

D'Arcy Thompson, *Forme et Croissance*, traduit de l'anglais par Dominique Teyssié ; préface de Stephen Jay Gould, édition établie et présentée par John Tyler Bonner avant-propos Alain Prochiantz, Éd. du Seuil, Paris, 2009, 317 p.

D'Arcy Thompson et les formes déjà prises

Quand, il y a moins d'une décennie, l'annonce du séquençage complet du génome humain fut rendue publique, ce qui peut-être attira le plus l'attention fut le nombre relativement faible de gènes qui le composaient. Longtemps estimé autour de 100 000 puis de 50 000, ce nombre tournait en fait autour de 20 000, soit guère plus de cinq fois la taille de certains génomes bactériens, et moins que celui du riz. Mise en avant dans la presse, cette information, elle-même un peu datée, n'était pas la plus importante : le nombre de gènes n'est qu'une mesure rudimentaire de la complexité d'un organisme. On n'en fut pas moins surpris par cette nouvelle rétrogradation d'*Homo sapiens* à sa banalité dans le règne animal et dans le monde du vivant. Ce qui n'empêcha pas ceux qui voudraient assigner une place centrale à notre espèce d'en tirer parfois argument ; et l'on vit revenir l'antienne de l'incapacité fondamentale de la théorie génétique de l'Évolution à expliquer l'incroyable complexité du vivant : alors que les biologistes s'étaient évertués pendant près d'un demi-siècle à découvrir les bases génétiques de la physiologie, des comportements, du développement des organismes, caractère par caractère, voilà que les données fournies par les approches globales de la génomique rendaient ces tentatives dérisoires. Si le nombre réduit de nos gènes ne permettait pas d'expliquer notre complexité, la porte était grande ouverte à d'autres explications. La logique de ces attaques prête à sourire : en somme, on présupposait la complexité supérieure de l'Homme pour moquer ceux qui étaient dans l'incapacité de la mettre en évidence... Il convient cependant de les replacer dans le cadre plus général d'un débat vieux comme le darwinisme lui-même : à savoir les doutes émis sur sa capacité à expliquer les formes du vivant. Puisque douter est légitime en science, voilà toute trouvée l'occasion de relire un des plus illustres des biologistes sceptiques.

Né en 1860, d'origine écossaise, D'Arcy Thompson symbolise presque jusqu'à l'excès la figure désormais révolue de l'intellectuel universel. Biologiste, mais aussi mathématicien, physicien, helléniste et traducteur d'Aristote, navigateur, auteur de plus de trois cents articles et essais, jusqu'à un glossaire des oiseaux grecs et son équivalent pour les poissons, l'étendue de sa curiosité et de son savoir semble avoir été sans limite. Ce doux excentrique, connu pour arpenter les rues un perroquet sur l'épaule, était par ailleurs réputé pour la qualité de son enseignement à l'University College de Dundee, puis à l'université de Saint Andrews. Mais pour l'Histoire, D'Arcy Thompson reste l'auteur de *Forme et croissance* (*On Growth and Form*), publié en 1917, dont l'imposant volume (793 pages) ne dissuadera pas son auteur de parachever, en 1942, six ans avant sa disparition, une version révisée et augmentée de 1116 pages¹. Ouvrage protéiforme, « la meilleure œuvre littéraire en langue anglaise de toutes les annales de la science » selon le compliment teinté d'ambiguïté de P.W. Medawar, *Forme et croissance* est un véritable défi lancé à qui voudrait le résumer, reflet de la pensée foisonnante de son auteur, qui semble ne rien s'interdire.

¹ L'édition initiale date de 1917 ; la traduction française courante, utilisée ici, est celle de l'édition raisonnée de 1961, supervisée par John Tyler Bonner ; l'œuvre a été rééditée en 1994 et 2009.

