

Actualité de Darwin

Le grand naturaliste anglais Charles Darwin est né en 1809 et son livre le plus important, *L'Origine des espèces*, date de 1859. Nous célébrons cette année un double anniversaire : le bicentenaire de sa naissance et le cent-cinquantième de l'ouvrage qui changea notre conception du monde biologique.

À l'occasion de la prochaine parution d'un livre de référence sur le darwinisme contemporain¹, nous avons voulu insister sur la prévalence de la théorie darwinienne de l'évolution, sa fécondité, sa capacité d'étendre ses domaines d'application.

Jean Gayon (philosophe, Paris 1 Panthéon-Sorbonne et IHPST) décrit ici l'épistémologie de la théorie de l'évolution;

Jean-Jacques Kupiec (biologiste moléculaire, centre Cavallès, ENS) présente sa conception du darwinisme cellulaire et ses conséquences sur les rapports entre ontogenèse et phylogenèse ; enfin, **Philippe Huneman** (philosophe, CNRS, IHPST) évoque les débats très récents au sujet de l'extension possible de la théorie de l'évolution.

Si le noyau théorique du darwinisme est apparemment simple (variation-sélection), il pose d'importantes questions épistémologiques. On entend encore souvent cette critique selon laquelle l'évolution étant un processus historique, il n'est pas possible d'apporter des preuves expérimentales des mécanismes de l'évolution et, par

conséquent, que la théorie de l'évolution diffère grandement, sous cet aspect, de la physique. Cette objection est-elle pertinente ?

Jean Gayon : Je suis en désaccord avec cette objection. Pour plusieurs raisons.

1) Au niveau d'abstraction le plus élevé, le principe de sélection naturelle ressemble beaucoup à un énoncé de portée universelle illimitée. Il faut pour cela une formulation de ce principe plus abstraite que celle qu'en avait Darwin. Richard Lewontin a fourni une telle formulation en 1970² : le concept darwinien de sélection se résume en trois principes : « (1) Des individus différents dans une population ont des morphologies, des physiologies, ou des comportements différents (variation phénotypique). (2) Des phénotypes différents ont des taux de survie et de reproduction différents dans des environnements différents (fitness différentielle). (3) Il y a une corrélation entre parents et enfants du point de vue de leur contribution respective à la formation des générations futures (la fitness est héritable)³. » Ces principes peuvent eux-mêmes être généralisés, en évitant de faire mention d'un niveau d'organisation particulier. Le processus de sélection naturelle est alors défini comme un

processus qui exige l'existence d'entités qui aient simultanément trois propriétés : « La généralité du principe de sélection signifie que toute entité naturelle capable de variation, de reproduction, et d'héritabilité, peut évoluer⁴. » La condition de variabilité signifie qu'il ne peut y avoir de sélection si les individus composant une population ne présentent pas de différences : *pas de sélection sans variation préalable*. La condition de reproduction est aussi essentielle : la sélection naturelle ne peut être un processus de changement (virtuellement) indéfini que s'il y a reproduction (et si bien sûr les chances de reproduction sont inégales). Si ce n'est pas le cas, on a au mieux un processus d'élimination des moins aptes, mais certainement pas un mécanisme de changement graduel et ouvert. La dernière condition spécifie le lien entre les deux premières : la sélection naturelle n'est un mécanisme de changement que s'il y a corrélation entre les caractères différentiels des reproducteurs et les caractères de leurs produits. Ces conditions ne font mention d'aucun niveau d'organisation biologique particulier.⁵

Une fois qu'on admet une telle formulation de la sélection naturelle, il est aisé de voir que ce principe n'exige pas de se référer à une portion définie de l'espace-temps, et en particulier pas à l'histoire de la vie sur la planète Terre. On peut former des contrefactuels du genre suivant : si une population de systèmes autoreproducteurs existait en un point quelconque de l'espace-temps, avec une répllication de grande robustesse, mais pas totale, c'est-à-dire faisant parfois des copies d'eux-mêmes comportant des erreurs, alors cette population évoluerait par sélection naturelle, au sens défini ci-dessus. Comme le montre cette construction contrefactuelle, le principe de sélection naturelle ne dépend pas de notions telles que « gène »,

« organisme », « ADN », ou quoi que ce soit qui réfère à une théorie biologique particulière. Le principe pourrait s'appliquer à des systèmes autoreproducteurs fonctionnant à partir de composants matériels autres que ceux des êtres vivants que nous connaissons ; il pourrait aussi s'appliquer à des systèmes artificiels (et il le fait d'ailleurs).

À noter que d'autres principes couramment mobilisés en théorie de l'évolution permettent le même genre de raisonnement : par exemple les principes théoriques mobilisés dans la théorie de la dérive aléatoire (pas besoin de préciser « génétique »), ou la théorie neutraliste de la variance géographique.

Bref, à ce niveau de généralité, la théorie de l'évolution n'a rien à envier aux meilleures théories physiques. Comme l'ont noté un certain nombre de physiciens, la capacité de se reproduire conduit à des évolutions dynamiques totalement différentes de celles traditionnellement considérées par les théories physiques usuelles⁶.

2) Ces principes sont construits de manière statique. Ils ne peuvent donc être traités comme des principes décrivant une action causale, au sens de propagation d'un effet matériel bien défini dans l'espace et dans le temps. Denis Walsh, Mohan Matthen, et plus récemment Philippe Huneman, ont développé des réflexions fascinantes sur ce sujet.

3) Cela dit, pour redescendre au niveau où les évolutionnistes expliquent et prédisent effectivement avec leurs modèles, si l'on regarde comment fonctionnent les modèles de la génétique des populations (modèles de sélection, de migration, mutation, dérive aléatoire, évolution sous contrainte de système de croisement), noyau dur de la théorie contemporaine de l'évolution, on voit que la plupart de ces modèles décrivent des évolutions réversibles, au moins en théorie. Par exemple, si

l'on construit un modèle d'évolution sous contrainte de mutation récurrente, on peut toujours imaginer une mutation récurrente réversible capable de renverser l'effet. C'est peut-être une vue de l'esprit du point de vue empirique, mais c'est au moins possible. Il en va ainsi pratiquement de la plupart des modèles de génétique des populations. Cette situation théorique n'est pas sans rappeler la manière dont Carnot traitait le second principe de la thermodynamique.

Une autre question importante concerne la notion cruciale d'adaptation. Quels sont les outils méthodologiques qui permettent de statuer sur le caractère adaptatif ou pas d'un trait ?

J. G. : Il faut distinguer, comme on le fait couramment aujourd'hui, « une adaptation » (= un trait adapté), et un « caractère adaptatif ». Dans le premier cas, il s'agit d'un trait qui a été sélectionné (en général par un processus cumulatif et long, mais pas nécessairement), et, dans le deuxième, un trait qui contribue à la fitness (valeur sélective) présente d'un organisme.

Dans les deux cas, il est pratiquement toujours coûteux de mettre à jour les structures et/ou processus qui ont contribué ou contribuent à favoriser la survie et reproduction des organismes en question. Par exemple, il est coûteux de montrer précisément en quoi les hétérozygotes pour le gène de la drépanocytose, dans les régions à malaria, sont avantagés par rapport à ceux qui ne le sont pas : il faut des données de biologie moléculaire, de physiologie des globules rouges, des données sur le comportement de ceux-ci dans les capillaires sanguins, des données sur le cycle du protozoaire parasite, et mon-

trer comment un génotype hétérozygote aboutit paradoxalement à des organismes plus résistants à la malaria. Le point important à comprendre est celui-ci : il ne faut pas confondre deux niveaux d'analyse : l'un, centré sur les effets d'un processus de sélection naturelle (on constate un biais dans les viabilités et fécondités, et c'est d'ailleurs ainsi qu'on repère un fait probable de sélection naturelle) ; l'autre, qui examine les mécanismes responsables de ce biais (pour cela il faut une analyse en termes d'ingénierie).

