



HAL
open science

Prédire l'évolution ?

Nicolas Pastor

► **To cite this version:**

Nicolas Pastor. Prédire l'évolution ?. Philosophie. Université Panthéon-Sorbonne - Paris I, 2024. Français. NNT : 2024PA01H200 . tel-04758850

HAL Id: tel-04758850

<https://theses.hal.science/tel-04758850v1>

Submitted on 29 Oct 2024

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

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

UNIVERSITE PARIS I PANTHÉON SORBONNE
École Doctorale de Philosophie
Laboratoire de rattachement : IHPST (UMR8590)

THÈSE
Pour l'obtention du titre de Docteur en Philosophie
Présentée et soutenue publiquement le 11 mars 2024
Nicolas Pastor

Prédire l'évolution ?

Sous la direction de :

Philippe Huneman, Directeur de recherche CNRS-IHPST
Michel Morange, Professeur émérite de Sorbonne université, membre
associé de l'IHPST.

Membres du Jury :

M. Guillaume Lecointre, Professeur du Muséum national d'Histoire
naturelle (rapporteur)
Mme. Virginie Maris, Directrice de recherche CNRS (rapporteuse)
M. Samuel Alizon, Directeur de recherche CNRS (examinateur)
Mme. Francesca Merlin, Directrice de recherche CNRS (examinatrice)

Titre : Prédire l'évolution ?

Résumé :

Dans cette thèse, nous nous proposons de dérouler tout ce que la question qui lui sert de titre contient. Pour ce faire, nous commençons par interroger en première partie le rapport entre la prédiction et l'explication pour la philosophie des sciences et la biologie de l'évolution afin de saisir les causes d'une carence prédictive des sciences du vivant. Puis, dans notre seconde partie, nous interrogeons toutes les sources du potentiel prédictif que présente la théorie de l'évolution, à savoir l'existence de tendances et de régularités dans l'histoire de la vie, mais surtout la sélection naturelle. Après quoi, nous étudions la promesse que portent les nouvelles connaissances et les mécanismes qui se sont ajoutés à la Synthèse Moderne en ce qu'ils peuvent enrichir nos perspectives en matière de prédiction. Parce que nous avons reconnu que la prédiction de l'évolution n'était possible qu'en coordonnant au mieux la biologie avec les autres sciences de la nature, nous examinons dans une troisième partie les rapports que tissent ces sciences. Il s'agit de penser les prédictions qu'autorisent ces sciences sur le futur de la vie, mais encore d'analyser la valeur des références que font les biologistes à la physique. Enfin, nous proposons dans une dernière partie l'esquisse d'une théorie prédictive de l'évolution qui accorde une centralité aux notions de rythme, d'inertie et d'évolutivité, ce qui nous donne de redéfinir la sélection naturelle en conséquence. Notre dernier chapitre est consacré à l'examen critique des spéculations, craintes et recommandations à propos du futur de notre espèce.

Mots-clés : Complexité ; contingence ; couplage ; évolution biologique ; évolution cosmique ; évolutivité ; futur de la vie ; futur de l'Homme ; inertie ; prédiction ; rythmes de l'évolution ; sélection naturelle.

Title: Predicting evolution?

Summary:

In this thesis, we propose to unfold all that the question that serves as its title contains. To do this, we begin by questioning in the first part the relationship between prediction and explanation for the philosophy of science and evolutionary biology to grasp the causes of a predictive deficiency in the life sciences. Then, in our second part, we question all the sources of the predictive potential that the theory of evolution presents, namely the existence of trends and regularities in the history of life, but especially natural selection. After that, we examine the promise of new knowledge and the mechanisms that have been added to the modern synthesis in that they can enrich our prediction perspectives. Because we have recognized that the prediction of evolution is only possible by coordinating biology as closely as possible with the other natural sciences, we examine, in a third part, the relationships that these sciences weave. It is a question of thinking about the predictions that these sciences allow on the future of life, but also of analysing the value of the references that biologists make to physics. Finally, we propose in a final part the outline of a predictive theory of evolution that gives centrality to the notions of rhythm, inertia, and evolvability, which allows us to redefine natural selection accordingly. Our last chapter is devoted to critically examining the speculations, fears, and recommendations about the future of our species.

Keywords: Complexity; contingency; coupling; biological evolution; cosmic evolution; evolvability; future of life; future of Man; inertia; natural selection; prediction; rhythms of evolution.

Avertissement :

Cette thèse est une œuvre originale, fruit d'un long travail personnel. Elle ne contient donc ni plagiat, ni utilisation d'une quelconque intelligence artificielle.

Sauf mentions contraires, toutes les traductions sont de moi. Cela dit, il m'est arrivé d'utiliser des programmes de traduction automatique pour des langues que je ne maîtrise pas ou des traductions délicates.

J'ai opté dans le corps du texte pour le nous de modestie. Cependant, j'ai utilisé aussi un nous d'inclusion, censé représenter soit le lecteur et l'auteur, soit la communauté scientifique ou encore le genre humain.

Pour ce qui est des références, j'ai effectué plusieurs choix qu'il convient de justifier.

_J'ai opté pour un format de citation court en note comme dans le corps du texte, comprenant le nom du ou des auteurs, l'année et la page. En effet, le nombre de sources est trop important pour que je redonne en bas de page pour la première fois qu'une référence apparaît son écriture complète, car cela aurait considérablement alourdi chaque note, mais encore rallongé de plusieurs dizaines de pages ce document.

_En bibliographie, j'ai utilisé une version modifiée du style APA. Le nom du premier auteur apparaît toujours avant son prénom, ce qui ne sera pas toujours le cas pour les autres auteurs. La première date qui apparaît entre parenthèses est la date de première parution du livre ou de l'article cité. C'est aussi cette première date qui apparaît dans les références dans le corps du texte ou dans les notes infrapaginales, et ce afin de simplifier le repérage des références dans la bibliographie. S'il s'agit d'une réédition, alors le lecteur trouvera une seconde date en fin de citation qui correspond à l'édition que j'ai utilisée.

Remerciements

Ce travail n'aurait pu voir le jour sans le soutien régulier, infailible et chaleureux, que m'ont apporté ma mère Isabelle et mon beau-père Michel. Je ne pourrais vraiment vous témoigner toute la gratitude qui m'anime en écrivant ce petit mot, mais sachez qu'elle est immense et qu'elle ne saurait égaler l'affection que je vous porte. Mes sœurs, Aurélie et Constance, que j'adore, ont trouvé les paroles bienveillantes qui surent me relancer dans mon élan toutes les fois où il m'arriva de stagner ou désespérer de la qualité de mon travail. Merci. Je n'oublierai pas les attentions de ma marraine Sylvie, puisqu'elle a pris régulièrement des nouvelles de cette entreprise dont la durée l'a parfois, et à juste titre, inquiétée.

Ensuite, je tiens à remercier tout spécialement mes directeurs Philippe Huneman et Michel Morange. Messieurs, sachez que j'ai été heureux de vous avoir comme professeurs, mais aussi directeurs de cette thèse. Je vous ai lu, écouté, et j'ai médité vos travaux bien avant de vous connaître, puis j'ai continué d'apprendre sous votre tutelle pendant la gestation de ce projet. Maintenant qu'il m'est donné d'exprimer toute ma reconnaissance, je ne pourrais simplement le faire en écrivant ce que l'exercice d'une belle tradition prévoit, mais davantage en révélant ce que je crois : ce travail est habité par les styles philosophiques et l'âme de ceux que j'ai lus et qui ont gagné mon estime. Pourtant, à bien le lire, on y apercevra avant toute autre la marque indélébile qu'ont laissé vos conceptions et vos méthodes sur ma pensée. Parmi mes anciens enseignants, je tiens à remercier Jean Gayon. Non seulement, il m'a poussé à effectuer un travail que je me croyais incapable de réussir, mais c'est à lui que l'on doit le titre. À l'origine, j'avais proposé quelque chose d'interminable qui commençait par les deux mots qui sont restés. Il a dit : « bon virez-moi tout cela, on y verra plus clair ! ». Jean Gayon n'a lu que des bribes du prototype de cette thèse, et je ne saurais cacher ô combien j'aurais aimé qu'il puisse la voir achevée. Il nous a quittés au début de cette recherche, mais son enseignement survit à travers ses élèves, et désormais dans ce mémoire et son auteur qui lui doivent tant. Merci à Christophe Guégo et Siegfried Lallemand pour la richesse comme la qualité de vos enseignements. Je n'oublierai jamais tout ce que vous avez fait pour moi. Sans vous, cette thèse n'existerait pas, car je vous dois la plupart de mes connaissances en sciences naturelles et ma passion pour ces dernières.

À présent, je tiens à remercier mes amis qui m'ont soutenu pendant ces longues années. Yann mérite une mention spéciale, car je l'ai toujours considéré comme un modèle à imiter, le grand frère – alors qu'il est légèrement plus jeune que moi –, et qu'il a suivi plus que tout autre le développement de cette thèse. Nos discussions, tes encouragements, mais aussi tes moqueries (revigorantes) resteront dans mon cœur. Merci Sébastien pour avoir été là à tant de moments critiques de ma vie, à tous ces instants où j'avais besoin d'être épaulé pour ne pas sombrer. Merci Maximilien pour les sarcasmes sur le darwinisme, cette antiquité que tu trouves dépassée, et mon style qui te semble pathétique. Si l'on devait faire un concours d'ironie et de second degré, je crois bien que tu serais sélectionné et que tu recevrais la mention réservée « au plus apte » en la matière. Merci Marine pour m'avoir ébloui par ton intelligence et tes prises de position dont le style inimitable et l'originalité m'ont inspiré et me donnent à penser. Tu m'as rappelé lors de nos rares, mais passionnantes discussions, pourquoi j'aime la philosophie. Enfin, je souhaite remercier la famille Humbert qui m'a accueilli à de nombreuses reprises dans le passé et à deux moments importants : au début et à la fin de cette thèse. Merci Marie-Rose et Gérard, et merci pour votre fils Fabien qui est un ami précieux doublé d'un savant que j'estime énormément.

J'ai parlé de ma famille, de mes professeurs et mes amis, et je ne puis fermer cette adresse sans témoigner mes plus sincères remerciements à mes élèves qui ont su écrire des mots touchants sur ma qualité d'enseignant, mais aussi sur mon travail de recherche. Il me serait difficile de tous les citer, mais je n'oublierai jamais les encouragements, l'humour, la gentillesse et la *classe* de Louise R. (2^{nde} 5) ; Ludovica C., Gwendoline J. et Perrine M. (L2) ; Audrey L.-M. (5^{ème} 6) ; Romy O. et d'Olivia R. dit « Bob » (6^{ème} 3).

Cette thèse est dédiée à Michel et Renée Brassens. Je pense toujours à vous.

À Poissy, le 10 août 2023,

Nicolas Pastor

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
PRÉSENTATION DU PLAN ET DE NOTRE STRATÉGIE	8
PREMIÈRE PARTIE : SUR LES RAPPORTS QU'ENTRETIENNENT LA PRÉDICTION ET L'EXPLICATION EN PHILOSOPHIE DES SCIENCES ET POUR LA BIOLOGIE DE L'ÉVOLUTION	11
INTRODUCTION DE CETTE PARTIE.....	12
CHAPITRE I : LA THÈSE DE LA SYMÉTRIE ET LES INFÉRENCES SERVANT À LA PRÉDICTION	13
1.1. Des inférences au cœur de la prédiction et de l'explication	13
1.1.1. Puissance et faiblesse de l'induction et des raisonnements apparentés pour la prédiction.....	14
1.1.2. De la déduction comme source de prédictions et d'explications	23
1.1.3. Quelques mots sur l'abduction ou inférence à la meilleure explication.....	25
1.2. Étude de la thèse de la symétrie promue et défendue par Carl Hempel.....	27
1.2.1. Présentation de la thèse de la symétrie et du modèle D-N.....	27
1.2.2. Sur le modèle inductif-statistique et la production de lois probabilistes par le raisonnement déductif- statistique.....	30
1.3. Examen des principales critiques portées à l'encontre de la thèse de la symétrie	33
1.3.1. Introduction générale aux critiques que produisirent les savants à l'encontre des conceptions de Hempel	33
1.3.2. Critiques du point de vue des affinités respectives qu'expriment les explications et les prédictions envers la corrélacion et la causalité	36
1.3.3. Critiques du point de vue des sciences particulières	48
1.3.3.1. Critiques du point de vue de quelques sciences particulières	48
1.3.3.2. Critiques émanant des biologistes et des philosophes s'occupant de cette discipline.....	56
1.4. Des arguments pour défendre la thèse de la symétrie.....	75
CHAPITRE II : ÉPISTÉMOLOGIE DES SCIENCES HISTORIQUES : LA CONTINGENCE, LE DÉTERMINISME ET LA THÈSE DE LA SYMÉTRIE.....	79
Introduction de ce chapitre	79
2.1. Un couple primordial de la philosophie : la contingence et le déterminisme	80
2.1.1. Le déterminisme, l'explication et la prédiction.....	80
2.1.2. La contingence, le hasard et le possible.....	89
2.1.2.1. Le logoc et la contingence : une question de contradiction ?.....	91
2.1.2.2. La contingence et le possible.....	96
2.1.2.3. Le hasard, la chance et le probable.....	99
2.2. Une brève analyse des sciences historiques.....	102
2.2.1. L'histoire entre science et non-science.....	103
2.2.2. L'histoire et la loi : deux mondes que tout oppose ?.....	114
2.2.2.1. Éléments de définition et de typologie des lois	114
2.2.2.2. Critique des vertus prédictive et explicative des lois.....	118
2.2.2.3. Des rapports ambigus de l'histoire et des lois	123
2.2.3. Le projet cosmogonique de la science moderne et la réévaluation conjointe du statut des lois et des sciences historiques	127
2.3. Des figures de la contingence en biologie de l'évolution : vue d'ensemble et détail sur les thèses de Gould.....	138