L'ouvrage s'ouvre sur une citation de Kant pour se clore sur une référence à Pythagore, convoque les auteurs latins et grecs, s'enrichit de longs développements mathématiques, se pare de superbes illustrations allant de la plus élémentaire goutte jusqu'au squelette de bison en passant par les foraminifères, les ponts suspendus et les cristaux de neige. Les différents chapitres témoignent aussi de l'éclectisme des sujets abordés : *la grandeur, la vitesse de croissance, la forme et la structure de la cellule, l'adsorption, la forme des tissus et des agrégats cellulaires, les concrétions et les spicules, la géodésique, la spirale équiangulaire, les squelettes de foraminifères, la forme des cornes, la forme des feuilles la forme des œufs, la théorie des transformations* —entre autres... Si cet inventaire à la Prévert, au risque de la fragmentation, peut déconcerter quiconque s'attend à un traité structuré de biologie générale, il dresse un portrait en creux de l'auteur et de ses intentions : volonté de traiter des phénomènes à différentes échelles, et surtout ambition encyclopédique de mêler naturalisme, mathématique et physique.

Mais le projet de *Forme et croissance* porte en lui une contradiction initiale. Si tant est qu'il soit possible de repérer un axe directeur dans la jungle des digressions, des ellipses, des rapprochements entre registres divers, ce pourrait être le suivant : la volonté de montrer que les lois physiques suffisent à expliquer, à elles seules, la formation directe d'un grand nombre de structures de tailles très variées. De manière subliminale, on comprend que c'est une attaque frontale contre la biologie du temps, car cette thèse sous-entend qu'il est en gros inutile de convoquer les mécanismes de la sélection naturelle et de l'hérédité génétique comme processus de validation historique des formes adaptées à un milieu. Or, et c'est là le paradoxe, on est frappé par le splendide isolement de l'auteur : sans même parler de la physiologie qu'il délaisse (il se définit lui-même comme un « morphologiste » par opposition aux « physiologistes »), c'est tout l'évolutionnisme darwinien et la génétique, pourtant ses cibles, qui sont à peu de choses près ignorés. Non pas, notons-le, qu'il soit un anti-évolutionniste : il admet que les espèces évoluent. Mais ces problématiques sont traitées de manière périphérique, souvent par la bande, à la fin des chapitres, dans des paragraphes presque expédiés, autrement plus flous et moins documentés que le reste de l'ouvrage. D'Arcy Thompson compte sur la puissance de la théorie qu'il propose plutôt que sur une déconstruction méthodique de celle qu'il critique : il témoigne notamment d'une quasi-indifférence face à la génétique, alors qu'elle est évidemment centrale pour comprendre la transmission de génération en génération des caractères sélectionnés. Fait très révélateur : pour D'Arcy Thompson, tout semble se jouer à chaque génération. Chaque organisme est pris dans un champ de forces physiques qui le conduit à acquérir sa forme et l'histoire d'un organisme est sa seule dimension temporelle, là où Darwin et ses continuateurs avaient montré que cette histoire individuelle était une rencontre avec celle de sa lignée.

On pourrait donc dire que D'Arcy Thompson forge une biologie physico-platonicienne, postulant l'existence, non pas d'un monde d'idées, mais d'un monde de *formes déjà prises*, dictées par les lois naturelles (et en cela, D'Arcy Thompson doit être lu comme un auteur matérialiste), rendant en quelque sorte secondaire la question de la *prise de forme*. En conséquence, les variations autour d'un patron (la diversité des foraminifères, la diversité des cornes, la diversité des squelettes) ne sont qu'anecdotiques : c'est tout le sens de la dernière partie de son ouvrage, de sa « théorie des transformations » (terme qu'il emprunte au champ mathématique) appliquée aux objets biologiques, dont l'objectif est de montrer que par un jeu de transformations géométriques, on peut passer continûment de forme en forme, pourvu qu'elles aient un apparemment suffisant. D'Arcy Thompson se sépare en cela aussi du darwinisme : là où Darwin voyait dans la diversité des formes existantes à la fois le résultat et le moteur de la sélection, il semble ne les comprendre que comme des petites variations accessoires par rapport au fait principal de « sa » biologie : l'existence de formes intangibles.

