1736. *Fundamenta Botanica, in quibus theoria Botanices aphoristicae traditur.*

† LOTKA A.J. 1913, “A Natural Population Norm”. *J. Washington Acad. Sci.*, 3.

† LOTKA A.J. 1914. “An Objective Standard of Value derived from the Principle of Evolution”. *J. Washington Acad. Sci.*, 4 : 409-418 et 447-457.

† LOTKA A.J. 1918. “The Relation Between Birth Rate and Death Rate in a Normal Population,...”. *Quarterly Publications of the American statistical Association*, 16.

† LOTKA A.J. 1925. “On the True Rate of Natural Increase of a Population” (en coll, avec I. Dublin). *J. Am. Statistical Association*, 20.

† LOTKA A.J. 1956. *Elements of Mathematical Biology*, New York, Dover (Original edition : 1924).

† LOTSY J.P. 1916. *Evolution by Means of Hybridization*. The Hague, Martinus Nijhof.

LURIE E. 1960. *Louis Agassiz : A Life in Science*. Chicago, The Un. of Chicago Press.

† LYELL C. 1830-1833. *Principles of Geology, being an Attempt to Explain the Former Changes of the Earth's Surface, by Reference to Causes Now in Operation*. 3 vols. London, Murray. (Facsimilé : Codicote, Wheldon and Wesley, 1970).

† MacDOWELL E.C. 1916. “Piebald Rats and Multiple Factors”. *American Naturalist*, 50 : 719-742.

† MacKENZIE D.A. 1981. *Statistics in Britain 1865-1930. The Social Construction of Scientific Knowledge*. Edinburgh, Edinburgh Un. Pr.

MAHALANOBIS P.C. 1938. “Professor Ronald Aylmer Fisher”. *Sankhya*, 4 : 265-272. Repris dans : *Biometrics* 20 (1964) : 238-250.

† MALÉCOT G. 1945. "La diffusion des gènes dans une population mendélienne". *C.R. Ac. Sc.*, 221 : 340 ; 222 : 841.

† MALÉCOT G. 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Paris, Masson.

† MALTHUS T.R. 1798. *An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society*. London, J. Johnson. Trad. fr. par E. VILQUIN, sous le titre : *Essai sur le principe de population en tant qu'il influe sur le progrès futur de la société*. Paris, Institut National d'études démographiques, 1980.

MARCHANT J. ed., 1916. *Alfred Russel Wallace Letters and Reminiscences*, 2 vols., London, Cassell.

MATHER F. & YATES K. 1963. "Ronald Aylmer Fisher 1890-1962". *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society of London*, 9 : 91-120. Repris dans : J.H. BENNET ed., *Collected Papers of R A. Fisher*, The Un. of Adelaïde Press, 1971 : 23-52.

† MATHER K. & JINKS J.L. 1977. *Introduction to Biometrical Genetics*. Ithaca, Cornell Un. Pr.

† MAYR E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York, Columbia Un. Press. (Reprinted : 1982).

† MAYR E. 1947. "Ecological Factors of Spéciation". *Evolution*, 1 : 263-288.

† MAYR E. 1954. "Change of Genetic Environment and Evolution". In : *Evolution as a Process* (J. HUXLEY ed.), London, Allen & Unwin : 157-180.

† MAYR E. 1959. "Where Are We ?". *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 24 : 409-440.

MAYR. E. 1961. "Cause and Effect in Biology". *Science*, 134. 1501-1506.

MAYR E. 1971. "The Nature of the Darwinian Revolution". *Science*, 176 : 981-989. Reproduit dans E. MAYR, *Evolution and*

the Diversity of Life : Selected Essays, Cambridge, Harvard Un. Pr., 1976 : 277-296.

MAYR E. 1972. "Lamarck Revisited". *J. Hist. Biol.*, 5 : 55-94. Reproduit (avec modification) dans E. MAYR, *Evolution and the Diversity of Life : Selected Essays*, Cambridge, Harvard Un. Pr., 1976 : 222-250.

MAYR E. 1976. *Evolution and the Diversity of Life : Selected Essays*. Cambridge, Harvard Un. Pr.

MAYR E. 1980. "Prologue : Some Thoughts on the History of the Evolutionary Synthesis", in : *The Evolutionary Synthesis : Perspectives on the Unification of Biology* (MAYR E. and PROVINE W.B. eds), Cambridge, Harvard Un. Pr.

MAYR E. 1982. *The Growth of Biological Thought : Diversity, Evolution and Inheritance*. Cambridge, Harvard Un. Pr.

MAYR E. 1985. "How Biology Differs from the Physical Sciences ?", in *Evolution at a Crossroads* (D.J. DEPEW and B.H. WEBER, eds.). Cambridge, Massachussets, MIT Pr.

MAYR E. 1988. *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge, Harvard Un. Pr.

MEDAWAR P.B. 1960. *The Future of Man*. New York, Basic Books.

† MELDOLA R. 1888. "Lamarckism versus Darwinism". *Nature*, 38 : 388-389.

MELDOLA R. 1896. "The President's Address". *Proc. Entomological Soc. London* : lxii-xcii.

† MENDEL G. 1865. "Versuche über Pflanzen-Hybriden". *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*, 4 : 3-47. Trad. fr. 1907 : "Recherches sur des hybrides végétaux", *Bulletin Scientifique*, 41 : 371-419. (republié dans *La découverte des lois de l'hérédité : Une Anthologie (1862-1900)*. Paris, Presses Pocket, pp. 54-102) Trad. angl. 1966 : "Experiments on Plants

Hybrids”, in *The Origin of Genetics : A Mendel Source Book* (C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds.), San Francisco, California, Freeman & Co : 1-48.

† MENDEL G. 1869. “Über einige künstlicher Befruchtung gewonnenen Hieracium Bastarde”. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*, 8 : 26-31.

Trad. angl. 1966 : “On Hieracium-Hybrids Obtained By Artificial Fertilization”. In : *The Origin of Genetics : A Mendel Source Book*. (C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds), San Francisco, California, Freeman & Co : 49-55.