2.3.1. Panorama de la contingence et du hasard en biologie de l'évolution.....	139
2.3.1.1. La contingence en biologie de l'évolution : une introduction.....	139
2.3.1.2. La mécanique quantique, les mutations et l'argument de la percolation	141
2.3.1.3. Le caractère statistique de la théorie de l'évolution comme source d'indéterminisme et d'imprédictibilité.....	146
2.3.2. De la contingence selon Gould	152
2.3.2.1. Présentation générale des thèses de Gould	152
2.3.2.1.1. Les trois formes principales de la contingence gouldienne	152
2.3.2.1.2. Le schiste de Burgess et la contemplation des possibles	156
2.3.2.1.3. Les extinctions de masse : quand Shiva et dame fortune dansent avec le destin	159
2.3.2.1.4. Quelques mots sur les motivations de Gould	160
2.3.2.2. Critiques de la contingence selon Gould	161
2.3.2.2.1. Une contingence épistémique qui ne dit pas son nom ?	161
2.3.2.2.2. La contingence et l'homme aux trois critiques.....	163
2.3.2.2.3. Paradoxes et insuffisances du chantre de la contingence	165
2.3.2.2.4. La sélection contre la contingence	169
2.3.2.2.5. Les extinctions selon Gould : des just so stories ?.....	172
2.4. La prédiction et le défi de la complexité en biologie de l'évolution : mesures et modèles.....	174
2.4.1. La richesse du vivant et sa mesure comme facteurs limitant notre capacité à prédire l'évolution	175
2.4.2. La modélisation de l'évolution, son rapport à la théorie générale et ses limitations	177
2.4.2.1. Caractérisation générale de l'activité de modélisation	178
2.4.2.2. Les modèles formels en écologie et en génétique des populations	180
2.4.2.3. Une approche féconde pour la prédiction : l'évolution expérimentale.	182
2.4.2.4. Perspectives sur la modélisation.....	188
CHAPITRE III : LA THÈSE DE LA SYMÉTRIE FACE À L'ANTAGONISME DE L'ÉMERGENCE ET DU RÉDUCTIONNISME	192
Introduction de ce chapitre	192
3.1. Introduction critique aux thèses de l'émergentisme	193
3.1.1. Histoire et spécificités du concept d'émergence.....	193
3.1.2. Des convergences entre l'émergentisme, la contingence et la thèse de la symétrie	196
3.1.3. Éléments pour la critique du concept d'émergence	198
3.2. L'émergentisme, le caractère hiérarchique du vivant, et la multiréalisabilité	202
3.2.1. Le caractère hiérarchique du vivant et l'émergence diachronique	202
3.2.2. La multiréalisabilité comme obstacle à la réduction.....	204
3.2.3. L'émergence et la sélection naturelle	210
3.3. L'émergence computationnelle et la modélisation informatique de l'évolution.....	213
3.3.1. La modélisation informatique de l'évolution : états de l'art et prospectives.....	213
3.3.2. Apports de l'émergence computationnelle pour la prédictibilité de l'évolution	219
3.3.3. La place de la nouveauté dans les modèles informatiques de l'évolution entre sélection, contingence et évolutivité.....	225
CONCLUSION DE CETTE PARTIE ET PASSERELLE VERS LA SUIVANTE.....	234
DEUXIÈME PARTIE : ANALYSE DE LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION, DE SA STRUCTURE ET SON HISTOIRE, AFIN DE DÉTERMINER LES SOURCES DE SON POTENTIEL PRÉDICTIF	235

INTRODUCTION DE CETTE PARTIE	236
CHAPITRE IV : LES RÉGULARITÉS ET LES TENDANCES EN BIOLOGIE DE L'ÉVOLUTION	240
Introduction de ce chapitre	240
4.1. Des qualifications que requèrent les régularités en biologie de l'évolution	241
4.2. Les tendances et les régularités principales dans l'histoire de la vie comme sources de prédiction...	247
4.2.1. Le couple progrès-extinction	247
4.2.1.1. Des sens du progrès en biologie	248
4.2.1.2. De l'extinction comme régularité du vivant et antithèse du progrès.....	260
4.2.2. Le couple diversification-simplification à différentes échelles.....	269
4.2.2.1. La diversification à différentes échelles	269
4.2.2.2. La complexification et la taille des organismes	274
4.2.2.3. La simplification comme tendance minoritaire présentée par le vivant.....	279
4.2.3. Le couple répétition-nouveauté	281
4.2.3.1. De la répétition dans l'évolution	281
4.2.3.1.1. De la répétition continue : l'hérédité comme principe conservateur	281
4.2.3.1.2. De la répétition discontinue : les homoplasies	282
4.2.3.2. Du trivial au révolutionnaire : quoi de neuf sous le Soleil exactement ?.....	289
CHAPITRE V : ANALYSE PHILOSOPHIQUE ET HISTORIQUE DE LA SÉLECTION NATURELLE.....	299
Introduction de ce chapitre	299
5.1. La sélection naturelle : une théorie faussement évidente cernée d'indécisions sur son statut et d'incertitudes quant à l'étendue de son pouvoir	301
5.1.1. Des indécisions sur le statut nominal de la sélection	302
5.1.2. Des incertitudes sur le pouvoir de la sélection.....	306
5.2. Des déclinaisons de la sélection : par la nature, le sexe et par l'Homme.....	316
5.3. De la triade permettant de définir le niveau et les cibles de la sélection : hérédité, coopération et compétition.....	319
5.4. Mesurer l'action de la sélection ? Une analyse de la dimension prédictive de la fitness.....	342
CHAPITRE VI : LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION DE SYNTHÈSE EN SYNTHÈSE : CONSIDÉRATIONS SUR L'ACCROISSEMENT DE SON POUVOIR PRÉDICTIONNEL ET SPÉCULATIONS SUR SON AVENIR	366
Introduction de ce chapitre	366
6.1. Conséquences pour la prédictibilité de l'évolution de ces extensions et nouveautés	369
6.1.1. Expansions relatives à l'hérédité	369
6.1.2. Expansions relatives à l'écologie et la macroévolution	377
6.1.3. Expansions relatives à la genèse de la variation étudiée selon la dichotomie des contraintes et de l'évolutivité	381
6.1.3.1. La connaissance des contraintes comme un atout majeur pour prédire l'évolution.....	382
6.1.3.2. L'évolutivité et les deux niveaux d'analyse de la plasticité.....	392
6.2. Réflexions sur l'avenir de la théorie et la croissance de son pouvoir prédictif.....	410
6.2.1. Extension ou révolution ? Considérations sur la pérennité de la Synthèse Moderne et du paradigme darwinien	411
6.2.2. La perspective de l'évolution cosmique et l'avenir de la synthèse	421
CONCLUSION DE CETTE PARTIE ET PASSERELLE VERS LA SUIVANTE.....	426

**TROISIÈME PARTIE : DE LA NÉCESSITÉ DES RÉFÉRENCES FAITES EN BIOLOGIE À
D'AUTRES CHAMPS DISCIPLINAIRES POUR LA PRÉDICTION DE L'ÉVOLUTION 427**

INTRODUCTION DE CETTE PARTIE.....	428
CHAPITRE VII : DE LA DÉPENDANCE QUE PRÉSENTE LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION ENVERS D'AUTRES SCIENCES DE LA NATURE POUR EXPLIQUER ET PRÉDIRE LA DYNAMIQUE DES SYSTÈMES BIOLOGIQUES	430
Introduction de ce chapitre	430
7.1. La dépendance considérée d'un point de vue universel : importance générale des lois de la physique- chimie.....	431
7.1.1. La thermodynamique et les conceptions énergétistes de la sélection.....	431
7.1.1.1. L'énergie et le métabolisme	431
7.1.1.2. L'auto-organisation et l'entropie	432
7.1.1.3. Les conceptions énergétistes de la sélection et leurs limites.....	434
7.1.2. Les lois de la physique comme sources de contraintes, convergences et adaptations.....	439
7.2. La dépendance considérée d'un point de vue local : la Terre et son histoire.....	444
7.2.1. Des prédictions que nous autorise notre connaissance des phénomènes célestes sur l'évolution des espèces	444
7.2.2. De l'importance primordiale de la géologie pour comprendre et prédire l'évolution	447
7.2.3. Les changements climatiques à l'intersection des sphères célestes avec celles de la biologie et de la géologie	451
7.3. Les couplages entre l'environnement physique et les systèmes biologiques comme déterminants fondamentaux des rythmes de l'évolution	454
CHAPITRE VIII : ÉVALUATION DES RÉFÉRENCES QUE FONT LES THÉORICIENS À LA PHYSIQUE POUR CONCEVOIR LA DYNAMIQUE DES SYSTÈMES BIOLOGIQUES	460
Introduction de ce chapitre	460
8.1. Les références à la mécanique et l'interprétation dynamique de la théorie de l'évolution	463
8.1.1. Le langage des forces évolutives : d'un lieu commun à des impasses.....	464
8.1.1.1. La rhétorique des forces dans la littérature.....	464
8.1.1.2. La sélection comme force dans les interprétations des équations et théorèmes qui représentent son action.....	466
8.1.1.3. Une force incertaine : la dérive.....	472
8.1.1.4. Problèmes philosophiques relatifs à la définition d'une force et de sa mesure	475
8.1.2. De l'invariance en biologie : l'inertie et les situations d'équilibre	477
8.1.2.1. L'inertie entre résistance au changement et persistance du mouvement.....	480
8.1.2.2. L'inertie comme absence de forces et résultat de l'action d'une ou plusieurs forces	483
8.1.3. La force résultante et le problème de la composition des forces évolutives	493
8.2. Une théorie de l'évolution sans forces ? La thermodynamique et le statisticalisme.....	499
8.2.1. Influence des schèmes de la physique statistique et de la thermodynamique sur les conceptions des biologistes et théoriciens	500
8.2.2. La critique de la conception dynamique de l'évolution par les tenants du statisticalisme	501
8.3. Le conflit entre les interprétations dynamique et statisticaliste comme une série de problèmes d'échelles.....	509
CONCLUSION DE CETTE PARTIE ET PASSERELLE VERS LA SUIVANTE.....	516

QUATRIÈME PARTIE : VERS UNE THÉORIE PRÉDICTIVE DE L'ÉVOLUTION ? LES PERSPECTIVES DE NOTRE ENQUÊTE ET LE FUTUR DU GENRE HUMAIN	517
INTRODUCTION DE CETTE PARTIE.....	518
CHAPITRE IX : PROPOSITIONS POUR UNE THÉORIE PRÉDICTIVE DE L'ÉVOLUTION	519
Introduction de ce chapitre	519
9.1. La centralité des rythmes dans l'esquisse de la structure d'une théorie prédictive.....	520
9.2. La sélection naturelle comme une mesure du couplage entre un système biologique et son environnement	527
9.3. Considérations sur l'évolutivité selon le niveau d'organisation et l'échelle temporelle.....	539
CHAPITRE X : LE FUTUR DE L'HOMME ET LA PRÉDICTION DE L'ÉVOLUTION.....	549
Introduction de ce chapitre	549
10.1. Du passé au présent : considérations sur la dynamique évolutive de notre espèce.....	550
10.2. Des préoccupations et des spéculations sur le futur du genre humain	557
10.2.1. Des spéculations sur l'avenir de notre espèce et des inquiétudes à propos de cet avenir.....	557
10.2.2. Des recommandations pour préserver le devenir évolutionnaire de notre espèce	569
10.3. De la valeur paradoxale de notre capacité à prédire l'évolution	581
CONCLUSION GÉNÉRALE	589
BIBLIOGRAPHIE :	593
OUVRAGES NON ATTRIBUÉS :	593
OUVRAGES PAR ORDRE ALPHANUMÉRIQUE :.....	593
SITES INTERNET :	714

Introduction générale

Au cœur de notre passion pour le savoir s'exprime une inquiétude pour le devenir. C'est elle qui œuvre en secret lorsqu'il nous prend de compléter dans nos pensées la suite d'une histoire, qu'il s'agisse d'un bout de fiction ou de réalité. Elle commande aux hommes et aux femmes leurs entreprises, fussent-elles viles ou admirables, comme elle façonne leurs rêves et suscite les cauchemars. En forçant le trait, nous la découvrirons derrière chaque pan de la vie, si bien que l'on pourrait facilement invoquer son influence pour témoigner de l'aura positive dont jouit l'activité scientifique. Interrogeons-nous donc sur ce qui fait le rayonnement d'une science. Certains diront qu'ils apprécient une discipline pour ses objets ; d'autres évoqueront la qualité et la forme des explications qu'elle peut fournir pour illuminer les phénomènes de ce monde et révéler ainsi les rouages de la nature. On pourra encore faire les louanges d'une science pour les applications qu'elle a pu engendrer. Mais s'il existait un mètre-étalon pour juger du prestige d'un savoir, c'est peut-être la capacité prédictive qui pourrait l'incarner puisqu'elle exerce une fascination sans faille sur le public et confère aux savants l'éclat des mages d'autrefois sans verser dans l'ésotérisme. Songeons en chœur à ceci : les prédictions, qu'elles soient alléguées, à l'exemple d'une antique éclipse que l'on attribue à Thalès, ou qu'elles soient confirmées, comme le retour d'une célèbre comète par Halley¹, impriment une marque indélébile sur les foules, elles ouvrent les portes de la postérité. La prédiction est ainsi une tension motrice pour les sciences en ce qu'elle génère bien des projections dans toutes les avenues qu'emprunte notre faculté de penser.