Cette conception rejaillit sur la question de la temporalité en biologie. Le schème explicatif de D'Arcy Thompson est souvent le suivant : un long développement sur des principes physico-

chimiques (les forces de tension de surface, la gravité), l'observation d'une forme associée à ces forces (un angle, une spirale, un prisme), et enfin une analogie avec une forme d'apparence similaire dans le monde vivant. Dans son chapitre sur la forme des cellules, il aborde par exemple le phénomène des « éclaboussements ». Il décrit le cratère transitoire, en corolle, qui se forme à la surface d'un liquide suite à l'impact d'une goutte. Or il constate que ce type de structure se retrouve chez différents organismes : les hydroïdes, les vorticelles entre autres. Faire un lien entre les deux observations est-il pertinent ? On peut en douter : outre le péril de raisonner par analogie, les échelles de temps sont sans commune mesure. Thompson balaie pourtant ces deux objections évidentes, notamment la seconde : il explique qu'on peut obtenir ces structures de manière plus pérenne dans d'autres conditions (avec « du sable » ou du « métal mou »), et que donc « rien ne s'oppose » à la continuité entre tous ces phénomènes. Cela semble lui suffire pour assumer totalement son raisonnement analogique, puisqu'il conclut que les structures vivantes ressemblantes ne sont « rien d'autre que des sortes d'éclaboussements à grande échelle, formés lentement dans des conditions restrictives qui accentuent ou révèlent leur symétrie mathématique ».

Cet exemple illustre bien le trouble qui saisit aujourd'hui le lecteur de D'Arcy Thompson. On est d'abord subjugué par la précision de sa connaissance des mécanismes physiques, de leur formalisation mathématique et des formes qui en découlent, mais c'est au seuil de la biologie que l'on cesse de le suivre : car s'il est évident que le développement d'un organisme met en jeu des mécanismes paramétrés par les conditions physiques locales, assigner la pérennité de ces structures au seul fait qu'elles se « figent » à un instant donné paraît complètement suranné. Sans ironie rétrospective toujours facile, on peut remarquer qu'à l'heure où il publiait *Forme et croissance*, et singulièrement lors de la deuxième édition de 1942, la génétique avait suffisamment envahi l'univers de la biologie pour qu'il fût légitime qu'un tel esprit universel s'intéressât au cadre théorique qu'elle proposait pour expliquer l'archivage des formes et la transmission héréditaire. Il n'en fut rien.

Les exemples de ce type jalonnent *Forme et Croissance* et forment la base de l'argumentation de D'Arcy Thompson. S'il fallait n'en retenir qu'un, ce pourrait être l'analyse de la forme hexagonale, régulière donc remarquable, des rayons des ruches d'abeilles, sujet qui ne pouvait qu'attirer la curiosité du biologiste mathématicien². En effet, c'est notamment à travers cet exemple que D'Arcy semble régler quelques comptes avec Darwin, par références interposées. Comme à son habitude, l'auteur nous présente cette régularité d'abord sous un angle physique. Par analogie, il explique que si l'on fabrique des petites sphères malléables (des boulettes de pain !) que l'on compresse, l'ensemble tassé prend la forme d'un réseau de dodécaèdres rhombiques, dont l'alvéole d'abeille est en fait « une version incomplète ». « Aussi, un rayon de miel ne peut adopter qu'une seule disposition « correcte », et dans cette mesure, tout le travail de la ruche est contrôlé par les forces de la gravité ». Fait révélateur, il fait appel, comme souvent dans ce texte gigogne, aux écrits d'un autre, ici l'astronome Giacomo Filippo Maraldi (1665-1729), neveu de J.D. Cassini, qui observant les ruches de celui-ci, avait déterminé les mathématiques à l'œuvre dans l'édification de ces structures, et avait adopté « pour seuls et infaillibles guides la simplicité et l'élégance mathématique ». Tout D'Arcy Thompson semble ici synthétisé : la beauté mathématique avant toute chose, placée dans la bouche d'un ancien et éclectique savant. En se réclamant de ce dernier, il défend l'idée que cette régularité est le fait de pressions équilibrées exercées par les abeilles les unes sur les autres lors de l'édification. Cependant, une autre explication est possible, qu'il fait mine d'explorer. Pour des raisons mathématiques, d'ailleurs liées aux précédentes, cette structure en rayons hexagonaux n'est pas seulement simple et élégante : elle est celle qui permet d'optimiser la gestion de l'espace et le stockage de miel en relation avec l'économie maximale en cire pour un volume donné. Pour un darwinien classique, cette donnée serait à la base de l'hypothèse suivante :