† MENDEL G. 1866-1873. “Gregor Mendel’s Letters to Carl Nägeli”, in : *The Origin of Genetics : A Mendel Source Book* (C. STERN & E.R. SHERWOOD, eds), San Francisco, Freeman & Co, 1966 : 56-102.

(Trad. angl. de 10 lettres de Mendel à Nägeli, publiées par C. CORRENS en 1905).

MILKMAN R. ed. 1982. *Perspectives on Evolution*. Sunderland, Sinauer.

MONTGOMERY W.M. 1975. *Evolution and Darwinism in German Biology, 1800-1883* Ph. D. Dissertation, Un. of Texas-Austin.

MOORE J.R. 1979. *The Post-Darwinian Controversies : A Study of the Protestant Struggle to come to Terms with Darwin in Great Britain and America, 1870-1900*. Cambridge, Cambridge Un. Pr.

† MOOREHEAD P. & KAPLAN M. 1967. *Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution*. Philadelphia, the Wistar Institute.

† MORAN P.A.P. 1964. “On the Non-Existence of Adaptive Topographies”. *Annals of Human Genetics*, 27 : 383-393.

MORENO R. 1984. *La Polemica del darwinismo en México, Siglo XIX*. México, Publicaciones de la Universidad Nacional

Autonoma de México.

† MORGAN T.H. 1907. *Experimental Zoology*. New York, Macmillan.

† MORGAN T.H. 1909. "For Darwin". *Popular Science Monthly*, 74 : 367-380.

† MORGAN T.H. 1916. *A Critique of the Theory of Evolution*. Princeton, Princeton Un. Pr.

† MORGAN T.H., STURTEVANT A.H., MULLER H.J., BRIDGES C.B. 1915. *The Mechanism of Mendelian Heredity*. New York, Henry Holt.

Trad. fr. 1923. *Le mécanisme de l'hérédité mendélienne*. Bruxelles : Lamertin.

† MÜLLER F. 1879. "Ituna and Thyridia ; a remarkable Case of Mimicry in Butterflies". Trans. *Entomological Soc. London*, année 1879 : xx-xxix (Traduit de l'original allemand, publié dans *Kosmos*, Mai 1879, pp. 100 sqq, par R. Meldola).

† MULLER H.J. 1922. "Variation due to change in the Individual Gene". *American Naturalist*, 56 : 32-50.

† MULLER H.J. 1950. "Our Load of Mutations". *American Journal of Human Genetics*, 2 : 111-176.

† MURRAY A. 1860. "On the Disguises of Nature : Being an Inquiry into the Laws which Regulate External Form and Colour in Plants and Animals". *Edinburgh New Philosophical Journal* 68 : 66-90.

† NEI M. 1964. "Effects of Linkage and Epistasis on the Equilibrium Frequencies of Lethal Genes. H. Numerical Solutions". *Japanese Journal of Genetics*, 39 : 7-25.

† NEI M. 1975. *Molecular Population Genetics and Evolution*. Amsterdam, North-Holland Company Published Company.

† NEI M. & KÖHN R.K. 1983. *Evolution of Genes and Proteins*. Sunderland, Sinauer.

- † NILSSON-EHLE H. 1909-1911. "Kreuzungsuntersuchungen an Häfer und Weizen". *Lunds Universitets Årsskrift*, 5 & 7.
- NORDENSKIÖLD E. 1928. *The History of Biology : a Survey*. Trad, du suédois par L.B. EYRE, New York, Tudor Publishing Co (titre original : *Biologins Historia*, Stockholm, Björek & Börjesson, 3 vols, 1920-24).
- NORTON B.J. 1971. *Theory of Evolution of the Biometric School*. Master of Philosophy Thesis, Un. of London, 227 p.
- NORTON B.J. 1973. "The Biometric Defense of Darwinism", *Journal of the History of Biology*, 6 : 283-316.
- NORTON B.J. 1975. "Metaphysics and Population Genetics : Karl Pearson and the Background to Fisher's Multi-Factorial Theory of Inheritance". *Annals of Science*, 32 : 537-553.
- NORTON B.J. 1978a. *Karl Pearson and the Galtonian Tradition : Studies in the Rise of Quantitative Social Biology*. Ph. D. Thesis, London Un.
- NORTON B.J. 1978b. "Fisher and the Neo-Darwinian Synthesis". In : *Human Implications of Scientific Advance, Proc. XVth International Congress of History of Science* (E.G. FORBES, ed). Edinburgh, Edinburgh Un. Pr. : 481-494.
- NORTON B.J. 1981. "La situation intellectuelle au moment des débats de Fisher en génétique des populations". *Revue de Synthèse*, 102 : 231-250.
- NORTON B.J. 1983. "Fisher's Entrance in Evolutionary Science : the Role of Eugenics". In : *Dimensions of Darwinism* (M. GRENE ed.). Cambridge et Paris, Cambridge Un. Pr. et Maison des Sciences de l'Homme.
- NORTON B.J. & PEARSON E.S. 1976. "A Note on the Background to, and Refereeing of R.A. Fisher's 1918 Paper 'On the Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance'". *Notes and Records of the Roy. Soc. of London*, 31 :

151-162.

NOWINSKI Cz. 1967. "Biologie, théories du développement et dialectique", in : *Logique et connaissance scientifique* (J. PIAGET, ed.), pp. 862-892. Paris, Gallimard.

OGILVIE B.W. 1991. "An Unnatural History : Darwin's use of domesticated animals in early species theorizing, 1836-1938". Communication IVth I.H.P.S.S.B. Conference, University of Chicago, 12 July 1991 (non publié).

OLBY R.C. 1963. "Charles Darwin's Manuscript of Pangenesis", *British J. for the Hist. sci.*, 1 : 251-263.

OLBY R.C. 1979. "Mendel no Mendelian ?" *Hist. Sci.*, 17 : 53-72.

OLBY R.C. 1985. *Origins of Mendelism*. 2è éd. Chicago & London, The Un. of Chicago Press. (1ère éd. : 1966).

OLBY R.C. 1988. "The Dimensions of Scientific Controversy : The Biometric-Mendelian Debate". *British Journal of the History of Science*, 22 : 299-320.