Cette thèse naît du constat que les sciences de la nature n'ont jamais été aussi productives en la matière ; qu'elles nous projettent avec force dans des futurs que la science-fiction peine à esquisser ; que certaines prédictions sont désormais admises au même titre que d'autres notions plus fondamentales et font partie de la culture scientifique générale. Loin d'être le fait de quelques marginaux, ces spéculations appartiennent le plus souvent au répertoire classique de la science, avec le risque toujours présent de tomber dans la non-science puisqu'elles sont pour les plus audacieuses impossibles à vérifier dans le temps éphémère de nos civilisations. Ce que disait Simpson de l'exobiologie s'applique ici fort

¹ Voir par exemple Leconte (2017, p. 5) sur Thalès et l'éclipse de 585 avant J.C. et page 374 pour découvrir des savants moins connus que Halley, mais qui ont pourtant produit des prédictions plus précises que ce dernier.

bien : elles sont pour les cas hyperboliques des morceaux de science sans objet². Mais laissons là cette critique et imaginons-nous entourés de scientifiques. Demandons-leur de nous parler d'avenir. Il y aura bien des géologues pour ébaucher le visage futur de la Terre³ ; des astrophysiciens pour les suivre et concevoir plus loin encore la fin de notre Soleil en une naine blanche, offrant ainsi à notre imagination le spectacle d'une planète morte, celle qui était la nôtre⁴. Encore ? Voilà que certains porteront notre regard sur le destin même du cosmos. Va-t-il connaître la mort thermique ? Les étoiles vont-elles cesser de briller pour laisser place à une grande armée de trous noirs ? Le cosmos va-t-il se déchirer ou encore renaître⁵ ? Tant de scénarios et tant de vertiges pour ceux qui les écoutent ! Ici, notre tendance à représenter l'avenir remplit une fonction contemplative qui culmine dans la réactualisation des thématiques de l'eschatologie. C'est le cas lorsque la science nous propulse en des temps lointains, passés et à venir, là où l'Homme n'est pas, là où l'Homme n'est plus. On pourra dire qu'il s'agit d'être présent, d'assister par l'esprit à des événements dont nous sommes exclus par le diktat de l'histoire et d'ainsi satisfaire notre compulsion pour le savoir. Nous y voyons l'expression d'une passion pour les récits dans les sciences de la nature et le désir de voir l'histoire du monde complétée aussi bien en amont qu'en aval.

Et si l'on s'aventure à prédire le futur de notre Terre, que peut-on dire de ceux qui l'habiteront ? Demandons aux biologistes d'imiter leurs confrères. Qu'ils nous donnent de contempler le futur des organismes ! Nous entendrons alors quelques timides spéculations sur l'évolution probable de telle ou telle molécule, protéines et acides nucléiques, parfois il sera question d'une espèce et en particulier la nôtre, d'autres feront état de leur travaux sur des bactéries et des virus ou encore des écosystèmes, mais rien qui ne défie l'imagination, rien qui ne s'éloigne aussi loin du présent comme ce qu'ils peuvent nous dire sur le passé, et rien de comparable à ce qu'annoncent leurs collègues. Et s'il s'en trouve pour esquisser ce à quoi ressemblera la vie d'un futur lointain, ils semblent condamnés à verser davantage dans la science-fiction qu'à œuvrer pour la science⁶. Quant à ceux qui suivent le chemin de la rigueur,

² Nous nous permettons de le paraphraser avec cette formule qui n'est pas de notre invention. Sur son origine, voir Simpson 1964b, p. 254 et Morange 2003, p. 234.

³ Pour l'hypothétique supercontinent Amasia, voir Yoshida 2011 ; 2016. Pour des connaissances générales sur la tectonique des plaques et des prédictions diverses à ce sujet, il convient de consulter Nield 2009. Enfin, le lecteur intéressé découvrira 4 scénarios sur la formation d'un supercontinent à venir chez Davies *et al.* 2018.

⁴ Il sera question des prédictions s'appuyant sur l'évolution de notre Soleil au chapitre VII.

⁵ Sur l'Ère des trous noirs, de 10^{40} à 10^{100} ans, voir Adams et Laughlin 1999, p. 107 *sqq.* Pour la grande déchirure (*Big Rip*) qui est prévue dans 22 Ga, soit 35 Ga après le *Big Bang*, voir Caldwell *et al.* 2003. Quant à la mort thermique de l'Univers, on peut la déduire des trois points discutés par Thomson [Lord Kelvin] 1852, p. 514.

⁶ Nous pensons notamment à certains écrits de Haldane 1924b, 1927 ; Muller 1935 ; ou ceux plus récents de Dixon 1981, 1990 ; Ward 2001. Ils seront discutés dans la suite de cette thèse et notamment au chapitre X.

ils n'ont que peu à dire, et ce peu ne s'élève qu'à peine au-dessus de la conclusion de *L'origine des espèces* :

Et tandis que notre planète, obéissant à la loi fixe de la gravitation, continue de tourner dans son orbite, une myriade de formes belles et admirables, descendant toutes d'une modeste origine, n'ont cessé d'évoluer et évoluent encore⁷.

Voilà donc le condensé des modestes prédictions que nous offrent les biologistes : dans le futur, les organismes évolueront encore. Marqué par notre déception, nous devons questionner davantage la communauté des savants. Pourquoi notre capacité à prédire l'évolution est-elle si limitée ? Écoutons les réponses que l'on pourrait recevoir. L'une d'elles sera teintée de philosophie et de poésie⁸ ; elle nous abreuvera de la contingence et niera que l'on puisse se projeter dans le futur du monde organique car ce qu'il a en propre nous l'interdit. Cette réponse pourra prendre la voix des philosophes : c'est par exemple l'élan créateur d'un Bergson qui l'a propagée⁹. Parfois, elle s'exsudara d'une longue carrière dédiée à la discipline et consciente de son histoire, nous pensons à Stephen Jay Gould¹⁰. Mais telles que nous les avons exposées, nous devons reconnaître que ces postures théoriques ne sont que la caricature des pensées de leurs auteurs et représentent des positions minoritaires. De fait, la réponse la plus courante est celle qu'aurait pu nous livrer l'homme de la rue : il nous dira qu'il est impossible de prédire l'évolution. Or, nous savons quelle muse lui aura inspiré cette parole. Elle se nomme humilité et nous demande de considérer que l'évolution est bien trop complexe pour être prédite ; que le fil de la vie n'est pas un mais multiple et qu'une myriade de Clotho, Lachésis et Atropos sont constamment à l'œuvre et tissent son destin. À l'opposé, se trouvent des savants qui jurent de l'existence de lois structurant le monde biologique et qui gouvernent son devenir¹¹. Dans cet ensemble hétéroclite, certains pensent connaître ces lois, tandis que d'autres pressent leurs pairs de les découvrir. Néanmoins celui qui rentre dans la science avec l'esprit d'un philosophe ne saurait admettre aucune de ces courtes réponses comme satisfaisante. C'est pourquoi il se questionne. Il se questionne d'autant plus qu'il considère les nombreux succès d'un édifice théorique qui a prospéré dans ses spécialités, mais dont le cœur reste ferme : il s'agit de comprendre l'histoire et le fonctionnement des organismes.

⁷ Darwin 1859, p. 490.

⁸ Cf. Russell (1928, p. 49) qui distingue dans *L'évolution créatrice* (Bergson 1907) l'œuvre d'un poète, et non d'un théoricien respectable.

⁹ Les positions de M. Bergson seront examinées à diverses reprises en partie I et II.

¹⁰ Les positions de M. Gould sur la contingence de l'évolution seront discutées au chapitre II.

¹¹ C'est le cas de certains partisans de l'orthogénèse, mais aussi de ceux qui considèrent que l'auto-organisation et les contraintes sont si prégnantes dans l'évolution qu'elle en devienne prédictible.

Nous sommes de ceux qui ne sauraient se satisfaire des réponses mentionnées. Nous sommes de ceux qui s'interrogent sur l'état d'une science qui semble avoir atteint sa maturité et qui a encore à rougir devant ses consœurs car elle peut jalouser leur prétendue capacité à se projeter dans l'avenir. Certes, on opposera à ces prédictions prodigieuses qu'elles ne sont que les conséquences de modèles à parfaire ou de théories toujours faillibles, et qu'il ne faut pas être dupe devant des productions savantes qui s'élèvent bien au-delà des frontières du connaissable : elles ne sont que les rêveries et spéculations d'un petit groupe de savants. Mais il demeure que dans ce domaine la biologie de l'évolution n'ose pas ; elle ne s'aventure pas là où les autres sciences de la nature semblent commettre un exercice normal pour asseoir et exhiber la maîtrise de leur objet. Il nous faut donc comprendre ce déficit apparent et l'étudier en profondeur. Non seulement il n'est pas dit que les thèses dominantes – celles de l'imprédictibilité pratique – soient fondées, mais aussi il semble que nous n'ayons pas pleinement cerné les causes de cette carence. Par conséquent, nous devons examiner soigneusement les nombreuses questions et incertitudes qui portent sur le pouvoir prédictif de la biologie de l'évolution. En voici quelques-unes que nous jugeons primordiales. Dans quelle mesure peut-on prédire l'évolution ? Comment expliquer l'écart manifeste entre la puissance des prédictions émises par les biologistes et celles venant des autres sciences de la nature ? Quels sont les principes et les lois de la théorie de l'évolution sur lesquels se fondent de possibles prédictions ? Quelles sont les particularités du monde vivant qui limitent la portée de nos prédictions ? Tout autant de formules que l'on pourrait fondre en une seule et unique question : prédire l'évolution ? Dans cette thèse, nous allons nous emparer de cette question laconique et dérouler tout ce qu'elle contient.

Ce faisant, nous rencontrerons fatalement le pourquoi d'une telle entreprise et nous serons contraint d'évoquer les motifs et les bénéfices qu'il y a à prédire. Une théorie qui serait en mesure de représenter les formes organiques des temps à venir ne semble pas posséder de valeur pratique. Elle pourrait certes exaucer la vertu contemplative que nous avons discutée. Cependant, nous ne cachons pas au lecteur d'avoir caressé à maintes reprises le rêve sans doute puéril d'entrevoir la descendance du vivant, de plonger notre esprit dans ce problème qui passe pour un abîme : où va la vie ? Cet aveu fait, il nous faut délaissier les sphères de la philosophie spéculative pour reconnaître que la capacité à anticiper l'avenir recèle la promesse d'un pouvoir sur le monde. La prédiction de l'évolution est effectivement riche d'applications. Nous pensons à l'agriculture, l'épidémiologie et plus généralement la médecine, avec la production de médicaments et de stratégies efficaces contre les bactéries,

les virus et autres parasites¹². Mais il y a plus. Pour une humanité prométhéenne, l'inquiétude que nous avons mentionnée en ouverture s'exprime avec d'autant plus de vigueur qu'elle est devenue par la force du nombre et de la technologie une sorte de lieutenant de Dieu sur Terre¹³. Le monde et son entretien lui semblent être sa responsabilité ; elle s'imagine être Atlas le portant sur ses épaules à la place du ciel. C'est pourquoi elle doit s'essayer à la prédiction de l'évolution afin d'en retirer une meilleure connaissance des écosystèmes et de son impact sur leur devenir¹⁴. Quelles que soient nos ambitions pour la biodiversité de demain, notre action ne pourra faire l'économie d'une théorie prédictive de l'évolution qui informera de manière décisive nos stratégies¹⁵. Enfin, le devenir de notre espèce, de ses mutations sociales, civilisationnelles et anthropologiques les plus critiques à la perspective de son extinction, est en partie conditionné par notre aptitude à discerner les routes qui prolongeront notre épopée biologique de celles qui mènent à des impasses dans ce vaste labyrinthe qu'est l'évolution¹⁶.

En dehors de la destinée humaine, nous devons signaler au lecteur que ces applications possibles n'occuperont pas l'avant-scène de notre exposé. Ce que nous visons regarde davantage le plan théorique. S'il nous faudra sans doute renoncer à la perspective d'une

¹² La littérature que nous avons consultée traitait essentiellement de l'intérêt d'une meilleure connaissance de l'évolution pour émettre des prédictions fécondes en médecine. De nombreux travaux portaient sur l'évolution des virus pathogènes à l'exemple de Fitch *et al.* 2000 ; Bush 2001 pour une revue sur différents pathogènes ; Luksza et Lässig 2014 ; Neher *et al.* 2014. D'autres s'intéressaient aux conditions d'apparition de résistances aux antibiotiques chez des bactéries pathogènes, et leur prédictibilité. Voir par exemple Orenca *et al.* 2011 ; Yen et Papin 2017. Pour sa part, Morange (2016, p. 380) considère qu'il est douteux que l'on puisse effectivement prédire « les chemins évolutifs » que suivront les virus, mais que le progrès des connaissances permettra de mieux restreindre et cerner l'espace des possibles, soit « le paysage évolutif accessible aux organismes. » Quant à Palmer et Kishony (2013, p. 243), ils avancent que « Même un pouvoir prédictif modeste pourrait améliorer les résultats thérapeutiques en informant la sélection des médicaments, la préférence entre la monothérapie ou la thérapie combinée et le schéma posologique temporel ». Voir aussi Losos (2017, ch. 12) pour saisir comment les prédictions dérivées de l'évolution expérimentale informeront nos choix en matière thérapeutique. Losos *et al.* (2014, p. 8) présentent une liste de bénéfices associés à la connaissance de l'évolution comme à sa prédictibilité.