2 Ce passage se trouve pp. 125-134 dans l'édition donnée au Seuil en 2009. ; D'Arcy Thompson traduit de l'anglais par Dominique Teysssié. Préface Stephen Jay Gould, édition établie et présentée par John Tyler Bonner. Avant-propos Alain Prochiantz, Seuil, Paris collection Science ouverte, 2009.

les abeilles modernes sont les descendantes d'une lignée sélectionnée pour sa gestion économe de la cire. D'Arcy Thompson ne néglige pas cette hypothèse, mais en donnant la parole à ses partisans (Pappus, Réaumur, et du bout des lèvres, Darwin), il l'écarte assez vite, arguant que les abeilles ne sont pas ... économes de leur travail ! Il opère ici un véritable choix d'hypothèse, et sa conclusion est à l'avenant : « s'il relevait de la plus haute fantaisie de supposer que les abeilles avaient consciemment recherché une technique "économique", il est à présent certain que la merveilleuse régularité de leur architecture résulte plutôt du jeu automatique de certaines formes physiques ; mais le mécanisme précis de cet automatisme est loin d'être clair ».

Face à cette conclusion fort partielle trois points méritent d'être relevés. Le premier est le choix d'une hypothèse dont les mécanismes lui demeurent inconnus, mais qui est en cohérence avec son obsession de la pureté mathématique. Le second est le fait d'affubler l'hypothèse combattue de l'adverbe « consciemment », qui voudrait faire de la solution adaptative le fruit d'une volonté individuelle des abeilles : c'est faire mine de ne pas comprendre l'originalité de la pensée darwinienne, qui ne présuppose pas de conscience adaptative, mais prend acte de ce que la nature crée spontanément des variants parmi lesquels un tri s'opère sur la base de leur adaptation différentielle au milieu. Enfin, on note encore une fois un certain trouble dans le rapport à la temporalité, puisqu'en assénant que les abeilles ne sont pas « économes », d'Arcy Thompson joue presque sur les mots : ce caractère industriel individuel n'est pas en contradiction avec l'optimisation progressive de l'efficacité de l'espèce au travail que la sélection naturelle a permise.

Une fois et une seule D'Arcy Thompson prend vraiment le temps de concéder un certain rôle à l'hérédité, dans le chapitre *Forme et efficacité mécanique* : « il serait sans doute exagéré de ne voir en chaque os que la résultante de l'action directe et immédiate de l'environnement physique et mécanique. Cela reviendrait tout simplement à nier [...] le rôle de l'hérédité [...] Il ne fait nul doute que l'importance du principe d'hérédité n'a d'égal que son caractère mystérieux, c'est *l'un* des facteurs prépondérants en biologie ». Mince concession : l'auteur poursuivant d'ailleurs en mettant en garde son lecteur contre l'erreur qui consisterait à accorder trop d'importance à l'hérédité ! On peut légitimement repérer là une prudence toute diplomatique de quelques lignes, qui ne saurait masquer l'offensive résolue qu'il engage dans le reste du livre. Ce que l'on peut relever, en revanche, c'est la défiance que le « mystère » inspire à D'Arcy Thompson. On sent que la génétique telle qu'il la perçoit lui paraît trop cryptique pour répondre à l'objectif qu'il s'est fixé d'unifier la biologie et les autres sciences, avec le langage mathématique pour grammaire. On peut voir dans cette réticence de principe une formidable occasion manquée. Quant à la dimension « mystérieuse » de la génétique, D'Arcy Thompson pourrait bien ne pas avoir eu tort...