† OLSON E.C. 1960. "Morphology, Paleontology and Evolution", in : *Evolution after Darwin* (S. TAX, ed.), vol. 1, *the Evolution of Life*, pp. 523-545. Chicago, The Un. of Chicago Press.

OSPOVAT D. 1978. "Perfect Adaptation and Teleological Explanation : approaches to the Problem of the History of Life in the Mid-nineteenth Century". *Studies in History of Biology*, 2 : 33-56.

OSPOVAT D. 1981. *The Development of Darwin's Theory*. Cambridge, Cambridge Un. Pr.

† OWEN R. 1849. *On the Nature of Limbs*. London, J. Van Voorst.

† PASTEUR G. 1972. "Génétique biochimique et populations ou : pourquoi sommes-nous multi-polymorphes ?". In : *Le Polymorphisme dans le règne animal* (hommage à G. TEISSIER ; M. LAMOTTE éd.), Mémoires de la Société Zoologique de France, n° 37 : 473-5331.

† PEARL R. 1917. "The Selection Problem". *American Naturalist*, 51 : 65-91.

PEARSON E. S. 1936. "Karl Pearson : An Appreciation of some Aspects of his Life and Work". *Biometrika*, 28 : 193-257.

PEARSON E.S. 1974. "Memories of the Impact of Fisher's Work in the 1920s". *International Statistical Review*, 42 : 5-8.

† PEARSON K. 1892. *The Grammar of Science*. London, Scott.
2è éd. : 1900. London, Black.

† PEARSON K. 1893. "Contributions to the Mathematical Theory of Evolution (Abstract)". *Proc. Roy. Soc. London*, 59 : 329-333.

† PEARSON K. 1894. "Contributions to the Mathematical Theory of Evolution". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A, 185 : 71-110.

† PEARSON K. 1895a. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. II. Skew Variation in Homogeneous Material (Abstract)". *Proc. Roy. Soc. London*, 57 (1895) : 257-360.

† PEARSON K. 1895b. "Contributions to the Mathematical Theory of Evolution. II. Skew Variation in Homogenous Material". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A, 186 : 343-414.

† PEARSON K. 1895c. "Note on Regression and Inheritance in the Case of Two Parents". *Proc. Roy. Soc. London*, 58 (1895) : 240-242.

† PEARSON K. 1895d. "Contributions to the Mathematical Theory of Evolution. III. Regression, Heredity and Panmixia. (Abstract)". *Proc. Roy. Soc. London*, 59 : 69-71.

† PEARSON K. 1896a. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. III. Regression, Heredity and Panmixia". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A, 187 : 253-318.

† PEARSON K. 1896b. "Contributions to the Mathematical Theory of Evolution. Note on Reproductive Selection". *Proc. Roy. Soc. London*†59 : 301-305.

† PEARSON K. 1897a. *The Chances of Death and other Studies in*

Evolution. London, Arnold.

† PEARSON K. 1897b. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On a Form of Spurious Correlation which may arise when Indices are used in the Measurement of Organs". *Proc. Roy. Soc. London*, 60 : 489-498.

† PEARSON K. (& LEE A. [Miss]). 1897c. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Relative Variation and Correlation in Civilised and Uncivilised Races". *Proc. Roy. Soc. London*, 61 : 343-357.

† PEARSON K. 1898a. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity". *Proc. Roy. Soc. London*, 62 : 386-412.

† PEARSON K. 1898b. "Contributions to the Theory of Evolution. IV. On the Influence of Random Selection on Variation and Correlation". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A, 191 : 234 sqq.

† PEARSON K. 1898c. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. V. On the Reconstruction of Prehistoric Races". *Proc. Roy. Soc. London*, 63 : 417-420. (Abstract).

† PEARSON K. (& LEE A. (Miss), BRAMLEY-MOORE L.) 1898d. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. VI. Reproductive or Genetic Selection (Abstract)". *Proc. Roy. Soc. London*, 64.

† PEARSON K., LEE A. (Miss), BRAMLEY-MOORE L. 1898. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. VI. Reproductive or Genetic Selection. Part I. Theoretical. Part II. On the Inheritance of Fertility in Man. Part III. On the Inheritance of Fecundity in Thoroughbred Race-Horses". (Abstract). *Proc. Roy. Soc. London*, 64 : 163-167.

† PEARSON K. (et al.). 1899a. "Data for the Problem of Evolution in Man.

I. A First Study of the Variability and Correlation of the Hound.
II. A First Study of the Inheritance of Longevity and the Selective Death-Rate in Man". *Proc. Roy. Soc. London*, 65 : 126-134, 290-305.

† PEARSON K. 1899b. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. V. On the Reconstruction of the Stature of Prehistoric Races". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A, 192 : 169-244.

† PEARSON K. (& BEETON M. (Miss). 1899c. "Data for the Problem of Evolution in Man. II. A First Study of the Inheritance of Longevity and the Selective Death-Rate in Man". *Proc. Roy. Soc. London*, 65 : 290-303.

† PEARSON K. (& LEE A. (Miss), BRAMLEY-MOORE L.) 1899d. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. VI. Genetic (Reproductive) Selection : Inheritance of Fertility in Man, and of Fecundity in Thoroughbred Racehorses". *Phil. Trans. Roy. Soc.*, A, 192 : 257-330.

† PEARSON K. 1900a. "Data for the Problem of Evolution in Man. III. On the Magnitude of Certain Coefficients of Correlation in Man, & c". *Proc. Roy. Soc. London*, 66 : 22-32.

† PEARSON K. 1900b. "On the Criterion that a given System of Deviations from the Probable in the Case of a Correlated System of Variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from Random Sampling". *Philosophical Magazine*, 5th series, 50 : 157-175.

† PEARSON K. 1900c. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution.. On the Law of Reversion". *Proc. Roy. Soc. London*, 66 : 140-164.

† PEARSON K. 1900d. "Note on the Effect of Fertility depending on Homogamy". *Proc. Roy. Soc. London*, 66 : 316-323.

† PEARSON K. 1900e. *The Grammar of Science*. 2è éd. London,

Black.

† PEARSON K. (& LEE A. (Miss), YULE G.U.) 1900e. "Data for the Problem of Evolution in Man. Part V. On the Correlation between Duration of Life and the Number of Offspring", 67 : 159-171.