¹³ En écrivant ces mots nous pensons aux empereurs byzantins qui se présentaient de la sorte, mais encore aux citations suivantes. Pour Huxley (1942, p. 578), l'Homme est devenu « l'administrateur de l'évolution ». Nous aurons l'occasion de discuter les implications de cette déclaration à la fin de cette thèse. On trouve une formule similaire chez Huxley (1957, p. 13) puisque l'Homme aurait été « nommé d'un coup directeur général de la plus grande entreprise qui soit : l'évolution ». Rappelons aussi cette phrase de Cournot : « De roi de la Création qu'il était ou croyait être, l'homme est monté ou descendu (comme il plaira de l'entendre) au rôle de concessionnaire d'une planète. » Cournot 1872. Tome II, livre V. chap. 6 : de la révolution économique du XIX^e siècle, p. 239. On peut lire un commentaire de cet extrait fameux chez Canguilhem 1973.

¹⁴ Sur la prédiction de la dynamique des écosystèmes, voir par exemple Evans *et al.* 2012, 2013 ; Coreau 2009 ; Mouquet *et al.* 2015 ; Maris *et al.* 2017.

¹⁵ Sur ce point, voir les stratégies de conservation discutées par Maris (2007) et la notion de pilotage de la biodiversité chez Blandin 2009.

¹⁶ Nous mélangeons là deux expressions que l'on trouve chez Huxley. Cf. Huxley (1942, p. 571) où il parle des trajectoires évolutives qui offrent des perspectives si limitées qu'on peut les qualifier de *blind alleys* (impasses). Voir aussi Huxley (1941, p. 16) qui, en dissertant sur notre pensée conceptuelle, déclara ceci : « Il n'y a qu'un seul chemin conduisant à des progrès illimités dans le labyrinthe de l'évolution. »

prédictibilité totale du procès évolutif au cours de notre enquête, nous pouvons d'ores et déjà annoncer que le présent est gros de la matière permettant la libération du potentiel prédictif qui sommeille dans la théorie de l'évolution. C'est pourquoi nous souscrivons pleinement à cette déclaration de Michel Morange : « ...l'espoir des biologistes n'est pas de décrire le futur, mais de définir l'espace dans lequel il s'inscrira¹⁷. » Par cette thèse, nous souhaitons contribuer à l'exploration d'un tel espace afin que d'autres nous dépassent et que progresse cette ambitieuse cartographie. Il s'agira pour nous d'endosser pleinement le rôle de conseiller qu'envisageait Reichenbach pour l'épistémologue¹⁸. Ainsi, nous traquerons les causes de la faiblesse prédictive des sciences de l'évolution et nous indiquerons des pistes pour remédier à cet état de fait. Cela impliquera nécessairement un laborieux travail de clarification conceptuelle¹⁹ pour quelques notions-clés dont l'équivocité flagrante scelle ou bride le potentiel que nous avons évoqué. Outre ces tâches coutumières pour le philosophe des sciences, nous considérons que notre travail pourrait se résumer au rôle d'intermédiaire entre des savants venus d'horizons disciplinaires et d'époques variés. C'est peut-être un lieu commun que de rappeler qu'à l'heure où la production scientifique atteint des volumes inégalés et où une spécialisation intensive est requise pour faire progresser la recherche dans une discipline donnée, le philosophe se voit offrir une position essentielle dans l'édifice de la science. Qu'on se le figure par une haute clé de voûte ou une modeste pierre angulaire, il reste que celui-ci peut produire du savoir en réveillant ce qui dort dans la littérature et lier des propositions qui ont été jusqu'alors négligées. Cependant, on nous objectera qu'il n'est en rien irremplaçable étant donné que des machines peuvent aussi arpenter les chemins qui mènent à de nouvelles synthèses²⁰. Si nous ne nions pas la fécondité des ordinateurs en cette affaire, nous entendons faire valoir le lien viscéral qui unit une personne à son objet de recherche, le respect et la reconnaissance dont elle fait preuve à l'endroit de ses pairs, l'engagement théorique qu'elle nourrit patiemment au fil de ses lectures. Tout autant de qualités qui lui permettent de traverser le précipice qui sépare la thèse de la synthèse.

¹⁷ Morange 2016, p. 379.

¹⁸ Cf. Reichenbach 1938, p. 13.

¹⁹ Nous suivons là une prescription de Moritz Schlick (1931, p. 182) : « La philosophie clarifie les propositions ; la science les vérifie. » Voir aussi le *Tractatus Logico-Philosophicus* de Wittgenstein (1921) puisqu'il déclare dans la remarque 4.112 que « Le but de la philosophie est la clarification logique des pensées. »

²⁰ Cf. Tshitoyan *et al.* 2019. L'article discute de la prédiction par une intelligence artificielle des propriétés mécaniques et notamment thermiques de nouveaux matériaux. Pour cela, elle recombine des données présentes dans des publications plus ou moins récentes. Voir aussi Urbina *et al.* (2022) pour une discussion critique de l'intelligence artificielle en ce qu'elle permet notamment de découvrir des substances bien plus toxiques que l'agent neurotoxique VX. Pour la découverte d'un antibiotique (l'halicine), voir par exemple Stokes *et al.* 2020.

Néanmoins, la complexité du sujet devrait nous inviter à la prudence et nous obliger à modérer nos ambitions. Il n'est pas certain que nous parvenions à remplir les objectifs que nous nous sommes fixés. Pourtant, il reste que ce travail peut tout au moins informer notre manière de penser l'évolution²¹. Nous disions que le pouvoir prédictif participait du prestige de la science et nous préciserons plus loin que ce même pouvoir est à la fois reconnu comme un critère permettant de tester la scientificité et un témoignage de maturité qui distinguent les sciences et les hiérarchisent entre elles. Pour la biologie de l'évolution, il semble que ce test ne puisse se résumer à n'être qu'un simple rite de passage. Il tient davantage de l'épreuve du miroir : c'est un révélateur de ses spécificités. Il convient donc de penser les limites de la théorie pour ce qui est de la prédictibilité, car c'est peut-être par ce questionnement que nous obtiendrons une meilleure intelligence du vivant, à défaut de nous offrir un aperçu de son avenir. Comme le disait Jean Gayon (1992, p. 370) :

Dans les sciences comme en philosophie, les pensées fortes ne sont pas fondamentalement les pensées vraies, mais celles qui, travaillant aux limites, font repère.

La communauté savante sera pour ainsi dire notre ciel étoilé et les systèmes de pensée nos constellations. Elles nous guideront dans notre quête et s'il arrive de nous perdre, nous avons le sentiment que sous ce haut patronage nous courrons moins le risque de nous échouer. « Il n'y a de puissance que dans la conviction²². » Par ces mots, Chateaubriand entendait honorer le génie commun aux penseurs, peintres et poètes. Il est temps pour nous de l'imiter en exprimant notre foi envers nos pairs et nos aînés. Ainsi, nous nous appuyerons sur les générations de chercheurs qui nous précèdent et qui eurent ces pensées fortes auxquelles pourrait s'appliquer la citation de Gayon ; nous leur rendrons hommage afin de découvrir dans quelle mesure l'évolution peut être prédite et pour quelles raisons elle le serait...

²¹ Comme le considèrent Lässig et *al.* (2017, p. 7) : « la biologie informe les prédictions et les prédictions informent la biologie ».

²² [de] Chateaubriand 1802, Partie 1, livre 2, chapitre 2. De la foi.

Présentation du plan et de notre stratégie

Le présent manuscrit est divisé en quatre parties de taille décroissante et dix chapitres. La première partie, intitulée « Sur les rapports qu’entretiennent la prédiction et l’explication en philosophie des sciences et pour la biologie de l’évolution », comporte trois chapitres. Notre premier chapitre traite des inférences servant en sciences à la prédiction comme l’explication et introduit la thèse de la symétrie qui relie ces deux activités. Nous entendons soutenir son applicabilité en biologie de l’évolution et nous examinerons les critiques qui lui sont adressées. Le deuxième chapitre propose une courte épistémologie des sciences historiques, ce qui inclut la biologie de l’évolution. Il s’agira principalement d’une critique des notions de hasard et de contingence en biologie de l’évolution. Le dernier chapitre de notre première partie (chapitre III) traite brièvement des difficultés que posent les conceptions émergentistes pour la thèse de la symétrie et la prédictibilité de l’évolution.

La deuxième partie, intitulée « Analyse de la théorie de l’évolution, de sa structure et son histoire, afin de déterminer les sources de son potentiel prédictif », comporte trois chapitres. Nous nous efforcerons de chercher dans la théorie de l’évolution ce qui fonde en propre son potentiel prédictif. Nous commencerons par interroger la valeur des régularités et des tendances qui se dévoilent dans le processus évolutionnaire (chapitre IV). Reconnaisant que les tendances que nous aurons discutées sont étroitement associées au mécanisme sélectif, nous nous proposons de l’étudier en longueur dans notre cinquième chapitre. Cette deuxième partie s’achèvera par une discussion des expansions successives qu’a subies la théorie de l’évolution (chapitre VI). Nous serons de fait amené à évaluer l’impact de ces enrichissements pour la morphologie générale de la théorie et son pouvoir prédictif, mais nous concentrerons plus particulièrement notre propos sur les notions de contraintes et d’évolutivité²³ en ce qu’elles nous semblent les plus décisives pour l’élaboration d’une théorie prédictive de l’évolution.

La troisième partie, intitulée « De la nécessité des références faites en biologie à d’autres champs disciplinaires pour la prédiction de l’évolution », comporte deux chapitres. Le premier chapitre de cette partie (chapitre VII) interroge les rapports de dépendance qui s’établissent entre la biologie de l’évolution et d’autres disciplines des sciences naturelles.

²³ Nous préférons le mot d’évolutivité aux traductions courantes (évoluabilité, évolvabilité) du terme anglais *evolvability* pour des raisons esthétiques.

Nous recevons ces dépendances comme des ressources nécessaires pour expliquer le passé des organismes et prédire leur devenir. Nous distinguons des dépendances universelles avec la physique-chimie des dépendances locales avec l'astrophysique, la géologie et la climatologie. La notion de couplage entre le changement dans l'environnement abiotique et les systèmes biologiques est envisagée du double point de vue du rythme et de la direction de l'évolution. Après cela, le second chapitre de cette partie (chapitre VIII) interrogera les références faites par les évolutionnistes à d'autres sciences en ne les considérant plus comme des rapports de dépendance nécessaires, mais bien des outils pouvant servir notre intelligence de l'évolution. Nous discuterons des nombreuses références faites à la mécanique classique, et notamment les notions d'inertie et de force. L'idée de force résultante en mécanique newtonienne sera examinée en regard de la conception qui établit la sélection naturelle comme un pouvoir dominant dans la nature et un équivalent de cette dernière. Cela fait, nous confronterons cette interprétation dynamique de l'évolution à une autre qui se concentre sur le caractère non causal et abstrait de l'appareil statistique utilisé par les généticiens des populations ; nous remarquerons alors l'affinité de cette présentation avec les concepts de la thermodynamique.

La quatrième partie, intitulée « Vers une théorie prédictive de l'évolution ? Les perspectives de notre enquête et le futur du genre humain », comporte deux courts chapitres. Le premier chapitre (chapitre IX) sera pour nous l'occasion de faire converger les résultats de nos précédentes parties afin d'émettre quelques propositions qui nous semblent optimiser le pouvoir prédictif que porte la théorie de l'évolution. Nous mobiliserons alors deux versions de l'inertie applicables aux systèmes biologiques que nous aurons introduites dans les chapitres antécédents. La première forme, centrée sur l'organisation d'un système biologique, s'appelle l'inertie constitutionnelle. La deuxième forme d'inertie, dite relationnelle, se rapporte au couplage entre un système biologique et son environnement. Ces deux formes seront connectées à la notion revisitée d'évolutivité que nous recevons de manière générale comme une capacité de recombinaison à un niveau d'organisation donné. Cette triade sera alors convoquée pour informer une reconceptualisation de la sélection. Capitalisant sur une *fitness* comprise comme la fréquence d'une entité dans le temps et l'espace, nous pensons la sélection comme une mesure du couplage entre le rythme de la variation dans un environnement et celui que présente un système biologique donné. Cela peut s'appliquer à différentes échelles. Une telle reconceptualisation permet d'intégrer et d'unifier un grand nombre de phénomènes, comme elle facilite la mise en relation à visée prédictive des systèmes biologiques avec leur environnement. Nous entendons démontrer qu'elle constitue

l'espace que nous évoquions avec Michel Morange dans l'introduction, celui dans lequel nous pourrions construire nos prédictions. Le dernier chapitre (chapitre X) envisagera la dynamique évolutionnaire de notre espèce et l'applicabilité de notre modèle à la prédiction de son futur. Nous profiterons de ce chapitre pour sonder les préoccupations des évolutionnistes sur les principales tendances présentées par notre espèce. Une courte discussion de la valeur paradoxale de la prédiction sera proposée, elle débouchera directement sur la conclusion de cette thèse. C'est ainsi que s'achèvera notre quatrième et ultime partie.