Ne peut-on pas estimer que certains courants d'analyse des fondements de la théorie de l'évolution insistent trop sur l'aspect « sélection » au détriment de l'aspect « variation » ?

J. G. : C'est un faux problème. Darwin lui-même, dans la 6^e édition de *L'Origine des espèces*, a appelé sa théorie « théorie de la descendance avec modification par la variation et la sélection naturelle ». Oui, assurément, de nombreux évolutionnistes contemporains ont pêché par confiance excessive et naïve dans une vision panadaptationniste de l'évolution. Ils se sont centrés alors sur une vision relativement paresseuse de la sélection, s'intéressant à ses effets supposés sans s'interroger sur les sources de variation disponible. C'est en effet une grande question empirique que de déterminer dans quelle mesure cette variation pourrait effectivement canaliser l'évolution possible par sélection naturelle.

D'une manière générale, comment caractériser le régime de preuves de la théorie darwinienne de l'évolution ?

J. G. : Dans le cas de la paléobiologie, la preuve est essentiellement du même ordre que dans l'ensemble des

sciences historiques. Il faut remonter d'archives (fossiles) à des patterns, et, éventuellement, à des classes d'événements d'une certaine généralité. Pour expliquer on ne peut guère que construire des scénarios plausibles, qui n'en sont pas moins réfutables, à condition de disposer de données adéquates.

Dans le cas de la néontologie (microévolution, en gros), la théorie n'est pas dépourvue de pouvoir prédictif. On fait d'excellentes prédictions, par exemple, sur l'évolution de systèmes génétiques simples, ou sur l'évolution de peuplements insulaires sous l'effet de faunes ou flores invasives. Mais il est vrai que, bien souvent, les choses sont tellement compliquées qu'on fait des rétrodictions plus que des prédictions au sens propre. Quoi qu'il en soit, la méthode est la bonne vieille méthode expérimentale : construction d'hypothèses (ou de modèles), déduction de conséquences, et réalisation d'expériences ad hoc.

Reste enfin cette partie de la biologie de l'évolution qui s'appuie massivement sur la simulation. Les problèmes sont alors comparables à ceux qu'on rencontre dans l'étude des systèmes complexes.

Cette question est sans doute la plus difficile, car il n'y a pas de réponse simple. L'évolution est un phénomène d'une complication extrême, qui peut être étudiée par de nombreuses voies et à de nombreuses échelles. La question de la preuve ne se pose pas de la même manière lorsqu'il s'agit d'identifier un fossile et de le situer dans une classification phylogénétique, d'expliquer tel ou tel de ses caractères (adaptation, laquelle, ou autre chose), ou enfin lorsqu'il s'agit d'étudier la dynamique évolutive d'un phénomène contemporain dont on peut manipuler des paramètres.

L'un des grands problèmes de la théorie de l'évolution est de concilier l'embryolo-

gie et les processus phylogénétiques. L'Eco-Devo est une piste très explorée. De votre côté, vous avez développé l'idée « d'ontophylogenèse ». Quels problèmes théoriques vous semblent ainsi réglés grâce à cette nouvelle idée ?

Jean-Jacques Kupiec :