† PEARSON K. & LEE A. (Miss)).1900f. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. VII. On the Application of Certain Formulae in the Theory of Correlation to the Inheritance of Characters not capable of Quantitative Measurement Abstract". *Proc. Roy. Soc. London*, 66 :324-327.

† PEARSON K. (& LEE A. (Miss). 1900g. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. VIII. On the Correlation of Characters not Quantitatively Measurable". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A, 195 : 1-47.

† PEARSON K. 1900h. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. VIII. On the Correlation of Characters not Quantitatively Measurable". *Proc. Roy. Soc. London* : 241-244.

† PEARSON K. 1901. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. IX. On the Principle of Homotyposis and its Relation to Heredity, to the Variability of die Individual, and to that of the Race. Part I. Homotyposis in the Vegetable Kingdom". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A, 197 : 285-379.

† PEARSON K. 1902. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. XI. On the Influence of Natural Selection on the Variability and Correlation of Organs". *Proc. Roy. Soc. London*, 69 : 330-333.

† PEARSON K. 1903a. "The Law of Ancestral Heredity". *Biometrika*, 2 : 211-229.

† PEARSON K. 1903b. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On Homotyposis in Homologous but Differentiated Organs". *Proc. Roy. Soc. London*, 71 (1903) : 288-

313.

† PEARSON K. 1903c. "The Law of Ancestral Heredity". *Biometrika*, 2 : 24-229.

† PEARSON K. 1904a. "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. XII. On a Generalised Theory of Alternative Inheritance, with Special Reference to Mendel's Laws". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A, 203 : 53-86.

† PEARSON K. 1904b. "On a Criterion which may serve to test various Theories of Inheritance". *Proc. Roy. Soc. London*, 73 : 262-280.

† PEARSON K. 1906. "Walter Frank Raphael Weldon, 1860-1906". *Biometrika*, 4 : 1-52.

† PEARSON K. 1910. "Nature and Nurture, the Problem of the Future". *Eugenics Laboratory Lecture Series*, VI. London, Dulau.

† PEARSON K. 1911. "Further Remarks on the Law of Ancestral Heredity". *Biometrika*, 8 : 239-243.

† PEARSON K. 1914-1930. *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*. 3 vols (1914, 1924, 1930). Cambridge, Cambridge Un. Pr.

† PEARSON K. 1924. "Historical Note on the Origin of the Normal Curve of Errors". *Biometrika*, 16 : 402-404.

† PEARSON K. 1934. *Speeches Delivered at a Dinner Held in University College London, in Honour of Professor Karl Pearson, 23 Avril 1934*. Cambridge University Press.

PERELMAN Ch. & OLBRECHTS-TYTECA L. 1958. *Traité de l'argumentation, la nouvelle rhétorique*. Paris, Presses Universitaires de France.

† PETIT Cl. 1951. "Le Rôle de l'isolement sexuel dans l'évolution des populations de *Drosophila melanogaster*". *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 85 : 391-418.

† PETIT Cl. 1958. "Le déterminisme génétique et psycho-

physiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*". *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 92 : 248-329.

† PETIT Cl. & ZUKERKANDL E. 1976. *Evolution ; Génétique des populations. Evolution moléculaire*. Paris, Hermann.

† PETIT Cl. 1981. "Problèmes actuels dans la génétique des populations". *Revue de synthèse*, 102 : 351-379.

PFEIFER E.J. 1957. *The Reception of Darwinism in the United States 1859-1880*. Ph. D. Dissertation, Brown University.

PFEIFER E.J. 1965. "The Genesis of American Neo-Lamarckism". *Isis*, 56 : 156-167.

† PICTET A. 1925. "Sur l'existence de deux facteurs de panuchure dissociables par croisement". *C.R. Soc. Physique et Histoire naturelle de Genève*, 42 : 20-24.

PIQUEMAL J. 1972. "Quelques distinctions à propos de l'informe et à propos de sa mathématisation". In : *La Mathématisation des doctrines informes* (G. CANGUILHEM, ed.), Paris, Hermann : 157-190.

† POPPER K. 1935. *Logik der Forschung*. Vienna, Julius Springer. Trad. fr. d'après l'éd. angl. de 1968. par N. THYSSEN-RUTTEN et Ph. DEVAUX., *La Logique de la découverte scientifique*. Paris, Payot, 1973.

† POPPER K. 1972. "Evolution and the Tree of Knowledge", in : *Objective Knowledge ; an Evolutionary Approach*, Oxford, Oxford Un. Pr.

† POPPER K. 1976. "Darwinism as a Metaphysical Research Programme", in *Unended Quest : an Intellectual Autobiography*, London, Fontana : 167-180.

† POPPER K. 1978. "Natural Selection and the Emergence of Mind". *Dialectica*, 32 : 501-506.

† POPPER K. 1984. "Evolutionary Epistemology", in :

Evolutionary Theory : Paths into the Future (J. W. POLLARD, ed.), Chichester, John Wiley & Sons.

† POPPER K. 1985. *Conjectures et réfutations : la croissance du savoir scientifique*. (éd. anglaise originale : 1963). Trad. fr. par M.-I. & M.-C. DELAUNAY.

† POPPER K. 1988. *Misère de l'historicisme*. (Publié originellement en 1944-1945). Trad. H. ROUSSEAU, révisée par R. BOUVERESSE, Paris, Plon.

† POULTON E.B. 1897. "Protective Mimicry as Evidence for the Validity of the Theory of Natural Selection". *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 67 : 692-694.

† POULTON E.B. 1898. "Natural Selection, the Cause of Mimetic Resemblance and Common Warning Colours". *J. Linnean Soc. London*, 26 : 558-612. Reproduit, avec modification dans E.B. POULTON (1908) : 220-270.

† POULTON E.B. 1908. *Essays on Evolution 1889-1907*. Oxford, Clarendon Pr.

† PRICE G.R. 1972. "Fisher's Fundamental Theorem made clear", 36 : 129-140.

PROVINE W.B. 1971a. *The Origins of Theoretical Population Genetics*. Chicago, The University of Chicago Press.