Première partie

Sur les rapports qu'entretiennent la prédiction et l'explication en philosophie des sciences et pour la biologie de l'évolution

Introduction de cette partie

Dans cette partie, nous examinerons les rapports parfois étroits mais tantôt lâches que nouent la prédiction et l'explication du double point de vue de la philosophie générale des sciences et de la biologie de l'évolution. Une pareille entrée en matière pourrait suggérer que l'on entende se conformer au stéréotype d'un académisme timoré qui veut que l'on n'entre bien dans un sujet qu'en l'approchant par des généralités qui ne font que l'effleurer. Ce serait là offrir à notre lecteur un prologue aussi dispensable que fastidieux. Cependant, nous considérons qu'il est vital à l'économie de notre exposé dans la mesure où il nous permettra de dégager les éléments-clés du diagnostic spécifiant les causes de la carence que nous nous proposons d'étudier. En effet, nous allons montrer que les évolutionnistes revendiquent un fort pouvoir explicatif pour leur discipline et reconnaissent en même temps son impuissance prédictive. Devant cette asymétrie qu'il convient d'élucider, il nous paraît nécessaire car fécond d'interroger la thèse opposée qui soutient une similarité profonde – presque inéliminable – entre l'explication et la prédiction. En confrontant les dires des biologistes et des philosophes à cette conception exemplaire, nous escomptons révéler comme si nous disposions d'un négatif les motifs de cette discordance. Autrement dit, nous considérons qu'une réflexion sur la capacité prédictive des sciences de l'évolution doit bâtir ses fondations sur la dispute philosophique portant sur la nature des relations que présentent respectivement ces deux produits et enjeux de l'activité scientifique que sont la prédiction et l'explication.

Poursuivant ce fil rouge, nous remarquerons que le caractère historique des sciences de l'évolution est convoqué pour élucider cette asymétrie. C'est pourquoi nous proposerons une analyse épistémologique des sciences historiques en discutant principalement de leur rapport au déterminisme et à la contingence. Ce sera pour nous l'occasion de présenter des figures de la contingence et du hasard en biologie de l'évolution et d'analyser en profondeur les thèses de Gould à ce sujet. Cela fait, nous traiterons d'un ensemble de positions philosophiques qui nous semblent capitales pour l'intelligence du fait général de l'évolution et sa prédictibilité. Il s'agit des conceptions émergentistes que nous confronterons à la thèse qui découvre une ressemblance forte entre l'acte d'expliquer et de prédire. Mais avant de nous lancer proprement dans le cœur de cette discussion, nous concentrerons nos efforts sur les inférences que nous retrouverons associées à la thèse de la symétrie abordée ultérieurement et qui sont instanciées explicitement ou non, couplées ou séparées, dans des prédictions particulières.

Chapitre I

La thèse de la symétrie et les inférences servant à la prédiction

1.1. Des inférences au cœur de la prédiction et de l'explication

Que l'on consulte la littérature, qu'elle soit scientifique ou philosophique, et l'on s'apercevra bien vite que la méthode est chérie par les savants. Des volumes entiers lui sont consacrés et de belles formules viennent signaler son importance. Nous pensons notamment au dire d'un Lalande déclarant que « Rien n'est plus important, dans une science, que la méthode²⁴. » Voici encore les écrits de Descartes : « Aussi vaut-il bien mieux ne jamais songer à chercher la vérité que de le tenter sans méthode ; car il est certain que les études sans ordre et les méditations confuses obscurcissent les lumières naturelles et aveuglent l'esprit²⁵. » Pour le profane, la méthode scientifique se résumerait presque à la seule confrontation des hypothèses au couperet de l'expérience. Mais comme nous le rappellent certaines des définitions données par le *Vocabulaire technique et critique de la philosophie*²⁶, la méthode est avant tout affaire de raisonnement. Or, ce sont des raisonnements particuliers qui nous donnent accès aux types de propositions qui sont l'apanage de la science, que l'on parle de généralisations, de lois, d'explications ou encore de prédictions. Dans cette section, nous nous intéresserons notamment à l'induction et aux concepts qui lui sont apparentés, la déduction, mais nous évoquerons aussi brièvement l'abduction²⁷.

²⁴ Lalande 1930, p. 3. Voir aussi l'avant-propos de Lalande 1898.

²⁵ Descartes 1629. Il s'agit d'un extrait de la quatrième règle.

²⁶ La méthode, c'est littéralement ce qui s'oppose à un chemin. Le mot est construit à partir de *hodos* (la route, la direction) et du préfixe méta qui signifie au-delà. *Le vocabulaire technique et critique de la philosophie* (Lalande 1926, p. 623-625) nous renseigne sur les sens qu'elle peut porter : « A. Étymologiquement, « poursuite » ; et, par conséquent, effort pour atteindre une fin, recherche, étude d'où chez les modernes, deux acceptions très voisines, quoique possibles à distinguer : 1. Chemin par lequel on est arrivé à un certain résultat, lors même que ce chemin n'avait pas été fixé d'avance de façon voulue et réfléchi. [...] 2. Programme réglant d'avance une suite d'opérations à accomplir et signalant certains errements à éviter, et en vue d'atteindre un résultat déterminé. B. Procédé technique de calcul ou d'expérimentation. [...] C. (Surtout en botanique.) Système de classification. [...] On a dit souvent, en ce sens, méthode naturelle pour classification naturelle. »

²⁷ Le lecteur intéressé par les types de raisonnements mobilisés en biologie de l'évolution pourra consulter avec profit le chapitre 18 des *Mondes darwiniens* (Lecointre 2011, p. 601-632).

1.1.1. Puissance et faiblesse de l'induction et des raisonnements apparentés pour la prédiction

L'induction, en tant que pourvoyeuse de propositions scientifiques, que l'on pense à des généralisations ou de lois pouvant servir à la fois pour l'explication et la prédiction, occupe une place centrale dans le système de nombreux savants. C'est le cas pour Francis Bacon qui précise par ailleurs qu'il ne faut pas l'utiliser sans discernement et nous enjoint de pratiquer la véritable induction²⁸. L'induction baconienne a d'ailleurs profondément influencé un célèbre naturaliste anglais. Écoutons Charles Darwin à ce sujet :

J'ai travaillé selon les véritables principes baconiens et, sans me fonder sur une théorie, j'ai recueilli des faits nombreux et variés, et plus particulièrement en ce qui concerne les productions agricoles des enquêtes imprimées, des conversations avec des éleveurs et des jardiniers habiles ainsi que des lectures approfondies²⁹.

On peut définir l'induction comme une « inférence conjecturale » ou encore « l'opération mentale qui consiste à remonter d'un certain nombre de propositions données, généralement singulières ou spéciales, que nous appellerons inductrices, à une proposition ou à un petit nombre de propositions plus générales, appelées induites, telles qu'elles impliquent toutes les propositions inductrices³⁰. » Pour Reichenbach, l'induction est « l'hypothèse qu'un événement qui s'est produit n fois se produira à tous les moments suivants³¹. » Il remarque d'ailleurs son caractère non tautologique, ce qui la distingue de la déduction ; elle serait donc productive contre cette dernière opération qui serait d'une certaine manière stérile³². Que l'on analyse la première ou bien la deuxième définition que nous venons de produire, et l'on remarquera bien vite que l'induction se caractérise par un double mouvement. On a d'une part la condensation en une ou plusieurs propositions d'une répétition descriptible par de très nombreuses propositions, et d'autre part l'extension *ad infinitum* de cette répétition en direction de l'avenir, bien que l'inverse soit aussi possible. Dès lors, on comprend aisément que l'induction puisse être la source de nombreuses prédictions³³. L'induction semblerait même la voie royale pour nous projeter au-delà du temps présent, tant et si bien que l'on peut soutenir

²⁸ Sur les caractéristiques de cette véritable induction, voir Bacon 1620, aphorismes CV et LXIX.

²⁹ Darwin 1887[1969], p. 119.

³⁰ Voir Lalande 1926, p. 506-507. Dans les remarques, il est précisé que : « L'induction classiquement critiquée pour l'incertitude de sa conclusion est ici nommée « induction amplifiante ». Elle consiste en une généralisation à partir d'un nombre de cas constatés comme vrais menant à une totalisation (« tous les S sont P » et la conclusion d'une induction amplifiante dont les prémisses sont « quelques S sont P » ou « beaucoup de S sont P). »

³¹ « Si l'inférence inductive peut nous apprendre quelque chose de nouveau, par opposition à l'inférence déductive, c'est bien parce qu'il ne s'agit pas d'une tautologie. » Reichenbach 1938, p. 341.

³² Ibidem, p. 341.

³³ Le lecteur intéressé pourra découvrir dans la thèse de M. Michel-Bechet (2013) une typologie des prédictions et tout particulièrement de celles utilisant l'induction, ainsi que des précisions sur la genèse du critère de démarcation poppérien et son rapport au problème de l'induction.

qu'elle « fournit les meilleures hypothèses concernant le futur³⁴. » En raison de ses qualités, on pourrait s'attendre à ce que l'induction reçoive de la part des philosophes des louanges similaires, si ce n'est supérieures, à celles qu'ils offrirent au mot de méthode. Pourtant, il n'en est rien. Si tous les penseurs reconnaissent sans conteste son intérêt, ils semblent consacrer davantage leur énergie à discuter ses points négatifs. Avec Bacon, nous découvrons déjà une première critique de l'induction : mal utilisée, elle ne délivrerait qu'une collection de faits inutiles au prix d'un long et pénible labeur d'observation, ou comme le formulait Darwin avec une pincée d'esprit : « Si l'on devait suivre aveuglément cette méthode [...] on finirait par descendre dans une gravière et décrire chaque caillou³⁵. » Cependant, la plupart des critiques de l'induction se sont attaqués à son caractère faillible et non rigoureux. Hume fut un précurseur en la matière :

Il n'y a rien, dans aucun objet considéré en lui-même, qui nous donne une raison de tirer une conclusion qui le dépasse et même après l'observation de la conjonction fréquente ou constante des objets, nous n'avons aucune raison de tirer une inférence à propos d'un objet autre que ceux dont nous avons eu l'expérience³⁶.

Ainsi, quand nous produisons une induction nous émettons certes une croyance qui peut s'avérer utile, mais nous n'avons aucune « démonstration logique de la validité de l'inférence inductive³⁷. » Une induction qui produit un énoncé tendant à l'universalité ne peut être l'objet d'une confirmation totale mais reste toujours réfutable et c'est ce qui motiva l'élaboration du critère de démarcation poppérien³⁸. La découverte des cygnes noirs en constitue le cas paradigmatique. Comme le présente habilement Taleb à la suite de Hume et de Mill :

Aucun nombre de cygnes blancs que l'on pourrait observer ne peut permettre de déduire que tous les cygnes sont blancs, mais l'observation d'un seul cygne noir est suffisante pour réfuter cette conclusion³⁹.

Ainsi, il nous faudra prendre toute la mesure du caractère faillible de l'induction, puisqu'en nous portant sur le devenir des entités biologiques, nous ne pourrons pas toujours appuyer nos prédictions sur des généralisations faisant office de lois infaillibles, comme nous ne pourrons pas nous reposer avec assurance sur notre connaissance du passé. Nos tentatives d'exploration de l'avenir par la voie inductive seront à jamais marquées du fer de la critique humienne. C'est ce que considère Nelson Goodman dans l'extrait suivant :

³⁴ Reichenbach 1938, p. 348-349, voir aussi p. 401.

³⁵ Cf. Burkhardt *et al.* (2016) dans les suppléments ; Gould et Eldredge (1972) dans les premières lignes du texte.

³⁶ Hume 1739, p. 211.

³⁷ Reichenbach 1938, p. 341-342.

³⁸ Voir Laugier et Wagner (2004, p. 237 *sq.*), mais aussi dans la thèse de Jacques Michel-Bechet 2013.

³⁹ Taleb 2001, p. 100. Il s'appuie sur la critique de l'induction par Hume et l'exemple des cygnes considéré par Mill 1843, livre III, chapitre 3, p. 227-228. Sur le problème de l'induction, voir aussi Taleb 2007.

Le problème de la validité des jugements concernant des affaires futures ou inconnues se pose, comme l'a souligné Hume, car de tels jugements ne sont ni des rapports d'expérience, ni des conséquences logiques de ceux-ci. Les prévisions, bien sûr, se rapportent à ce qui n'a pas encore été observé. Et ils ne peuvent pas être déduits logiquement de ce qui a été observé ; car ce qui est arrivé n'impose aucune restriction logique à ce qui va arriver⁴⁰.

Bien qu'elle puisse toujours nous faire défaut, l'induction constitue un allié inestimable pour qui veut émettre des prédictions. Elle est, suivant les mots de Reichenbach, notre « meilleure mise⁴¹ » pour affronter un avenir incertain et les scientifiques doivent d'une certaine manière tenter l'aventure prédictive comme s'ils étaient des parieurs éclairés⁴², en utilisant au mieux leurs connaissances afin de compenser ses faiblesses.