*

Que nous dit sur le présent de la pensée biologique ce long détour par un ouvrage complexe, passionnant mais à bien des égards déroutant et daté ? Il serait malhonnête de perdre de vue son louable objectif initial : cette fameuse unification des sciences, en d'autres termes l'arrimage de la biologie à la physique. Actuellement, alors qu'un nombre croissant de physiciens s'intéressent au vivant, les travaux de d'Arcy Thompson sont repris à l'aide de techniques de mesure modernes, permettant de montrer que certains phénomènes ne semblent pas codés par des gènes, mais le résultat d'interactions physiques compte tenu des propriétés des différents constituants cellulaires. Mais faut-il pour autant en conclure que les explications darwiniennes sont prises en défaut ? La réponse ici est non.

Ce que les nouveaux lecteurs de d'Arcy Thompson contestent, c'est la centralité du concept de programme génétique vu comme la déclinaison moléculaire de l'hérédité et, partant, comme la base matérielle de la sélection naturelle. Or c'est là une réduction caricaturale à laquelle ne résume pas le

darwinisme. Il n'y a pas de vérité révélée que l'on appellerait « le » darwinisme : la théorie de Darwin a subi différentes mues en se heurtant à de nombreuses théories d'abord vues comme incompatibles avec elle, mais qu'elle a pu intégrer progressivement. Ce fut le cas de la génétique mendélienne au cours de la première partie du XX^e siècle. Mais le projet initial du darwinisme, sa substance même, était de comprendre les mécanismes concrets expliquant la diversité du vivant, l'adaptation des organismes à leur milieu et la transmission des caractères modifiés à la descendance. Ainsi Darwin a fait de la biologie un point de rencontre entre la matière et le temps. Que la génétique ait permis d'identifier les bases moléculaires de cette transmission est une chose ; qu'elle ait permis de comprendre le lien existant entre les gènes et les caractères associés est tout aussi vrai ; mais qu'elle soit l'alpha et l'oméga de toute explication évolutive est beaucoup plus discutable ; et c'est ce que, poussé jusqu'à l'absurde, la métaphore du « programme génétique » a trop souvent voulu accréditer. Le succès de cette métaphore heuristique, mimant le développement de l'informatique au lendemain de la guerre, a, dans ses excès, détourné la biologie de son objet propre. Pour reprendre la remarque de l'évolutionniste et philosophe des sciences Massimo Pigliucci, le darwinisme qui était précisément au départ une théorie des formes (voir l'exemple fondateur des pinsons dont les becs affectent des formes différentes car adaptés à des situations variées), de leur apparition, de leur transmission, est devenu par glissements successifs une théorie des gènes³. De supports de l'« information » qu'ils étaient, les gènes sont devenus origines de tous les mécanismes.

Ce raisonnement fut poussé à l'extrême par Richard Dawkins et sa théorie du gène égoïste, selon laquelle les individus ne sont que des artefacts inventés par les gènes pour se reproduire. Ce renversement de perspective a été utile pour tirer la biologie évolutive de certaines ornières, notamment des explications de comportements sociaux par un prétendu « altruisme » naturel à forte connotation morale. Mais, dans sa provocation intrinsèque, la théorie du gène égoïste donna un coup de balancier qui finit par réintroduire un génome-programme tout puissant, qui ressemble furieusement à ce Dieu dont la science moderne et matérialiste cherche à se passer. Savoureux paradoxe quand on sait que Richard Dawkins est certainement le plus célèbre des athées militants ! Or c'est précisément parce que la biologie moderne vit encore, et c'est regrettable, sous le règne des gènes omniscients et omnipotents, que tout résultat tendant à relativiser leur importance est saisi par les détracteurs du darwinisme comme une occasion d'en saper les fondements. Ainsi les prosélytes du *génocentrisme* ont, bien malgré eux, contribué à un processus de fragilisation du darwinisme. Car si l'on se rappelle son projet initial (et son éthique) : fonder la biologie en science positive, il n'y a aucune raison de croire que Charles Darwin aurait refusé de prendre en compte dans l'édification des organismes les lois de la physique, de la gravité, de la pression, de la mécanique des fluides chères à D'Arcy Thompson.... Mais par ailleurs Darwin cherchait à expliquer la diversité du vivant et son adaptation au milieu dans sa temporalité : il connaissait les subtiles différences entre des dizaines d'espèces et sa réflexion est née de là. Or il n'y a pas de lois de la physique différentes pour les pinsons à gros becs et pour les pinsons à becs fins : ces espèces sont des variations autour d'un même thème, et ce thème est la rencontre des lois universelles de la physique avec les contingences de leur milieu de vie. C'est là que D'Arcy Thompson et ses émules atteignent leur limite : expliquer, retrouver, modéliser, formaliser toutes les éclaboussures et toutes les spirales du monde, même si cela peut enrichir la pensée biologique, n'expliquera jamais l'historicité de l'appropriation de ces phénomènes par le vivant sous des formes variées.