PROVINE W.B. 1971b. "The Role of Mathematical Population Geneticists in the Evolutionary Synthesis of the 1930s and 1940s", 2 : 167-192.

PROVINE W.B. 1980. "Epilogue", in : *The Evolutionary Synthesis : Perspectives on the Unification of Biology* (MAYR E. and PROVINE W.B. eds.), pp. 399-411. Cambridge, Harvard Un. Pr.

PROVINE W.B. 1983. "The Development of Wright's Theory of Evolution : Systematics, Adaptation and Drift". In : *Dimensions of Darwinism* (M. GRENE ed.). Cambridge et Paris, Cambridge

Un. Pr. et Maison des Sciences de l'Homme : 43-70.

PROVINE W.B. 1986a. *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Chicago, The Un. of Chicago Pr.

PROVINE W.B. (ed.) 1986b. *Sewall Wright. Evolution : Selected Papers*. Chicago, The Un. of Chicago Pr.

† PUNNETT R.C. 1915. *Mimicry in Butterflies*. Cambridge, Cambridge Un. Pr.

† QUÉTELET A. 1835. *Sur l'homme et le développement de ses facultés, ou Essai de physique sociale*. Paris, Bachelier.

† QUÉTELET A. 1846. *Lettres à SA.R. le Duc Régnant de Saxe-Cobourg et Gotha sur la théorie des probabilités, appliquée aux sciences morales et politiques*. Bruxelles : Hayez.

RIEPPPEL D. 1974. "Schindewolf's Typostrophism in Light of the Punctuated equilibria", *Neues Jahrbuch für Geol. und Pal.*, 8 : 491-496.

ROGER J. 1976. "Darwin in France", *Annals of Science*, 33 : 481-484.

ROGER J. (ed.) 1979. *Les néo-lamarckiens français*. N° Spécial de *Revue de Synthèse*, 3è série, N° 95-96.

ROGER J. (ed.) 1981. *R.A. Fisher et l'histoire de la génétique des populations*. (Colloque, Paris, 1980). *Revue de Synthèse*, 102 : 227-431.

ROGER J. 1983. "Biologie du fonctionnement et biologie de l'évolution". In : *L'explication dans les sciences de la vie* (H. BARREAU ed.), Paris, Editions du CNRS, pp. 135-158.

ROGER J. "L'eugénisme (1850-1950)". In : *L'ordre des caractères. Aspects de l'hérédité dans l'histoire des sciences de l'homme* (C. BÉNICHOU & J.L. FISHER, ed.). Paris, Vrin, 1989 : 119-145.

† ROMANES G.J. 1889. "Mr. Wallace on Darwinism", *Contemporary Review*, 56 : 244-58.

† ROMANES G.J. 1892-1897. *Darwin and after Darwin : An*

Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions. 3 vols. London, Longmans.

1892 Vol.I, *The Darwinian Theory*.

1894 Vol.II, *Post-Darwinian Questions : Heredity and Utility*.

1897 Vol.III, *Post-Darwinian Questions : Isolation and Physiological Selection*.

† ROMANES G.J. 1893. *An Examination of Weismannism*. London, Longmans.

† ROMANES G.J. 1896. *Life and Letters*. London, Longmans.

ROSENBERG A. 1985. *The Structure of Biological Science*, Cambridge, Cambridge Un. Pr.

† ROUGHGARDEN J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology : An Introduction*. New York, MacMillan.

RUSE M. 1973. *Philosophy of Biology*. London, Hutchinson.

RUSE M. 1975. "Charles Darwin's theory of evolution : an analysis". *Journal of the History of Biology*, 8 : 219-241.

RUSE M. 1980. "Charles Darwin and Group Selection", *Annals of Science*, 37 : 615-630.

RUSE M. 1991. *Taking Darwin Seriously*. Oxford, Blackwell, 1986.

† SALTHER S.N. 1985. *Evolving Hierarchical Systems : Their Structure and Representation*. New York, Columbia Un. Pr.

† SCHMALHAUSEN I.I. 1949. *Factors of Evolution*, Philadelphia, Blackiston.

SCHWEBER S. 1977. "The Origin of the *Origin* revisited". *J. Hist. Biol.*, 10 : 229-316.

SENTIS Ph. 1970. "La naissance de la génétique au début du 20ème siècle". *Cahiers d'études biologiques*, 18-19.

SENTIS Ph. 1983. *Fortune ou richesse ? La comptabilité du patrimoine*. Paris, Economica.

SHAPIN S. 1982. "History of Science and its Social Reconstructions", *History of Science*, 20 : 157-211.

- † SIMPSON G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. New York, Columbia University Press.
- † SIMPSON G.G. 1947. "L'orthogenèse et la théorie synthétique de l'évolution", in : *Paléontologie et transformisme*. Colloque C.N.R.S., Paris, Albin-Michel.
- † SIMPSON G.G. 1961. New York, Columbia Un. Pr.
- † SIMPSON G.G. 1975. "Recent Advances in Methods of phylogenetic inference in *Phytogeny of the Primates*" (W.P. LUCKET and F.S. SZALEY, eds.), pp. 3-19. New York, Plenum Pr.
- SOBER E. 1984. *The Nature of Selection : Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Cambridge, M.I.T., Pr.
- † SPENCER H. 1862. *First Principles of a New Philosophy*. London, Williams & Norgate.
- Trad. fr. par M. GUYMIOT, ss le titre : *Premiers Principes*. Paris, Schleicher, 6è éd., 1902.
- † SPENCER H. 1864. *Principles of Biology*. 2 vols. London, Williams & Norgate.
- Trad. fr. par M.E. CAZELLES, 2 vols, Paris, Alcan, 1910.
- † SPENCER H. 1893. "The Inadequacy of Natural Selection". *Contemporary Review*, 63 : 153-164, 439-455, 743-760.
- † STANLEY S.M. 1975. "A Theory of Evolution above the Species Level", *Proc. Nat. Ac. Sci.*, 12 : 646-650.
- STAUFFER R.C. 1975. *Charles Darwin's Natural Selection, being the Second Part of his Big Species Book written from 1856-1858*. Cambridge, Cambridge Un. Press.
- † STEBBINS G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*, New York, Columbia Un. Press.
- STERN C. 1962. "Wilhelm Weinberg, 1862-1937". *Genetics*, 47 : 1-5.
- STERN C. & SHERWOOD E. 1966. *The Origin of Genetics : A Mendel Source Book*. San Franscico, Freeman and Co.