Les théories biologiques cherchent à appréhender l'espèce et l'individu. Mais on a généralement considéré leurs genèses respectives comme des phénomènes distincts. De ce fait, l'évolution des espèces et le développement des organismes sont expliqués par deux théories différentes, la sélection naturelle et le programme génétique. Cette séparation pose un problème récurrent. En fait, les deux processus sont imbriqués l'un dans l'autre. Concrètement, l'évolution des espèces passe par la reproduction des individus qui se succèdent. Il faut donc nécessairement qu'il y ait un point de jonction entre la théorie de l'évolution et la théorie du développement embryonnaire. On considère que l'évolution des espèces provient de la transformation par mutations des programmes génétiques codés dans l'ADN. Si cette théorie permet logiquement de rattacher les deux processus l'un à l'autre, son coût est élevé. Elle induit de nouveaux problèmes liés au déterminisme génétique très fort auquel elle aboutit, et où l'ADN devient omnipotent : par ses mutations, il gouverne l'évolution et par l'information génétique qu'il contient il dirige la genèse des organismes. Depuis le séquençage des génomes, on a la confirmation qu'une telle conception est difficilement tenable. D'une part, il y a beaucoup moins de différences entre les génomes des organismes, y compris ceux qui sont phylogénétiquement éloignés, que ce qui était prédit. Il est donc difficile d'expliquer l'évolution par l'addition des mutations ponctuelles de l'ADN. D'autre part, la lecture de ces gé-

nomes n'a pas permis de déchiffrer les fameux programmes génétiques qui contrôleraient le développement embryonnaire. Il y a beaucoup moins de gènes que ce qui semble nécessaire pour expliquer l'ensemble des fonctions réalisées par un organisme.

À cause de ces limites du déterminisme génétique, on assiste maintenant à un véritable changement de paradigme, avec l'émergence de la biologie des systèmes. Au lieu d'être centrée sur l'ADN, la compréhension des organismes passe par leur appréhension en tant que systèmes. Dans ce nouveau cadre, on cherche à équilibrer les influences provenant des différents niveaux que sont l'ADN, les réseaux de protéines, les tissus cellulaires, l'organisme et l'environnement. Cette biologie postgénomique fait un appel massif à la bio-informatique pour intégrer les quantités énormes de données recueillies par l'analyse à grande échelle des transcriptomes et des protéomes. Elle vise à identifier la totalité des ARN et des protéines présents dans une cellule pour dresser la carte des interactions qu'ils entretiennent ensemble sous forme de réseaux. De cette manière, on espère arriver à une description exhaustive du fonctionnement cellulaire. Cependant, le progrès scientifique ne découle pas uniquement de l'accumulation de données. Les observations que l'on fait dépendent autant des théories qui orientent la recherche que l'inverse. Il n'est pas évident que la biologie des systèmes réussisse à dépasser les contradictions de la TSE si elle ne résout pas aussi sur le fond le problème originel, qui est la séparation de l'évolution et de l'embryogenèse. Pour cela, il est nécessaire de développer un nouveau cadre conceptuel.

La théorie de l'ontophylogénèse (ou darwinisme cellulaire) résout ce problème et apporte un cadre conceptuel permettant d'échapper à l'omnipotence de l'ADN. Dans ce nouveau cadre théorique, le développement embryonnaire n'est plus l'expression d'un programme génétique déterministe mais le résultat d'un processus darwinien agissant au niveau des populations de cellules constituant l'embryon. Ces cellules se différencient de manière aléatoire, notamment grâce au fonctionnement probabiliste des gènes et, pour s'organiser en tissus fonctionnels, elles sont soumises à des contraintes sélectives provenant de la structure globale de l'embryon. Ce mécanisme de hasard-sélection interne à l'embryon est lui-même conditionné par la contrainte sélective externe provenant de l'environnement, c'est-à-dire par la sélection naturelle au sens classique du terme.

Le développement embryonnaire et l'évolution sont ainsi réunifiés en un processus unique, ce qui permet de résoudre les problèmes induits par leur séparation⁷.

On entend de plus en plus parler d'une nécessaire extension de la théorie synthétique de l'évolution, sous le nom de «SEE: synthèse étendue de l'évolution» (Extended Evolutionary Synthesis)⁸. De quoi s'agit-il ?

Philippe Huneman: La TSE (qui date des années 1930-1950), était principalement fondée sur la génétique des populations, et avait donné lieu à une formulation mathématique du processus d'évolution par sélection naturelle. Le développement (ou ontogenèse), l'expression des gènes, et les relations entre espèces (objet de l'écologie), restent

marginiaux dans cette synthèse. Même si les auteurs de la TSE envisagèrent ces questions, ce n'est qu'à partir des années 1970 qu'une intégration systématique de ces aspects à la théorie de l'évolution est devenue possible.

En ce qui concerne le développement, la théorie évolutionnaire du développement (Evo-Devo) est l'un des domaines les plus actifs de la biologie actuelle. Pour les généticiens des populations, seule l'hérédité compte pour l'évolution, et le développement est neutre. Pour les auteurs de l'Evo-Devo, des mêmes génotypes dans un même environnement peuvent subir des évolutions différentes, en fonction des rythmes, des modalités de leur développement. Au lieu de définir l'évolution comme un changement de fréquences géniques dans les populations, les auteurs de l'Evo-Devo la voient donc comme un changement des processus développementaux.

Pour la TSE, l'hérédité est essentiellement génétique; les recherches récentes ont mis en évidence des phénomènes d'hérédité non génétique, ce qu'on appelle l'épigénétique (au sens étroit: interne à la cellule; au sens large: tout l'environnement cellulaire et au-delà – par exemple, la transmission culturelle). Ces considérations ne contreviennent pas au darwinisme mais étendent la notion même d'hérédité; c'est pourquoi dans ces domaines les biologistes parlent de «théorie évolutive étendue».

Un tel programme de recherche est aussi envisagé du côté de l'écologie. L'enjeu, ici, concerne les causes de l'évolution et le statut des organismes. Pour la TSE, la sélection naturelle (SN) est la cause majeure de l'évolution et les organismes s'expliquent ainsi par leur environnement auquel la SN les adapte. Or depuis une dizaine d'années, certains écologues ont souligné le rôle actif des organismes dans la

construction même de leur environnement et donc de la définition des pressions de sélection s'exerçant sur les espèces de leur communauté (ainsi, la composition du milieu des vers de terre est en grande partie le produit de leur métabolisme⁹). Ce processus de «construction de niche» est vu par certains comme un second processus évolutif majeur et requiert ainsi une extension de la théorie.

Cette nouvelle synthèse espérée (que certains nomment Eco-Evo-Devo) pose deux questions: d'une part, peut-elle être vraiment unificatrice, si l'on considère les ordres de grandeur en question, et l'hétérogénéité des entités et processus en jeu? D'autre part, le darwinisme ayant connu une première réévaluation conceptuelle de grande ampleur avec la TSE, la SEE exigera-t-elle une réélaboration conceptuelle aussi profonde, ou bien impliquera-t-elle simplement des remaniements théoriques locaux?

Dossier élaboré et coordonné par Marc Silberstein

1 T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre et M. Silberstein (dir.), *Les mondes darwiniens*, Syllepse, préface de J. Gayon, postface de R. Lewontin, à paraître en septembre 2009.

2 «The Units of Selection», *Annual Review of Systematics of Ecology and Systematics*, 1.

3 Lewontin, *op. cit.*, p. 1.

4 *Ibid.*

5 D'après J. Gayon, «Sélection naturelle biologique et sélection naturelle économique: examen d'une analogie», *Économies et Sociétés*, hors-série, 35, 1, janvier 1999.

6 Sur l'ensemble du sujet, voir J. Gayon, «De la biologie comme science historique», *Les Temps Modernes*, n° 630-631, mars-juin 2005.

7 Pour en savoir plus, voir J.-J. Kupiec, *L'origine des individus*, Fayard, 2008; J.-J. Kupiec et al., *Le hasard au cœur de la cellule*, Syllepse, 2009.

8 Lire le chapitre de M. Pigliucci dans *Les mondes darwiniens*, *op. cit.*

9 Signalons que le dernier livre de Darwin (*La formation de la terre végétale par l'action des vers*, Syllepse, 2001) était consacré à l'écologie des vers de terre et à leur influence sur leur milieu...