Voilà pourquoi un darwinisme moderne n'a rien à craindre, et même tout à gagner, d'une clarification des rôles. Il a démontré que le vivant est une matière avec une histoire, il en a déchiffré les mécanismes fondamentaux. Dès lors, il est légitime de postuler, au moins à titre provisoire, qu'une structure ou une forme est le produit d'une adaptation par le jeu du hasard et de la sélection : qu'elle est « darwinienne ». Mais selon le principe de l'économie d'hypothèses, le darwinisme

3 M. Pigliucci, «Avons-nous besoin d'une "synthèse évolutive étendue" ? », in T. Heams et al. (dir), *Les Mondes Darwiniens* (2010, Syllepse, Paris)

contemporain doit aussi savoir accueillir les explications mécanistes parcimonieuses qui se passent de la nécessité d'un gène pour décrire un phénomène, avec le corollaire indispensable que ses conditions de reproductibilité soient établies ; l'étude des convergences, bien connue des phylogénéticiens, en est un exemple. Il doit aussi savoir accueillir les différentes formes de l'hérédité autres que génétique, parfois rassemblées sous le terme d'épigénétique, en en déchiffrant les mécanismes et en en mesurant les importances relatives : cela n'empêchera pas que ces formes soient soumises au jeu du hasard et de la sélection. Ainsi, une des recherches les plus pointues et les plus passionnantes de la génomique structurale contemporaine consiste-t-elle à réintroduire la notion de forme là où le « programme » l'avait exclue, c'est-à-dire dans l'ADN même. En effet, alors qu'on a longtemps considéré cette molécule comme une simple « piste de lecture » portant les gènes en enfilade, on sait observer depuis une dizaine d'années la topologie de l'ADN, ses repliements, la forme des différents chromosomes d'un noyau et montrer que leurs positions relatives peuvent avoir un impact direct sur la manière dont les gènes sont utilisés par la cellule. Ainsi l'« information » génétique est prise en étau entre une forme qui la conditionne, celle des chromosomes, et la forme qu'elle contribue à édifier, c'est-à-dire la cellule et l'organisme. On sait de plus que ces formes chromosomiques sont partiellement héréditaires de cellule-mère à cellule-fille : autre hérédité, qu'il faudra intégrer à notre cadre global de compréhension. D'autres approches complémentaires, telles l'*ontophylogenèse* de Jean-Jacques Kupiec⁴, longtemps théorique mais désormais soutenue par de nombreuses données expérimentales, permettent d'envisager une sortie de l'aporie du génocentrisme. Elles s'inscrivent dans le contexte d'un darwinisme rénové, qui contribue à démystifier la génétique en n'en gardant que le meilleur. Pourfendeur du « mystère », D'Arcy Thompson aurait peut-être approuvé.

Thomas HEAMS

4 Pour une synthèse récente de ses travaux, voir J.-J. Kupiec, *L'origine des individus*, Fayard 2009, et la recension qu'en donne Lucie Laplane, *ce volume*.