STIGLER S.M. 1986. *The History of Statistics : The Measurement of Uncertainty before 1900*. Cambridge, Harvard Un. Pr.

† STURTEVANT A.H. 1918. "An Analysis of the Effects of Selection". Washington, *Cambridge Institution Publications*, n° 264.

† STURTEVANT A. H. 1965. *A History of Genetics*. New York, Mac Graw Hill.

† SUTTON W. 1902. "On the Morphology of the Chromosome Group of *Brachystola magna*". *Biological Bulletin*, 4 : 24-39.

SWINBURNE R.G. 1963. "Galton's Law. Formulation and Development". *Annals of Science*, 21 : 15-31.

TAMMES T. 1911. "Das Verhalten fluktuierend variender Merkmale bei der Bastardierung". *Recueil des travaux Botaniques Néerlandais*, 8.

† TEISSIER G. (& L'HÉRITIER Ph.) 1933. "Etude d'une population de *Drosophiles* en équilibre". *C.R. Acad. Sc.*, 197 : 1765-1766.

† TEISSIER G. (& L'HÉRITIER Ph.) 1934a. "Sur quelques facteurs du succès dans la concurrence larvaire chez *Drosophila melanogaster*". *C.R. Soc. Biol.*, 116 : 306.

† TEISSIER G. (& L'HÉRITIER Ph.) 1934b. "Une expérience de sélection naturelle. Courbe d'élimination du gène *Bar* dans une population de *Drosophila melanogaster*". *C.R. Soc. Biol.*, 117 : 1049.

† TEISSIER G. (& L'HÉRITIER Ph.) 1936. "Contribution à l'étude de la concurrence larvaire chez les *Drosophiles*". *C.R. Soc. Biol.*, 122 : 264.

† TEISSIER G. (& L'HÉRITIER Ph.) 1937. "Elimination des formes mutantes dans les populations de *Drosophiles Bar*. II. Cas des *Drosophiles Ebony*". *C.R. Soc. Biol.*, 124 : 882-884.

† TEISSIER G. 1942a. "Vitalité et fécondité relative de diverses

combinaisons génétiques comportant un gène léthal chez la Drosophile”. *C.R. Ac. Sc.*, 214 : 241.

† TEISSIER G. 1942b. “Persistance d’un gène léthal dans une population de Drosophiles”. *C.R. Ac. Sc.*, 214 : 327.

† TEISSIER G. 1942c. “Vitalité et fécondité relative de diverses combinaisons génétiques comportant un gène léthal chez la Drosophile”. *CB. Acad. Sc.*, 214 : 241.

† TEISSIER G. 1943. “Apparition et fixation d’un gène mutant dans une population stationnaire de Drosophiles”. *CB. Acad. Sc.*, 216 : 88-90.

† TEISSIER G. 1944. “Equilibre des gènes panmictiques”. *Revue Scientifique*, 82 : 145-159.

† TEISSIER G. 1947a. “Variations de la fréquence du gène *sepia* dans une population stationnaire de Drosophiles”. *C.R. Acad. Sc.*, 224 : 676-677.

† TEISSIER G. 1947b. “Variations de la fréquence du gène *ebony* dans une population stationnaire de Drosophiles”. *C.R. Acad. Sc.*, 224 : 1788-1789.

† TEISSIER G. 1954a. “Conditions d’équilibre d’un couple d’allèles et supériorité des hétérozygotes”. *C.R. Ac. sc.*, 238 : 621-623.

† TEISSIER G. 1954b. “Sélection naturelle et fluctuation génétique”. *C.R. Acad. Sci.*, 238 : 1929-1931.

† TEISSIER G. 1958a. “Mécanisme de l’évolution”. *La Pensée*, 2 : 3-19 ; 3 : 15-31.

† TEISSIER G. 1958b. *Titres et travaux scientifiques*. Paris, Prieur et Robin.

TEISSIER G. 1962. *Supplément aux Titres et travaux scientifiques*. Paris, Robin et Mareuge.

TEISSIER G. 1967. *Titres et travaux scientifiques. Supplément*. Paris, Robin et Mareuge.

- † TEISSIER G. 1961. "Transformisme d'aujourd'hui". *Editions de la Station biologique de Roscoff*.
- † TEISSIER G. 1962. "Transformisme d'aujourd'hui". *L'Année biologique*, 4è série, 1 : 359-375.
- † THOMSON W. 1862a. *On the Age of the Sun's Heat*. London, Macmillan.
- † THOMSON W. 1862b. "On the Secular Cooling of the Earth". *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*.
- † THOMSON W. 1868. "On Geological Time". *Trans. Geol. Soc. Glasgow*, 3.
- TODES D. *Darwin without Malthus : The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought*, Oxford, Oxford Un.Pr., 1989.
- TORT P. éd. 1992. *Darwinisme et société*. Actes du colloque tenu à Paris les 4,5,6 Juin 1991. Paris, Presses Universitaires de France (à paraître).
- † TRISTRAM H.B. 1859. "On the Ornithology of Northern Africa (Sahara)". *Ibis*, 1 (Octobre) : 153-162, 277-301, 429-435.
- † TSCHERMAK E. von. 1900. "Ueber künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*". *Berichte deutschen botanischen Gesellschaft*, 18 : 232-239. Trad. angl. ss le titre : "Concerning Artificial Crossing in *Pisum sativum*, in : *Genetics*, 35 (1950), suppl. au n°5, "The Birth of Genetics", 2ème partie : 42-47.
- † TURNER J.R.G. 1967. "On Supergenes. 1. The Evolution of Supergenes". *American Naturalist*, 101 : 195-219.
- † TURNER J.R.G. 1969. "The Basic Theorems of Natural Selection : a naïve Approach", *Heredity*, 24 : 76-84.
- † TURNER J.R.G. 1970. "Changes in Mean Fitness under Natural Selection". In : *Mathematical Topics in Population Genetics* (KOJIMA M. ed.). Heidelberg, Springer Verlag.
- † TURNER J.R.G. 1978. "Why Male Butterflies are Non-mimetic : Natural Selection, Sexual Selection, Group Selection,

Modification and Sieving". *Biological Journal of the Linnean Soc.*, 10 : 385-432.

VAN DER WAERDEN B.L. 1967. *Statistique mathématique*. Paris, Dunod.

VEUILLE M. 1986. *La Sociobiologie*. Paris, Presses Universitaires de France ("Que sais-je ?").

VEUILLE M. 1987a. "Corrélation, le concept pirate". In : *D'une science l'autre : des concepts nomades*. (ss. la dir. de I. STENGERS). Paris, Seuil : 35-67.

VEUILLE 1987b. "Sélection naturelle : Passerelles conceptuelles entre l'ordre immobile et l'incertain". In : *D'une science l'autre : des concepts nomades* (ss. la dir. de I. STENGERS). Paris, Seuil : 198-218.

VORZIMMER P.J. 1970. *Charles Darwin : the Years of Controversy : The Origin of Species and its Critics*. Philadelphia, Temple University Press.

VUCINICH A. 1970. *Science in Russian Culture, 1861-1917*. Stanford, Stanford University Press.

† WADDINGTON C.H. 1940. *Organisers and Genes*. Cambridge, Cambridge Un. Pr.

† WADDINGTON C.H. 1957. *The Strategy of the Genes*. London, Allen and Unwin.

† WADDINGTON C.H. 1959. "Evolutionary Adaptation", in : *Evolution after Darwin, vol. 1, The Evolution of Life* (S. TAX, ed.). Chicago, The Un. of Chicago Pr.

† WADDINGTON C.H. 1960. "Evolutionary adaptation in : *The Evolution of Life* (S. TAX, ed.), pp. 381-402. Chicago, The Un. of Chicago Press.

WALKER H. 1929. *Studies in the History of Statistical Method*. Baltimore, Williams and Wilkins.

† WALLACE A.R. 1855. "On the Law which has Regulated the

Introduction of New Species”, *Annals and Magazine of Natural History*, 26 : 184-196.

Trad. fr. par L. de CANDOLLE dans A.R. WALLACE, *La Sélection naturelle. Essais*, Paris, Reinwald et Cie (1872).

† WALLACE A.R. 1859. “On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type”. *J. Proc. Linnean Society (Zoology)* 3.

Reproduit dans : *The Collected Papers of Charles Darwin*, vol. 2, (P.H. BARRETT ed), pp. 10-19. Chicago, The Un. of Chicago Pr. (1977).

† WALLACE A.R. 1864 “The Origin of Human Races and the Antiquity of Man deduced from Natural Selection”. *Anthropol. Soc. Journal of London*.

† WALLACE A. R. 1866. “On the Phenomena of Variation and Geographical Distribution, as illustrated by the Papilionidae of the Malayan Region”. *Trans. Linnaean Soc.*, 25 : 1-72.

† WALLACE A.R. 1867. “Mimicry and other Protective Resemblances among Animals”. *Westminster Review*, n.s. 32 : 1-43.

† WALLACE A.R. 1870. *Contributions to the Theory of Natural Selection*. London, Macmillan. Trad. fr. par L. De CANDOLLE, ss le titre : *La Sélection naturelle. Essais*. Paris, Reinwald et Cie (1872).

† WALLACE A.R. 1889. *Darwinism : An Exposition of the Theory of Natural Selection, with Some of Its Applications*, London, Macmillan.

† WALLACE A.R. 1891. *Natural Selection and Tropical Nature*. London, Macmillan.

† WALLACE A.R. 1896. “The Problem of Utility : Are Specific Characters always or generally Useful ?” *J. Linnaean Soc. London*, 25 : 481-496.

† WALLACE A.R. 1916. *Alfred Russel Wallace. Letters and Reminiscences*. (J. Marchant ed.), New York and London, Harper & Brothers Publishers.

† WALLACE B. 1958. "The Role of Heterozygosity Drosophila Populations". *Proc. 10th International Congress of Genetics*, 1 : 408-419.

† WATSON D.M.S. 1937. "A Discussion of the Present State of the Theory of Natural Selection : Opening Address", *Proc. Roy. Soc. London*, Series B, 121 : 43-45.

† WEINBERG N. 1908. "Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen". *Jahreshriften des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 64 : 368-382.

Trad. anglaise dans *Papers in Human Genetics* (S.H. BOYER ed.), Englewood-Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, (1963) : pp. 4-15.

† WEISMANN A. 1883. *Über die Vererbung*. Jena, Gustav Fischer.

WEISMANN A. 1892. *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*. Paris, C. Reinwald et Cie.

WEISMANN A. 1893. "The All-Sufficiency of Natural Selection. A Reply to Herbert Spencer". *Contemporary Review*, 64 : 309-338, 596-610.

† WELDON W.F.R. 1890. "The Variations occurring in Certain Decapod Crustacea. I. *Crangon vulgaris*". *Proc. Roy. Soc. London*, 47 : 445-453.

† WELDON W.F.R. 1892. "Certain Correlated Variations in *Crangon vulgaris*". *Proc. Roy. Soc. London*, 51 : 2-21.

† WELDON W.F.R. 1893. "On Certain Correlated Variations in *Carcinus maenas*". *Proc. Roy. Soc. London*, 54 : 318-329.

† WELDON W.F.R. 1895a. "Report of the Committee, Consisting of Mr. Galton (Chairman), Mr. F. Darwin, Professor Macalister, Professor Meldola, Professor Poulton, and Professor Weldon,

'for Conducting Statistical Inquiries into the Measurable Characteristics of Plants and Animals'. Part I. 'An Attempt to Measure the Death-rate due to Selective Destruction of *Carcinus mœnas* with respect to a Particular Dimension". *Proc. Roy. Soc. London*, 57 : 360-379.

† WELDON W.F.R. 1895b. "Remarks on Variation and Plants. To accompany the First Report into the Measurable Characteristics of Plants and Animals". *Proc. Roy. Soc. London*, 57 : 379-382.