Pour ce faire, ils peuvent accorder des inférences inductives les unes avec les autres pour générer une « concaténation des inductions⁴³ », et admettre avec Reichenbach, qu'ainsi jointes, elles « valent mieux qu'une seule induction⁴⁴. » Nonobstant les différences qui les distinguent, nous pouvons dans une certaine mesure rapprocher la concaténation des inductions d'une conception développée par William Whewell. Il considère qu'une bonne théorie accomplit ce qu'il appelle la consilience des inductions, c'est-à-dire qu'elle est capable de prendre en charge et de relier plusieurs collections de faits de nature hétérogène :

En conséquence, les cas dans lesquels des inductions à partir de classes de faits tout à fait différentes ont sauté ensemble ne relèvent que des théories les mieux établies que contient l'histoire des sciences. Et comme j'aurai l'occasion de faire référence à cette particularité [...] je l'appellerai la consilience des inductions⁴⁵.

Consilience veut dire sauter ensemble, ce par quoi il faut comprendre que les faits s'associent logiquement. Le modèle de la consilience des inductions est la théorie newtonienne en ce qu'elle lie de nombreux phénomènes – la chute des corps, la trajectoire d'un projectile, le mouvement des corps célestes – à un mécanisme unique : l'attraction universelle. Cependant, il convient de noter que les convictions religieuses de Whewell, ainsi que des arguments portant notamment sur les limites de la variation⁴⁶, peuvent expliquer sa critique de

⁴⁰ Goodman 1954, p. 59.

⁴¹ Voir Reichenbach 1938, p. 353. « Nous l'appelons [l'induction] donc une mise aveugle. Nous savons que c'est notre meilleure mise, mais nous ne savons pas à quel point elle est bonne. Bien qu'elle soit la meilleure, elle est peut-être plutôt mauvaise. » Ce court extrait regorgeant de contradictions devrait appeler un long commentaire, mais nous nous contenterons pour l'heure de rappeler l'ambivalence dominée par la négativité dont font preuve les philosophes vis-à-vis de l'induction et que nous avons déjà évoquée dans une note précédente.

⁴² Ibidem, p. 315.

⁴³ Voir Reichenbach 1938, p. 364 : « La méthode d'investigation scientifique peut être comprise comme une concaténation d'inférences inductives. »

⁴⁴ Ibidem, p. 400.

⁴⁵ Whewell 1840, vol. 2, p. 230.

⁴⁶ Pour sa défense de l'argument du *design* en lien avec ses convictions religieuses, voir Whewell 1853, p. 236 et au-delà. Sur son opposition à la transmutation des espèces suivant l'hypothèse selon laquelle la variation existe

l'évolution darwinienne par sélection naturelle, alors qu'il s'agit bien d'une théorie réalisant la consilience des inductions. Si nous nous sommes permis cette digression, c'est parce que nous entendons proposer au chapitre neuf de cette thèse le prototype d'une théorie prédictive de l'évolution qui coordonne de nombreuses inductions. En somme, nous souhaitons alerter précocement notre lecteur sur des conceptions utiles pour la suite de notre exposé.

Précédemment, nous avons suggéré avec l'exemple de Darwin que les biologistes font grand cas de l'induction, mais nous pourrions étendre cette proposition à de nombreuses sciences de la nature⁴⁷ et tout particulièrement à la géologie dont nous allons bientôt discuter. Nous tenons pour preuve de son influence éclatante les nombreux concepts qui lui sont apparentés et qui lui ressemblent suffisamment pour qu'on puisse les prendre pour ses avatars. Il s'agit notamment de l'actualisme, de l'extrapolation et de l'uniformitarisme que nous allons brièvement présenter. Nous découvrirons alors que ces notions sont dominées par l'idée de répétition, tout comme l'était l'induction. Nous avons choisi de les examiner suivant l'ordre dans lequel nous les avons énoncées. En effet, nous considérons qu'il s'agit là d'une progression logique étant donné que nous percevons dans l'actualisme des thèses plus vagues et donc moins restrictives que celles que l'on découvrira par l'analyse dans l'extrapolation, et cela se vérifiera *à fortiori* pour l'uniformitarisme puisqu'il nous semble contenir une doctrine plus précise. Néanmoins, il nous faut dire que nous ne prétendons pas proposer par la courte discussion qui va suivre, une étude si complète de ces trois termes qu'elle serait à même de dissiper les confusions fréquentes dont ils ont fait l'objet, et qui nuisent à leur intelligence.

Commençons donc par l'actualisme. La doctrine dite des causes actuelles postule que les processus, lois et causes que l'on peut observer dans le monde du présent sont aussi ceux qui furent à l'œuvre dans celui du passé. Comme l'uniformitarisme⁴⁸, l'actualisme peut se décliner en deux versions aux ambitions inégales. La première, que nous considérons la plus faible, n'est rien d'autre qu'une méthode explicative dotée d'un fort potentiel heuristique. Bien qu'elle prît ses racines dans le sol mouvementé de la géologie naissante, on peut l'appliquer à une vaste gamme de sciences, qu'elles prennent pour objet l'Homme ou la

bel et bien pour les espèces, mais qu'elle ne franchit pas des limites fixées, lire Whewell 1867, p. 623 et au-delà. Pour en apprendre plus sur l'auteur et ses positions, voir Ruse et Travis 2009, p. 913-919.

⁴⁷ L'induction est une méthode centrale dans l'économie des sciences de la nature par opposition aux sciences formelles comme la logique et les mathématiques – si l'on fait notamment exception du raisonnement par récurrence –, tant et si bien qu'il était courant de voir ces mêmes sciences être qualifiées de sciences inductives. Dans le passé, de nombreuses chaires universitaires portaient d'ailleurs le nom de chaire des sciences inductives. Aussi, les titres de ces ouvrages de Whewell en portaient également le témoignage : Whewell 1837 : *The History of Inductive Sciences* ; Whewell 1840 : *The Philosophy of the Inductive Sciences. Founded upon their History*.

⁴⁸ En effet, Gould distingue deux variétés d'uniformitarisme dont il sera prochainement question.

nature. La seconde, que nous jugeons plus forte, est une déclaration d'envergure métaphysique qui porte sur le fonctionnement de la machine-Univers et affirme l'invariance des mécanismes qui président à sa marche générale comme à ses transformations locales. Mais revenons à son histoire pour y repérer ses usages comme ses limitations. Cette doctrine se découvre dans les travaux de Hutton, mais aussi dans l'œuvre de Lyell et de manière exemplaire dans le titre complet de son *magnum opus*⁴⁹ dont la lecture accompagnera Darwin dans ses pérégrinations avec le Beagle, laissant une empreinte impérissable sur le style de science que pratiquera le naturaliste anglais⁵⁰. Si l'influence scientifique de l'actualisme est indéniable, il convient néanmoins de rester lucide à son propos en ne surestimant pas sa fécondité comme le considère Gabriel Gohau⁵¹ ou encore Jonathan Losos⁵². Mieux, il nous faudra prendre acte de ce qu'elle ne pourra jamais nous offrir, car en l'utilisant servilement, nous ne pourrions pas atteindre la *terra incognita* que constitue toute nouveauté radicale dans l'histoire. En cela nous considérons qu'elle souffre de limitations semblables à celles que nous découvrirons prochainement pour la déduction et le modèle de l'explication qui lui est associé. L'induction et l'actualisme sont certes des méthodes utiles⁵³, mais elles ne nous permettent pas de saisir ces changements décisifs que sont les origines et les fins :

L'actualisme pose toutefois un problème particulier à la biologie. [...] L'actualisme opère en biologie à partir du moment où il existe un premier être vivant⁵⁴.

Mais comme nous le laissons entendre, cet angle mort de l'actualisme ne concerne pas spécifiquement la biologie. Dès lors, il nous semble que cette critique de bon sens, portée par la plume de Morange, se perçoit d'autant mieux quand elle s'écoule – comme un aveu – des lignes écrites par celui qui a, pour ainsi dire, enfanté la doctrine :

⁴⁹ Lyell Charles (1830). *Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface, by reference to causes now in operation*.

⁵⁰ On pourrait en dire autant de l'œuvre newtonienne, comme le synthétise Richard Delisle (2011, p. 286) : « Le noyau explicatif de la théorie darwinienne est entièrement fondé dans l'actualisme, les manifestations évolutives passées s'expliquant par la simple extrapolation des effets observés actuellement et dont l'ampleur se trouve amplifiée uniquement par la durée géologique et non par la modulation du mécanisme au cours du temps. C'est ainsi que Darwin répondait à la prescription du newtonianisme qui réclamait une science des « causes vraies » dont les deux composantes principales sont : a) la formulation de causes qui se doivent d'exister réellement et non pas être supposées exister en l'absence de preuves tangibles ; b) la formulation de causes suffisantes pouvant produire les effets postulés. Alors que l'analogie entre la sélection artificielle et la sélection naturelle répondait à la première exigence, l'argument extrapolationniste sur la durée géologique s'adressait à la deuxième. »

⁵¹ « On voit apparaître ici une caractéristique de l'actualisme qui n'est pas toujours soulignée par les historiens [...]. Le principe des causes actuelles régit la science contemporaine. Cela le surévalue aux yeux du chercheur contemporain, et introduit par récurrence une lumière particulière sur ses promoteurs. » Gohau 1987, p. 158.

⁵² Voir Losos 2009, p. 5-6. Le lecteur intéressé par les critiques de l'actualisme pourra en découvrir dans la thèse de Loison (2008, p. 297-298 et p. 300) où sont discutées les considérations de Caullery sur les limites conjointes du transformisme expérimental et de l'actualisme, mais encore celle de Federau (2016, p. 56) où l'auteur interroge les difficultés que posent l'actualisme et l'uniformitarisme au regard du concept d'Anthropocène.

⁵³ C'est en quelque sorte ce que considère Wittgenstein (1921) avec la remarque 6.34.

⁵⁴ Morange 2011b, p. 153.

Nous avons la satisfaction de découvrir qu'il y a dans la nature de la sagesse, la marque d'un système et de la cohérence. [...] Le résultat [...] de notre enquête actuelle est que nous ne trouvons aucun vestige d'un commencement, - aucune perspective d'une fin⁵⁵.

Nous allons maintenant délaissier l'actualisme pour nous tourner vers deux concepts qui en sont proches : l'extrapolation et l'uniformitarisme.

L'induction supporte de nombreuses prédictions quand elles prennent la forme d'une extrapolation. On peut aussi rapprocher l'actualisme de l'extrapolation, à ceci près que cette dernière méthode ne peut se résumer à la simple extension dans l'avenir d'un phénomène que l'on a déjà rencontré, car elle prend aussi en compte son taux d'évolution. C'est là un point décisif sur lequel nous reviendrons. En somme, l'extrapolation peut être considérée comme une forme spéciale d'induction et comme le développe pour nous Cazes :

Un changement continu (ou tendanciel) [...] peut être anticipé par extrapolation, extrapolation consistant à utiliser « des résultats d'une série d'observations pour estimer le résultat que pourrait donner une autre observation située en dehors du domaine déjà exploré⁵⁶ ».

Autrement dit, quand on extrapole, on renouvelle notre confiance dans l'activité future d'un processus dont on a observé les effets ; il s'agit donc de prolonger son action au-delà de son domaine de validité, celui que semble nous certifier l'expérience. En outre, l'extrapolation se prête tout particulièrement à la mathématisation des phénomènes envisagés dans la mesure où elle s'intéresse à leur taux de changement, alors qu'on associe davantage l'induction et l'actualisme à la simple transcription verbale d'une continuité ou d'une répétition. C'est par cette technique que le mouvement des corps célestes est le plus communément prédit⁵⁷, et c'est encore elle qui charpente les prédictions des astrophysiciens que nous avons présentées dans l'introduction générale. Telle que nous l'avons exposée, on pourrait croire que son emploi sera plus confidentiel chez les biologistes qu'il ne l'est chez leurs confrères physiciens. Pourtant, cette pratique se découvre notamment dans ce qui est l'une des rares prédictions temporelles présentes dans *L'Origine des espèces* :

À en juger d'après le passé [*judging from the past*], nous pouvons en conclure avec certitude que pas une des espèces actuellement vivantes ne transmettra sa descendance intacte à une époque future bien éloignée, et qu'un petit nombre d'entre elles auront seules des descendance dans les âges futures, car le mode de groupement de tous les êtres organisés nous prouve que, dans chaque genre, le plus grand nombre d'espèces, et que toutes les espèces dans beaucoup de genres, n'ont laissé aucun descendant, mais se sont totalement éteints. Nous pouvons [...] jeter dans l'avenir un coup d'œil prophétique

⁵⁵ Hutton 1788, vol. 1, p. 304.

⁵⁶ Cazes 1986, p. 19.

⁵⁷ Nous pensons notamment à la prédiction de la position de l'astéroïde Cérès par Carl Friedrich Gauss en 1801 ; il utilisa alors d'astucieuses solutions mathématiques et des données d'observation qui lui furent transmises.

et prédire que ce sont les espèces les plus communes et les plus répandues, appartenant aux groupes les plus considérables de chaque classe, qui prévaudront ultérieurement et qui procréeront des espèces nouvelles et prépondérantes. Comme toutes les formes la vie descendent en ligne directe de celles qui vivaient longtemps avant l'époque Silurienne, nous pouvons être certains que la succession régulière des générations n'a jamais été interrompue, et qu'aucun cataclysme n'a bouleversé le monde entier. Nous pouvons donc compter avec quelque confiance sur un avenir d'une incalculable longueur [*a secure future*]. Or, comme la sélection naturelle n'agit que pour le bien de chaque individu, toutes les qualités corporelles et intellectuelles doivent tendre à progresser vers la perfection⁵⁸.

Ce sont bien les événements du passé (*judging from the past*) et la stabilité (*a secure future*) des processus à l'œuvre dans la nature qui permettent de prédire le succès à venir de la descendance des groupes qui sont actuellement numériquement dominants. D'ailleurs, c'est par un raisonnement similaire que Robin Bush peut tenter des prédictions sur l'évolution des antigènes portés par des souches du virus de la grippe :

Nos analyses sont fondées sur l'hypothèse suivante : la pression sélective sur le virus de la grippe au cours de notre période d'étude visait à éviter la reconnaissance immunitaire. Nous supposons également que cette pression sélective persiste aujourd'hui et, sur la base de cette hypothèse, nous proposons que les souches circulantes avec le plus de mutations supplémentaires au niveau de ces mêmes codons positivement sélectionnés actuellement seront les progéniteurs des futures lignées grippales⁵⁹.

Ainsi, la validité de la prédiction formulée par Bush repose presque entièrement⁶⁰ sur l'extrapolation suivante : il faut que les pressions de sélection favorisant l'échappement du système immunitaire par quelques souches virales se perpétuent. Voici d'ailleurs le cas d'auteurs qui déclarent explicitement produire une prédiction par extrapolation :

Nous utilisons des données historiques pour la grippe A/H3N2 uniquement pour valider nos prédictions. [...] En extrapolant leur validité dans le futur, on peut anticiper les souches dominantes de l'année prochaine⁶¹.

Mais revenons à la citation de Darwin puisqu'elle contient aussi l'idée maîtresse d'une prédictibilité de l'évolution qui semble garantie moyennant cette condition explicite : rien ne doit venir troubler l'action de la sélection qui doit disposer en quelque sorte d'un champ libre pour agir. Or, il s'agit là d'une notion capitale : l'extrapolationnisme. Comme elle déborde de sens et d'implications décisives pour notre enquête, il nous faut impérativement en produire

⁵⁸ Darwin 1859, p. 489 pour l'édition originale. Nous empruntons sa traduction à Edmond Barbier depuis l'édition française de 1992 parue chez Flammarion, p. 547-548.

⁵⁹ Bush 2001, p. 389.

⁶⁰ Il faut en effet prendre en compte quelques contingences techniques : les artefacts de laboratoire, les biais d'échantillonnage, et la qualité des phylogénies moléculaires qui ont été produites (Ibidem, voir p. 390).

⁶¹ Neher et al. 2014, p. 10/18. Cependant, la plupart des prédictions par extrapolation concernant l'évolution des lignées virales que nous avons rencontrées se limitèrent à l'année suivante. Pour un autre article sur ce sujet et dans lequel on retrouve des hypothèses sur stabilité des pressions de sélection, voir Fitch *et al.* 2000.

l'analyse. L'extrapolationnisme, c'est d'abord l'idée que les processus qui sont à l'œuvre⁶² dans la microévolution (ou encore évolution intraspécifique) sont aussi ceux qui gouvernent la macroévolution⁶³ (appelée aussi évolution interspécifique) ; ils dessinent par la combinaison de leurs directions et de leurs intensités⁶⁴ le tableau d'ensemble des formes de vie qui ont arpenté notre Terre, et que l'on résume en parlant de mégaévolution. Ensuite, si l'on considère que les processus microévolutifs sont en définitive surplombés par le primat de la sélection, il vient que celle-ci explique l'orientation que suit la marche de l'évolution, et ce quelle que soit l'échelle temporelle considérée. Ainsi, des *patterns* macroévolutifs – comme la succession de nombreuses espèces dans une lignée – peuvent s'expliquer par l'action continuée de la sélection dans une direction donnée. On parle d'orthosélection (Plate 1903) pour qualifier toute tendance évolutionnaire qui résulterait à la fois de la stabilité de l'environnement sélectif et de la capacité des organismes à accumuler de la variation dans un sens particulier. Maintenant que nous avons décrit l'extrapolationnisme, il nous faut dire quelques mots de celui qui se révéla par une longue liste de publications son critique le plus vigoureux : Stephen Jay Gould⁶⁵. D'une part, celui-ci se veut le promoteur d'une théorie hiérarchique de l'évolution pour laquelle il existerait une autonomie des processus macroévolutifs⁶⁶ – nous parlons notamment de l'apparition et de la prolifération différentielle des espèces –, et d'autre part, il admet contre la prédiction darwinienne que des catastrophes puissent bouleverser le pas tranquille d'une évolution cadencée presque exclusivement par la sélection. Cependant, nous ne nous attarderons pas ici davantage sur la légitimité de ses griefs, étant donné que nous

⁶² Ce sont les forces évolutionnaires : mutation, migration, sélection naturelle et sexuelle, dérive génétique, structure des populations, stratégies de reproduction, etc.

⁶³ Typiquement, la microévolution concerne l'évolution intraspécifique et la macroévolution porte sur la formation de nouvelles espèces, et même de taxons de rangs supérieurs. Ces termes ont été introduits par Filipchenko 1927. C'est une dichotomie que critique Dobzhansky (1937, p. 16) qui la trouve floue d'une part et considère d'autre part que nous n'avons pas ou peu de processus testables pour la macroévolution. Voir encore Simpson (1944, p. 158 *sq.*) pour une autre critique de cette distinction.

⁶⁴ Voir tout particulièrement Simpson 1944, p. 197. Nous redonnons une citation de la traduction française : « Nous croyons aussi que les matériaux nécessaires à l'évolution et les facteurs qui l'induisent et la dirigent sont également les mêmes à tous les niveaux et ne diffèrent dans la méga-évolution que par la combinaison et l'intensité. [...] la méga-évolution n'est, selon cette théorie, que la somme d'une longue série de changements qui peuvent se diviser taxinomiquement en subdivisions phylétiques horizontales d'une dimension quelconque, y compris la sous-espèce. » Voir aussi la définition que propose Gayon (1995, p. 107) pour l'extrapolation. Il discerne en elle une sorte d'hyperbole (Ibidem, p. 135) et analyse la volonté des artisans de la théorie synthétique de ménager à travers elle une voie possible réduction des *patterns* macroévolutifs à des mécanismes de la microévolution. Voir enfin Gould (2002, p. 22) pour une définition explicite de l'extrapolationnisme et Mayr (1942, p. 298) pour une définition implicite.

⁶⁵ Il n'est pas le seul à juger le procédé défailant : nous pouvons citer Eldredge avec lequel il a signé un article qui traite de cette question ou Gingerich (2001, p. 142) qui s'en défie pour des raisons théoriques différentes.

⁶⁶ Voir notamment Eldredge et Gould (1972, p. 108) pour la critique de l'extrapolation en lien avec la règle de Wright. Pour le rapport entre l'émergence d'une authentique théorie hiérarchique de l'évolution et la critique de l'extrapolationnisme, voir notamment Gould 1980a, p. 90 ; 1980b, p. 119-120.

réserve pour le deuxième chapitre une analyse en bonne et due forme de la qualité de ses thèses, comme de la portée de son geste théorique⁶⁷.

Ainsi donc, il existe un schisme entre les partisans d'une conception de l'évolution qui lui attribuent un régime de croisière régulier, piloté par le processus sélectif, et d'une autre admettant l'existence de ruptures dues à des cataclysmes. La première école de pensée est notamment représentée par Lyell. Quant à la seconde, elle fut originellement défendue par Cuvier⁶⁸. Et c'est Whewell qui se chargera dans une revue critique de l'ouvrage phare du géologue britannique de les baptiser⁶⁹. Il distinguait alors l'uniformitarisme du catastrophisme. Au-delà de son importance en histoire des sciences, l'uniformitarisme nous intéresse à plus d'un titre. C'est d'abord sa parenté avec les types de raisonnements que nous venons d'étudier qui justifie les lignes qui vont suivre. Il peut être envisagé selon deux approches radicalement différentes⁷⁰, comme nous le disions pour l'actualisme. Aussi, l'invariance des processus et des lois qu'il implique est supposée sur des « bases inductives », comme le remarque Russell (1912, p. 203) sans précisément nommer ce concept. Enfin, il informera la doctrine darwinienne du gradualisme⁷¹, soit la vision d'une évolution rythmée par l'accumulation lente et constante de petites variations. Comme nous le disions précédemment, l'uniformitarisme nous semble être une thèse moins large que l'actualisme en ce qu'elle ajoute à l'invariance des lois et des processus, la constance de leur intensité et de leur taux de changement⁷². Or, cette thèse, dont la fausseté est manifeste, nous rappelle immanquablement le mot de Gayon qui venait conclure notre introduction. Il parlait de ces pensées fortes, mais parfois fausses, qui font repère en sciences, ce par quoi il faut comprendre qu'elles jouent un rôle moteur dans l'avancée du savoir. Cette invariance peut nous guider et nous permettre d'ordonner nos raisonnements comme elle l'a fait par le passé pour des savants qui nous dépassent

⁶⁷ Le lecteur intéressé pourra néanmoins consulter les critiques de l'extrapolationnisme dans sa forme pure chez Dennett 1995, p. 303 ; Sterelny et Griffiths 1999, p. 304-306. Sur les extinctions de masse comme « challenge » à l'extrapolationnisme, voir aussi Jablonski 2005, p. 201.

⁶⁸ On se souviendra de Lord Kelvin (1866) comme l'un des premiers critiques de l'uniformitarisme.

⁶⁹ Whewell 1832. L'auteur se montre prolifique en matière de néologismes (e.g. *scientist*, in Whewell 1834).

⁷⁰ Voir Gould (1965) pour la dichotomie entre un uniformitarisme méthodologique et un uniformitarisme substantiel, mais aussi Simpson 1970 ; Gould 1975 ; Loison 2008, p. 299, 2010, p. 180.

⁷¹ Darwin l'applique aussi bien à l'action de la sélection qu'aux phénomènes géologiques. Sur ce dernier point, voir le cas de la dénudation par l'érosion des collines du Weald chez Burchfield 1974.

⁷² Sur ce point, voir Gould 1987, p. 121 et 132 ; Gould 1985, p. 152-153, mais aussi Hooykaas 1963, p. 32-34. Il faut mentionner que l'étude d'Hooykaas (1963, p. 32) précise que l'uniformitarisme de Lyell a pour noyau dur deux propositions qu'il ne parvient jamais à complètement dissocier : « 1. *Les lois physiques qui opèrent dans le monde ont toujours été à l'œuvre.* 2. *Les forces géologiques (les causes des changements géologiques) présentement à l'œuvre ; a) ont toujours été les mêmes ; b) leur énergie a toujours été la même.* » Voir aussi p. 36-37 : « Le principe d'uniformité implique non seulement que les causes *actuellement* à l'œuvre ont toujours été actives ('actualisme'), mais aussi que leur *effet* moyen et leur *tempo* ont toujours été les mêmes ». Cependant, il semble que les partisans de l'uniformitarisme ne peuvent être appréhendés comme appartenant à un bloc monolithique pour ce qui concerne la constance du taux de changement (Ibidem, p. 12 et 35).

infiniment. Nous pensons à l'invariance du mouvement et des lois en physique, mais aussi à la régularité du gradualisme darwinien et des processus géologiques d'arrière-plan pour Lyell. Cependant, le spectacle de la nature⁷³ nous dévoile du changement à toutes les échelles : pour des lois que nous pensions éternelles, pour des mécanismes sculptant la « face de la Terre⁷⁴ », et enfin pour l'évolution biologique dont le rythme n'a cessé de varier. C'est pourquoi il nous semble fructueux de confronter la perspective de ce monde inversé dominé par l'invariance avec celle d'une réalité pleine de fluctuations, car c'est peut-être par ce chemin que nous obtiendrons les linéaments d'une théorie à même d'embrasser ce qu'est le changement. Mais si nous voulons prédire, nous avons l'intuition que cette approche ne saurait suffire. Par conséquent, nous devons la compléter par une autre à même de l'encadrer, car c'est ce que suggère notre réflexion sur l'uniformitarisme et l'extrapolation. La question de savoir à quelle échelle et à quel rythme s'effectue le changement dans la nature, sera donc le point focal vers lequel convergera chacun des efforts que nous déploierons au cours notre enquête.

1.1.2. De la déduction comme source de prédictions et d'explications

Contre l'induction que nous venons d'étudier, la déduction se signale d'emblée comme un raisonnement rigoureux dont la conclusion est certaine. Le syllogisme déductif en est d'ailleurs la forme la plus célèbre et c'est parce que celui-ci incarne un idéal de certitude que les philosophes le valorisèrent au point de confondre ses résultats avec la science :

Or, j'appelle démonstration le syllogisme qui produit la science [...] celui qui par cela seul que nous le possédons, nous fait savoir quelque chose⁷⁵.

La précéllence du raisonnement déductif s'exprime encore lorsqu'un préjugé tenace consacre à travers les âges la supériorité des sciences déductives⁷⁶ – comme la logique et les mathématiques –, eu égard à la solidité de leurs résultats, sur des sciences naturelles jugées subalternes et dont nous rappelions plus tôt qu'elles reçurent le qualificatif d'inductives. Comme nous le disions, le syllogisme n'est qu'une forme de déduction et Lalande nous confirme qu'il s'agit d'une « opération par laquelle on conclut rigoureusement, d'une ou de

⁷³ Nous empruntons cette expression au titre d'un livre fort connu de l'Abbé Pluche (1750).

⁷⁴ Nous empruntons cette formule au titre d'un ouvrage de Suess (1885-1901) où sont discutés les concepts de biosphère (Suess 1900, p. 345 ; 1918, p. 1632 *sq.* pour les éditions françaises), d'hydrosphère et de lithosphère que le géologue a lui-même forgés (cf. Suess 1875).

⁷⁵ Aristote. *Organon VI : Seconds Analytiques*. Voir la section II du chapitre II.

⁷⁶ Dans lesquelles nous pourrions inclure la physique en raison de la solidité de ses résultats, comme le fit Mill (1843, p. 267) pour la mécanique qu'il qualifie bien de science déductive.

plusieurs propositions prises pour prémisses, à une proposition qui en est la conséquence nécessaire, en vertu des règles logiques⁷⁷. » Ainsi, pour que la conclusion soit vraie, il faut obligatoirement que les prémisses le soient également⁷⁸ et qu'elles ne contiennent pas de contradiction cachées. Ces conditions respectées, il y aurait donc l'assurance pour celui qui le manie d'émettre des propositions irréfragables. Mais comme nous le verrons, cet attrait de la déduction semble principalement limité pour les prédictions temporelles par les deux restrictions suivantes :

1. Qu'il existe parmi les prémisses des propositions vraies qui s'appliquent effectivement à des entités qui ne varient pas de telle sorte qu'elles perdraient des propriétés ou en exprimeraient de nouvelles, ce qui fait qu'elles ne soient plus subsumées sous la majeure.

2. Que parmi ces propositions vraies, certaines le soient pendant une durée considérable, ou mieux, qu'elles soient invariablement vraies dans l'espace et le temps.

Ainsi donc, la conclusion d'un syllogisme n'est pas garantie *sub specie aeternitatis*⁷⁹ pour reprendre les mots de Spinoza, mais elle dépend de la vérité de ses fondations prémissielles, si bien que l'on peut voir en elle non pas une nécessité inhérente à cette seule procédure, mais une « nécessité dérivée⁸⁰ ». Néanmoins, l'on pourrait croire qu'il s'agit là d'un mal pour un bien, vu que cet état de fait explique la productivité et donc le succès du raisonnement hypothético-déductif.

Mais revenons aux critiques de la déduction. Précédemment, nous avons convoqué Reichenbach afin de défendre les inférences inductives contre la déduction qu'il jugeait stérile, car tautologique ; stérilité qui se dévoile immédiatement par l'analyse étymologique (*ταύτολογία*, soit littéralement le discours qui dit la même chose). Ainsi mise à nue, elle nous apparaît comme une piètre répétition, une pétition de principe comme nous le disions en note avec Mill, soit un raisonnement circulaire. Dès lors, peu nous importe qu'un bon monsieur

⁷⁷ Lalande 1926, p. 204-205. Le syllogisme le plus connu étant le suivant. Prémisses majeure : Tous les hommes sont mortels ; prémisses mineure : Socrate est un homme ; conclusion : Socrate est mortel.

⁷⁸ Ce point fait d'ailleurs l'objet d'une critique par Mill (1843, livre II, chapitre III, paragraphe 2) qui discerne dans le syllogisme une « pétition de principe » et reconnaît que la prémisses majeure est obtenue bien souvent par une induction, ce qui est contestable. Aussi, il faut dire que cela ne sera pas le cas pour une implication non réciproque où un antécédent faux pourra entraîner un conséquent vrai (*ex falso sequitur quodlibet*, ce qui signifie que du faux, ou encore d'une contradiction, advient ce que l'on veut).

⁷⁹ Ce qui signifie sous l'aspect de l'éternité. Nous reprenons là une formule de Spinoza et la sortons quelque peu de son contexte. Voir Spinoza 1677, livre V, scolie de la proposition XXIII.

⁸⁰ Nous faisons nôtre cette qualification que l'on trouve chez Boutroux 1874. Il considère que seule l'identité du type A=A peut être qualifiée de nécessité logique pure. Ibidem, p. 8.

viens à sa rescousse en nous disant qu'il s'agit en fait d'un « cercle vertueux⁸¹ », puisqu'elle ne pourrait rien nous apprendre de plus que nous ne sachions déjà⁸². Ce serait là un vice rédhibitoire pour qui veut se projeter dans l'avenir en l'utilisant d'une quelconque manière.

C'est pourquoi nous devons justifier ici et maintenant de son importance pour notre sujet. D'une part, nous verrons que la sélection naturelle est fréquemment dépréciée en étant affublée d'un qualificatif que ses contempteurs jugent infamant : elle ne serait qu'une tautologie ; tautologie dont nous venons de découvrir le lien avec la déduction. D'autre part, elle peut être pensée positivement comme un algorithme, soit une procédure déductive dont les résultats sont infaillibles si elle est correctement réalisée, comme nous le considérerons avec Dennett (1995, p. 50-51). Aussi, nous savons que le syllogisme déductif peut établir un lien entre le général et le particulier⁸³. Or, cette spécificité se révélera essentielle dans la perspective de l'évolution cosmique et du *big bang* puisque nous montrerons qu'elle permet de penser comment ces deux catégories s'engendrent respectivement et s'interpénètrent l'une avec l'autre. Enfin, la déduction est au cœur du modèle déductif-nomologique de Hempel que nous allons très prochainement étudier. En conséquence, nous pensons qu'il était nécessaire de produire la courte analyse qui précède.

1.1.3. Quelques mots sur l'abduction ou inférence à la meilleure explication

Nous allons maintenant dire quelques mots de l'abduction. Tout comme l'induction, l'abduction ou inférence à la meilleure explication, n'est pas un mode de raisonnement rigoureux dans la mesure où sa conclusion n'est que « vraisemblable » (Lalande 1926, p. 1). L'abduction peut servir en sciences naturelles puisqu'elle permet de remonter de l'effet à ses causes comme l'explique Gabriel Gohau⁸⁴. On peut donc la mobiliser lorsqu'on cherche à déterminer les causes d'une extinction de masse (e.g. Cleland 2011), mais aussi quand on

⁸¹ Goodman 1954, p. 64.

⁸² Cependant, en reliant et en réassociant des propositions, elle permet de mettre à jour des relations inaperçues.

⁸³ Cependant, il convient de noter que dans la partie critique suivant la présentation de ce concept, Lalande (1926, p. 204) fait remarquer qu'il « n'est pas exact de définir la déduction comme le raisonnement qui va 'du général au particulier', soit qu'on entende par cette formule équivoque et courante : 'De l'universel au particulier' soit qu'on entende : 'Du plus général au spécial'. On peut par déduction conclure de 'la fausseté d'une particulière à la fausseté de l'universelle correspondante' ou 'de la vérité d'une particulière à la fausseté de l'universelle contradictoire ». Enfin, il existe des syllogismes contenant seulement des propositions universelles.

⁸⁴ Voir Gohau 2012, p. 57. Cette procédure s'appelle rétroduction et peut se confondre dans une certaine mesure avec l'abduction. Sur ce point, nous aiguillons le lecteur vers la thèse de Chevalier 2010, p. 479.

s'attelle à produire des phylogénies⁸⁵. L'abduction est donc une méthode heuristique, mais dont les contours nous semblent vagues. Écoutons ce qu'en dit Gould pour mieux la cerner :

Peirce a affirmé que la science ne progressait pas par induction, mais par "abduction" - littéralement par l'arrachement créatif et la fusion de concepts disparates en idées audacieuses pouvant être formulées à des fins de test⁸⁶.

Suivant cette interprétation, l'on ne se montrerait pas péjoratif à son égard en y discernant une sorte de devinette⁸⁷, ce qui la disqualifierait tout de même en tant que raisonnement digne du nom d'argument⁸⁸. À la lumière de la citation de Gould, son caractère nébuleux semble un peu s'éclaircir, à défaut de se dissiper. Nous comprenons effectivement l'abduction comme le produit de la créativité d'un savant qui va mélanger de nombreux modes de raisonnements pour proposer une solution provisoire à un problème donné⁸⁹. D'obscur, l'abduction nous semble désormais triviale. Qui ne reconnaîtrait point que la marche des sciences bénéficie de l'inventivité des chercheurs et de leur habileté à combiner judicieusement une pluralité d'inférences ? Ce qui est vrai pour l'activité scientifique en général, le sera tout autant pour l'entreprise prédictive que nous poursuivons.

Cela étant dit, il nous faut révéler ce qui dans l'abduction est véritablement susceptible de profiter à notre travail. Quand on produit une abduction, on remonte le plus souvent de l'effet à ce qui l'a produit en puisant dans un répertoire mnésique des causes probables que l'on remanie. Ainsi, nous nous comporterions comme l'enquêteur qui découvre un meurtre et produit dans le palais de son esprit la liste des suspects usuels⁹⁰ accompagnés de leurs possibles mobiles, pour donner corps, petit à petit, aux acteurs d'un drame dont il ne connaît que la scène fatidique. Or si l'on conçoit que le monde biologique de demain ressemblera à s'y méprendre à celui du passé, mais que seules les créatures et non les processus essentiels auront été remplacées, il semble loisible d'anticiper l'issue d'une séquence évolutive particulière en retournant la méthode de l'abduction pour qu'elle devienne une inférence à la meilleure prédiction. Mais cette méthode, que nous jugeons conservatrice dans sa philosophie prédictive – autrement dit sa manière d'envisager le futur – ne saurait justement couvrir l'ensemble de ce qui va advenir. Dès lors, elle ne pourra constituer qu'une attitude prédictive par défaut, comme nous aurons l'occasion d'en discuter aux chapitres IV et V.

⁸⁵ Voir Lecointre 2011, p. 608.

⁸⁶ Gould 1980a, p. 102.

⁸⁷ C'est l'idée du *guess* que discute notamment Chevalier 2010, p. 480.

⁸⁸ Ibidem.

⁸⁹ Le fait que l'abduction fonctionne avec de nombreux types de raisonnement, les intègre et les coordonne afin de résoudre une question scientifique est remarqué par Chevalier (2010), mais aussi Michel-Bechet 2013, p. 336.

⁹⁰ Nous pensons à l'époux trompé, l'amant éconduit, l'associé dupé, l'employé injustement licencié, etc.

1.2. Étude de la thèse de la symétrie promue et défendue par Carl Hempel

1.2.1. Présentation de la thèse de la symétrie et du modèle D-N

Dans une section précédente, nous avons avancé que la déduction tenait lieu de mètre-étalon en matière d'inférence en raison de la fermeté de ses conclusions. Cela explique en grande partie le rôle central qu'elle tient dans la conception de l'explication scientifique qui s'appuie sur des lois et que l'on appelle modèle déductif-nomologique⁹¹. Si l'on peut faire remonter la généalogie de cette conception aux travaux de Sir Karl Popper⁹², c'est vers Carl Hempel qu'il faut se tourner pour y découvrir son plein développement tout au long d'une série de publications remarquables⁹³. Mais avant de le présenter, il nous faut introduire le vocabulaire qu'emploie celui qui l'a principalement édifié. Hempel et Oppenheim (1948, p. 152) appellent *explanandum* (pluriel : *explananda*) l'explication d'un phénomène particulier et *explanans* (pluriel : *explanantia*), les éléments constitutifs d'une explication. On parle parfois d'*explicandum* pour qualifier le phénomène à expliquer. Cette précision étant faite, nous pouvons décrire son modèle dans ses grandes lignes. Voici un extrait de l'un de ses textes les plus connus, intitulé le dilemme du théoricien⁹⁴ :

Les explications scientifiques, les prédictions et les postdictions ont toutes le même caractère logique : elles démontrent que le fait en question peut être déduit de certains autres faits au moyen de lois générales spécifiées. Dans le cas le plus simple, ce type d'argument peut être schématisé comme une déduction de la forme suivante :

C₁, C₂ ... C_k [C renvoie à des « occurrences particulières », comme la position d'un corps]

L₁, L₂ ... L_r [L désigne des « lois générales », comme la loi de Newton]

E [E : *Explanandum*]

Prenons un exemple que l'on ne trouve pas à notre connaissance chez Hempel mais qui appartient à la grande histoire des petites notes que laissèrent les philosophes dans leurs ouvrages. Il y a dans l'appendice du livre I de l'*Éthique*, servant à la fois de récapitulation pour ce qui le précède et de scolie pour la dernière proposition de ce même livre, le cas fictif d'un homme tué par la chute d'une pierre qui se trouve discuté du double point de vue de la volonté divine et de la causalité. En connaissant à un instant qui précède ou qui suit ce drame, les lois du mouvement et de la gravitation universelle, les lois de l'aérodynamique, la position

⁹¹ Que l'on abrègera parfois en modèle ou conception D-N, mais nous parlerons le plus souvent de la thèse de l'identité ou encore de la thèse de la symétrie pour des raisons que nous allons bientôt dévoiler.

⁹² