

Un provocateur de génie : Gould ou l'amour de l'arbre

Pierre-Henri Gouyon

Stephen Jay Gould, *La structure de la théorie de l'évolution*, traduit de l'anglais (États-Unis) par Marcel Blanc, Gallimard (collection NRF essais), 2006.

Steve Gould est un personnage particulier dans le monde de la biologie de l'évolution. On peut, à certains points de vue, le considérer comme un génie, et à d'autres, le voir comme un imposteur. On peut penser qu'il a révolutionné la discipline ou qu'il n'a rien découvert mais seulement popularisé des idées en se mettant en avant. On ne peut nier son impact sur le grand public, mais la qualité de ce qu'il a transmis reste objet de débat. Une chose est certaine : Steve Gould aimait la controverse, il aimait s'opposer aux idées généralement admises. Il tenait à apparaître comme un penseur majeur des sciences de l'Évolution. La chance pour cette discipline a été de disposer de deux vulgarisateurs aussi doués, aussi extrémistes, aussi pédagogiques et aussi opposés que possible : Richard Dawkins et Steve Gould. Ainsi, si on veut lire le meilleur de la vulgarisation sur ces questions, il suffit de lire les deux.

Mais le livre dont il est question ici n'est pas un livre de vulgarisation. S.J. Gould est mort en 2002 ; il avait tenu, avant de disparaître, à léguer à ses successeurs un traité qui puisse exprimer sa vision de la théorie de l'évolution. Se situant comme un paléontologue et un philosophe, il nous livre ce qu'il appelle « un long argument » (reprenant les mots de Darwin au sujet de *L'Origine des Espèces*) de 2000 pages denses et peu illustrées.

Lorsqu'on tente d'expliquer comment fonctionne le milieu scientifique à des personnes qui n'y appartiennent pas, on constate leur surprise devant un certain nombre de points qui sont évidents pour les chercheurs. Quelle est l'angoisse du chercheur, qu'est-ce qui fait son succès, de quoi sont faites les controverses ? Il serait déplacé ici de développer ces questions trop longuement, mais quelques mises au point sont certainement nécessaires. Lorsqu'un scientifique soumet un article à une revue spécialisée, cet article est envoyé à d'autres scientifiques, des collègues de l'auteur, qui vont faire office de *referees* en donnant leur avis sur l'opportunité de publier cet article. En fonction de cet avis, l'éditeur de la revue décidera d'accepter ou non de publier l'article. L'article sera accepté si les *referees* considèrent que l'article exprime clairement des résultats scientifiquement étayés – que ce qui est dit est vrai- et que ces résultats sont originaux et intéressants.

Dans une vie de chercheur, en tous cas en biologie, on voit beaucoup plus souvent ses articles rejetés qu'acceptés. Or, le critère qui détermine ce rejet est très rarement la réalité des résultats présentés, il est rare que les *referees* pensent que l'auteur est un faussaire, il arrive parfois que les résultats semblent insuffisants pour prouver quoi que ce soit, mais dans la majorité des cas, l'article est rejeté parce que les résultats ne semblent pas suffisamment

intéressants. Produire des résultats vrais est à la portée de tout un chacun. Mesurez les dimensions de chacun de vos meubles et vous aurez un résultat vrai. Mais vous ne pourrez vraisemblablement pas le publier, parce que personne ne trouvera cela intéressant.

Qu'est-ce donc qui fait qu'une question est intéressante ? Comme l'a montré Thomas Kuhn, la communauté scientifique, à un moment donné, s'accorde sur un paradigme, un ensemble de faits et de théories qui impliquent des questions, qui déterminent un programme de recherche. Dans ce cadre, les questions qui peuvent faire progresser le programme de recherches sont jugées intéressantes ; les autres non. Kuhn définit une révolution scientifique comme un changement de paradigme. Celui qui en est à l'origine devient de fait un héros de la science, à aligner dans la liste des Copernic, Newton, Darwin, Einstein...

Certains scientifiques (dont John Maynard Smith) ont fait remarquer que la description de Kuhn, pour pertinente qu'elle soit, a un grave défaut : elle pousse les scientifiques à rejeter les paradigmes et à se poser en révolutionnaires de la Science, même s'ils n'ont pas vraiment de nouveau paradigme à proposer. Alors Gould était-il un de ceux-ci ou était-il un esprit libre qui savait se débarrasser des préjugés de son temps et montrer des voies nouvelles ? Il est clair que ces deux facettes coexistent chez lui et dans cette œuvre qu'il nous lègue.

Dans le domaine des sciences de l'évolution, il y a (en gros) deux grandes questions intéressantes. Gould montre, à travers une vaste fresque historique que Darwin lui-même, ainsi que ses successeurs en ont manqué une en se concentrant trop sur l'autre. Il défend la thèse suivante. Quand Darwin pensait avoir le temps d'expliquer ses idées, il a commencé à développer deux principes : la sélection naturelle et la divergence. Il a pu obtenir une cohérence très grande pour ce qui concerne la sélection. Mais quand, pressé par ses amis de publier cet aspect pour ne pas se faire doubler par Wallace, il a rédigé *l'Origine des Espèces*, il a dû reléguer la divergence au second plan. Or pour Gould, cette question est essentielle. Cette impasse faite par Darwin l'a amené à manquer un point essentiel : la sélection à d'autres niveaux que celui des individus, la sélection entre espèces (et même entre *phyla*). On retrouve ici notre problème de paradigme et de programme de recherches.

Pour bien aborder cette question, il est important de comprendre que selon qu'on considère que la question fondamentale pour les évolutionnistes est d'expliquer l'adaptation ou d'expliquer la biodiversité, on s'oriente vers deux programmes de recherche différents. On pourra qualifier ces deux postures scientifiques de fonctionnaliste et structuraliste, comme le fait Gould ; on pourra, comme les biologistes le font souvent, parler de l'étude du *process* ou du *pattern*. Voyons d'abord en quoi consistent ces deux approches.

Pour comprendre l'adaptation, ce qu'il est essentiel d'étudier, ce sont d'abord les mécanismes de l'hérédité et la sélection naturelle. Les contraintes ne constituent alors que le cadre dans lequel se joue cette action. Ceux qui, comme Richard Dawkins, Bill Hamilton ou John Maynard-Smith sont d'abord concernés par cette question, ceux qui se préoccupent de l'évolution à *l'intérieur* d'une branche quelconque de l'arbre de la vie sans considérer comme primordial de discuter de ce qui explique la forme exacte de l'arbre en question ont donc considéré que l'essentiel des réponses étaient obtenues par la combinaison de la génétique et du darwinisme.

Dans ce cadre, ils ont développé des études permettant de remarquables avancées. La découverte de la sélection de parentèle, le développement de la théorie des jeux, les avancées théoriques de la génétique des populations... Toutes ces études ont remarquablement répondu aux questions posées. On peut dire, dans ce cadre que, dans leurs grandes lignes, les mécanismes de l'évolution sont largement connus et que nous possédons la réponse à la plupart des questions. Mais l'évolution dont il est question ici est, en quelque sorte,

désincarnée. On comprend comment une espèce ayant telles et telles particularités peut évoluer dans telle ou telle condition. On peut bien sûr appliquer ces découvertes à des cas réels. Les espèces réelles sont alors vues comme des « modèles » permettant de valider ou d'améliorer notre compréhension des mécanismes (elle-même formalisée sous la forme de modèles mathématiques ou informatiques).

Si la science de l'évolution a pour but premier de fournir des modèles explicatifs à l'adaptation, de montrer comment, sans aucune intervention (directe au moins) d'un Créateur ont pu se constituer des organes ou des comportements d'une grande sophistication, alors, oui, le programme de la génétique évolutive, néodarwinienne permet de fournir la majorité des réponses à la question de l'évolution.

Mais si la question de l'évolution réside moins dans la compréhension des mécanismes de l'adaptation qu'en la compréhension de ce qu'est la biodiversité, de ce qui l'a produite, de ce qui explique sa structure, alors, il en va tout autrement. Cette fois-ci, il ne s'agit plus de choisir une espèce x et d'en comprendre l'évolution. Il s'agit d'abord de contempler l'arbre du vivant, le vrai, celui qui se sépare en trois branches à l'origine : celle des bactéries, celle des archées et celle des eucaryotes.

La diversité des bactéries et des archées est en cours d'étude. Mais pour les eucaryotes, ou du moins pour le rameau final qui nous contient (nous les humains), nous commençons à avoir quelques idées sur sa structure. De la séparation de la branche qui donnera les algues vertes et les plantes et de celle qui donnera les champignons et les animaux jusqu'au dernier rameau qui arrive à nous avec la branche des orang-outans qui se sépare en premier, puis celle des gorilles, puis enfin notre séparation d'avec nos frères les chimpanzés, nous sommes en train de poursuivre la quête des systématiciens commencée il y a trois siècles : comprendre l'organisation de la diversité des espèces. Une activité frénétique liée pour partie à la possibilité d'utiliser les séquences actuelles de l'ADN pour inférer l'histoire des lignées vivantes aboutit actuellement à la production d'arbres concernant tous les groupes connus.

Les chercheurs pour lesquels la compréhension de l'évolution, c'est la compréhension de cet arbre là et pas d'un autre ne se satisfont pas des réponses données ci-dessus pour comprendre l'adaptation. L'étude de cet arbre, de ce qui explique que telle branche ait choisi telle voie et non telle autre amène la nécessité de comprendre les contraintes ayant orienté ces choix. La contingence y a aussi une large place. C'est un monde d'incertitudes, de chaos, d'auto-organisation qui s'ouvre devant ces chercheurs. Au fond, sur ce plan là, on en sait bien peu sur l'évolution. Et c'est pourquoi, on peut considérer Steve Gould comme le porte parole des biologistes qui ne se sentent pas satisfaits par les explications actuelles de l'adaptation : en partie parce que leur question centrale est autre, en partie parce qu'ils attendent d'une théorie globale qu'elle rende compte de la biodiversité telle qu'elle est, contingente, foisonnante, mais organisée.

Steve Gould nous livre donc ici un « long argument » en faveur de la vision structuraliste de la biologie évolutive. Il montre certaines des origines de cette approche. Il montre comment Cuvier et Lamarck, tout en étant opposés par ailleurs, étaient fonctionnalistes alors que Geoffroy Saint Hilaire était structuraliste. Comment c'est déjà cette opposition qui est le fond de la fameuse controverse entre Cuvier et Geoffroy, elle aussi qui intervient dans le désaccord entre Darwin et Owen. Il est curieux de voir comment l'équilibre, ou le déséquilibre, entre ces deux tendances a fluctué au cours des temps ; et pas toujours sous l'action de forces internes à la discipline.

Il est clair que l'avènement de la génétique a, dans un premier temps, profité aux fonctionnalistes. La génétique des populations, intégrée dans la Théorie Synthétique de l'Évolution, a dirigé les projecteurs vers l'étude des mécanismes adaptatifs, au détriment de

l'étude de la structure de l'arbre du vivant. Mais récemment, cette tendance semble s'être inversée. Si la génétique favorisait le fonctionnalisme, la génomique favorise, pour l'instant du moins, le structuralisme. En effet, avec la découverte du polymorphisme neutre par Kimura dans les années 1970, les données du génome ont d'abord semblé ne pouvoir fournir de connaissances que sur le *pattern* de l'évolution, sur la structure de la diversité, pas sur les mécanismes et en particulier pas sur la sélection.

La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire postule en effet que l'immense majorité des modifications que l'on peut observer sur la séquence des protéines ou de l'ADN n'ont aucun effet sur l'individu. Elles sont neutres. Elles ne permettent donc pas de comprendre la sélection, mais constituent de remarquables traceurs de la filiation des lignées à quelque échelle que ce soit. Elles permettent donc de reconstituer les arbres phylogénétiques. Comme cela a déjà été dit plus haut, cette arboriculture phylogénétique est une des activités importantes de nombreux laboratoires de biologie actuellement (le lecteur est vivement engagé, pour mesurer l'ampleur de cette activité et de ses représentations à utiliser son moteur de recherches préféré en cherchant les images correspondant par exemple à *phylogeny* ou *phylogenetic tree*). Elle a indéniablement remis la recherche de la structure de la diversité sous les feux des projecteurs.

Plus récemment, la démarche baptisée « évo-dévo », née de la découverte dans le génome, de déterminants profonds des plans d'organisation, du *bauplan* des organismes a aussi été dans ce sens. Geoffroy avait postulé que la vertèbre est la structure de base de tout organisme (les vertébrés se développant autour, et les invertébrés dedans) ; ces découvertes lui donnent partiellement raison. Les gènes qui sont à l'origine du découpage de l'embryon en segments qui donneront les segments du ver ou de l'insecte, ou nos vertèbres, sont les mêmes. L'idée d'un *bauplan* qui contraint l'évolution des formes et qui structure la diversité est ainsi remise sur le devant de la scène par les avancées de la biologie moléculaire. L'étude de ces contraintes est un élément essentiel de la pensée de Gould et il en discute en détail la nature et les conséquences.

Au point où nous en sommes de notre présentation de la démarche structuraliste, il resterait à explorer ses divers questionnements. Nous en avons déjà évoqués quelques uns. Mais, bien que cet aspect constitue le corps de l'ouvrage de Gould, il serait sans doute fastidieux et inutile de trop le développer ici. Quelques aperçus permettront au lecteur de s'en faire une idée

Introduite au sujet de l'œuvre de Darwin, la question de la sélection entre espèces peut maintenant être développée. Gould montre justement comment le débat sur la sélection à des niveaux supérieurs à l'individu, en se concentrant sur les niveaux intermédiaires (ceux du groupe, de la population ou du dème) qui marchent le moins bien, a servi à disqualifier les niveaux supérieurs (espèce, phylum) qui, eux, sont pleinement licites. Il est clair que les néodarwiniens classiques comme Dawkins ou Williams ont combattu l'idée que ce processus pouvait être important. Probablement à tort, même de leur propre point de vue. Ceci a, en particulier, empêché Williams d'en voir toute l'importance pour ce qui concerne un de ses sujets majeurs : le maintien de la reproduction sexuée face au clonage, à la parthénogenèse (une erreur que n'a pas commise Maynard Smith).

Un des aspects intéressants de ce débat, encore une fois, est qu'il éclaire la dichotomie adaptationnistes/structuralistes. En effet, une des critiques adressée à la sélection entre espèces est qu'elle est incapable de construire la diversité organique. Une critique à laquelle Gould répond qu'elle lui « rappelle l'histoire du cuisinier qui n'aimait pas l'opéra parce que chanter ne peut pas faire bouillir l'eau ». On voit bien ici, que Gould ne nie pas que la

sélection entre espèces n'explique pas l'adaptation. Mais son but à lui n'est pas de faire bouillir l'eau, tout simplement.

Concernant la question de la contingence et des contraintes, Gould a été indéniablement aussi un élément déterminant dans leur prise en compte par les évolutionnistes. L'article qu'il cosigna en 1979 avec Dick Lewontin avait un titre ésotérique : « Les pendentifs de Saint Marc et le paradigme panglossien, une critique du programme adaptationniste ». Tous les évolutionnistes connaissent ce papier où les auteurs se moquent des évolutionnistes qui cherchent à comprendre l'adaptation en imaginant qu'on s'extasie devant certaines structures architecturales, comme les pendentifs (qu'ils appellent improprement *spandrels*) de Saint Marc à Venise entre autres, alors que ces structures ne sont dues qu'à des contraintes architecturales. On peut discuter de la pertinence de la métaphore mais en tous cas, ce papier a eu une très grande influence. On a pu parler des études « post-*spandrels* » sur l'adaptation, qui ne pouvaient plus ignorer les contraintes.

Ces idées seront assez familières à des français car l'idée de contraintes est plus inscrite dans notre culture (c'est plutôt la sélection notre point faible). En particulier, le remarquable recueil de textes de François Jacob « le Jeu des Possibles » présentait l'idée de façon très claire (et reprise par Gould) en introduisant le concept de « bricolage évolutif ». Il est clair que la nature ne conçoit pas les organismes comme un ingénieur qui créerait les pièces afin de construire l'objet optimal mais comme un bricoleur qui utilise des objets hétéroclites préexistants et les assemble comme il peut en tentant progressivement d'améliorer le bric-à-brac obtenu. De même, le développement embryonnaire ne peut pas être reprogrammé mais se modifie sous l'action de mutations successives. Jusqu'à quel point cet aspect contraint-il les possibilités de l'évolution, et même de l'adaptation ? On voit qu'ici, les deux points de vue structuraliste et adaptationniste s'entrechoquent.

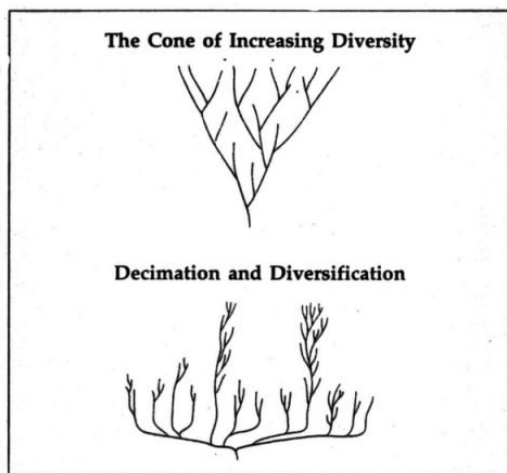


Fig. 2. The two depictions, suggested by Gould, of conventional phylogenetic iconography, and a more correct model of diversification and decimation. The latter, Gould feels, more properly represents the evidence suggested by the Burgess Shale. (Reprinted with permission from S. J. Gould, *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*, W.W. Norton & Company, NY, 1989.)

Enfin, une des questions qui a permis à Gould de s'illustrer est celle de la forme de l'arbre de la vie. Cet arbre est-il un buisson où progressent régulièrement les différentes lignées ou est-il constitué de soudaines ramifications, de ponctuations, séparées par de longues stases ? Cette question, qui apparaît peu intéressante pour un fonctionnaliste revêt, dans l'étude de la structure, une importance primordiale. Gould montre bien comment la réticence à la discontinuité a freiné la compréhension des grandes crises de la biodiversité. Ici, la biologie et la géologie sont dans le même bateau : l'arche de Noé en l'occurrence. Liée à cette question, on trouve celle de l'augmentation de la diversité, et de la complexité, du vivant. Dans *La vie est belle*,

Gould défend l'idée que les changements brusques suivis de périodes de stabilité et d'extinctions ont prédominé, de sorte que la diversité a plutôt eu tendance à diminuer depuis le Cambrien.

Après le catastrophisme de Cuvier (qui s'opposait à la vision très continue de Lamarck), le grand géologue et ami de Darwin, Charles Lyell, a été le promoteur d'une vision

dite « uniformitariste » de l'évolution de la planète. En gros, il s'agit de postuler que le relief actuel est dû à des causes identiques à celles que l'on voit à l'œuvre aujourd'hui. Les montagnes ne se sont pas élevées d'un coup mais sous l'action de séismes dont chacun a apporté une contribution à l'ensemble. C'est l'accumulation de ces petits effets sur de longues durées qui donne les résultats parfois imposants que l'on observe aujourd'hui. Darwin s'est appuyé sur cette vision pour développer l'idée que la sélection naturelle, agissant par petites touches sur de longues durées, pouvait permettre l'apparition de structures complexes. L'uniformitarisme a indéniablement aidé à comprendre certains aspects de l'évolution de notre planète mais à le pousser trop loin, il amène à refuser des effets majeurs comme l'effet qu'auraient pu avoir des collisions avec des météorites de grande taille ou des éruptions volcaniques de grande ampleur sur l'ensemble des êtres vivants. Ces phénomènes, qui se sont produits dans le passé, ne s'observent pas pour l'instant.

Gould aime la discontinuité. Avec son ami Niles Eldredge, il a insisté sur ce point et a proposé de remplacer l'uniformitarisme par ce qu'ils ont appelé des « équilibres ponctués ». Cette démarche a eu l'avantage de contrer le biais dénoncé ci-dessus. Elle a eu l'inconvénient de cristalliser un certain nombre d'oppositions entre fonctionnalistes et structuralistes. Surtout quand il s'agit de donner à cette approche le statut de théorie. Dire que la vitesse d'évolution est variable et que la morphologie des espèces reste souvent stable sur de très longues périodes séparant des périodes de changements brusques ne saurait constituer, en soi, une théorie. Pour Gould, cependant, cette approche est intimement liée à son approche structurale de la diversité, de l'arbre de l'évolution. C'est cet ensemble d'idées qu'il propose dans cet ouvrage.

S'agit-il d'une théorie ? Peut-il exister une théorie du *pattern* ? Ou les théories doivent-elles nécessairement être d'abord axées sur des mécanismes ? Dans ce dernier cas, l'héritage de Gould présenté ici ne fournit pas à proprement parler une théorie, mais au moins un appel à la constitution d'une théorie qui saurait rendre compte de la structure de l'arbre phylogénétique des espèces vivantes. En tant que biologiste plutôt versé dans le fonctionnalisme, je suis convaincu que les deux approches auraient beaucoup à gagner à tenter une synthèse.

Pour les amateurs de structure de l'arbre de la vie, Steve Gould est un héros. Il a contribué à donner à cette étude une image moderne et à la replacer dans les préoccupations de l'ensemble de la communauté des évolutionnistes. Car ceux-ci, obsédés par la génétique et par les processus adaptatifs, influencés par le réductionnisme échevelé de la fin du XX^{ème} siècle, finissaient par en oublier un pan majeur de l'étude de l'évolution. Pour les généticiens, Gould est plutôt du genre « poil à gratter », souvent énervant, parfois suffisant, mais indéniablement stimulant. Que ce soit pour le suivre ou pour le contrer, Gould a été à l'origine de nombreuses démarches scientifiques fructueuses. Il a prédit que ce qui restera de la recherche actuelle sur l'évolution sera, au-delà des aspects techniques — productifs mais manquant un peu de hauteur — le rapprochement de la démarche de la biologie avec les domaines de la philosophie et des sciences humaines. S'il a raison, il aura joué un rôle de premier plan dans ce mouvement.