† WELDON W.F.R. 1896. "Letter to Nature, 30 Jul. 1896". *Nature*, 54 : 294-295.

† WELDON W.F.R. 1898. "Presidential Address to the Zoological Section of the British Association". *Report of the British Association for the Advancement of Science* : 887-902.

† WELDON W.F.R. 1901a. "A First Study of Natural Selection in *Clausilia laminata* (Montagu)". *Biometrika*, 2 : 109-124.

† WELDON W.F.R. 1901b. "Mendel's Laws of Alternative Inheritance in Peas". *Biometrika*, 1 : 227-254.

† WELDON W.F.R. 1902. "On the Ambiguity of Mendel's Categories". *Biometrika*, 2 : 44-55.

† WHITE M.J.D. 1945. *Animal Cytology and Evolution*. Cambridge, Cambridge Un. Press.

WILLEY B. 1940. *Darwin and Butler : Two Versions of Evolution*. London, Chatto & Windus.

† WILLIAMS G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection : A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton, New York, Princeton Un. Pr.

WIMSATT W.C. 1980. "Reductionist Research Strategies and their Biases in the Units of Selection Controversy", in : *Scientific Discoveries : Case Studies* (T. NICKLES, ed.), pp. 213-259. Dordrecht, Reidel.

WITTGENSTEIN L. 1921. *Tractatus Logico-Philosophicus*. Trad. fir. (1961) : Paris, Gallimard.

† WRIGHT S. 1922. "The Effects of Inbreeding and Crossbreeding on Guinea Pigs. I : Decline of Vigor. II. Differentiation among Inbred Families. III : Crosses between highly Inbred Families". *U.S. Department of Agriculture, Bull.* 1090 : 1-63 et 1121 : 1-49.

† WRIGHT S. 1930. "Review of *The Genetical Theory of Natural Selection*, by R.A. Fisher". *J. Heredity*, 21 : 349-356.

† WRIGHT S. 1931. "Evolution in Mendelian Populations", *Genetics*, 16 : 97-159.

† WRIGHT S. 1932. "The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding, and Selection in Evolution". *Proc. 6th Int. Congr. Genetics*, 1 : 352-366.

† WRIGHT S. 1935. "Evolution in Populations in Approximate Equilibrium". *J. Genetics*, 30 : 257-266.

† WRIGHT S. 1937. "The Distribution of Gene Frequencies in Populations". *Proc. National Acad. Sci.*, 23 : 307-320.

† WRIGHT S. 1939. *Statistical Genetics in Relation to Evolution*. Paris, Hermann (Collection "Actualités scientifiques et industrielles").

† WRIGHT S. 1940. "The Statistical Consequences of Mendelism Heredity". In : *The New Systematics* (J. HUXLEY ed.). Oxford, Clarendon Pr.

† WRIGHT S. 1943. "Isolation by Distance". *Genetics*, 28 : 114-138.

† WRIGHT S. 1946. "Evolution by Distance under Diverse Systems of Mating". *Genetics*, 31 : 39-59.

† WRIGHT S. 1948. "Genetics of Populations". *Encyclopædia Britannica*, 14^e éd. rev. vol. 8 : 915-929.

† WRIGHT S. 1955. "Classification of the Factors of Evolution".

Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20 : 16-24.

† WRIGHT S. 1959. "Genetics, the Gene and the Hierarchy of Biological Sciences". *Proc. 10th International Congress of Genetics*, 1 : 475-489.

† WRIGHT S. 1964. "Biology and the Philosophy of Science", in *The Hartshorne Festschrift : Process and Divinity* (W.L. REESE and E. FREEMAN eds.). La Salle (Ill.), Open Court Publishing Co : 101-125.

† WRIGHT S. 1968-1978. *Evolution and the Genetics of Populations*, 4 vols, Chicago, The University of Chicago Press.

1968 Vol. 1, *Genetics and Biometric Foundations*.

1969 Vol. 2, *The Theory of Gene Frequencies*.

1977 Vol. 3, *Experimental Results and Evolutionary Deductions*.

1978 Vol. 4, *Variability within and among Natural Populations*.

† WRIGHT S. 1975. "Panpsychism and Science". In : *Mind in Nature* (J.E. COBB et D.R. GRIFFIN eds). Washington, Un. Pr. of America.

† WRIGHT S. 1980. "Genic and Organismic Selection", *Evolution*, 34 : 825-843.

† WRIGHT S. 1986. *Evolution : Selected Papers* (W.B. PROVINE ed.). Chicago, The Un. of Chicago Pr.

† WRIGHT S. 1988. "Surfaces of Selective Value Revisited". *American Naturalist*, 131 : 115-123.

WUNENBURGER J.-J. 1986. "Le paradigme de l'équilibre : lecture hippocratique et archimédienne". *Etudes philosophiques*, 4 : 529-540.

YULE G.U. 1897. "On the Significance of Bravais' Formulae for Regression, & c." *Proc. Roy. Soc. London*, 60 : 477-489.

† YULE G.U. 1902. "Mendel's Laws and their probable Relations to Intra-racial Heredity". *The New Phytologist*, 1 : 193-2207 et

222-238.

† YULE G.U. 1907. "On the Theory of Inheritance of Quantitative Compound Characters on the Basis of Mendel's Laws - A Preliminary Note". *Third International Congress on Genetics* : 140-142.

ZIMMERMANN F. 1975. "Actualité de la pensée de Haldane". *Population*, 30 : 285-302.

ZIRKLE C. 1946. "The Early History of the Idea of the Inheritance of Acquired Characters and of Pangenesis". *Trans. Amer. Phil. Soc.*, M.S. 35 : 95-141.

ZIRKLE C. 1951. "The Knowledge of Heredity before 1900", in : *Genetics in the 20th Century* (L.C. DUNN, ed.), New York, Macmillan : 35-37.

† ZUKERKANDL E. & PAULING L. 1965. "Evolutionary Divergence and Convergence in Proteins". In : *Evolving Genes and Proteins* (V. BRYSON & HJ. VOGEL eds.), New York, Academic Press : 97-116.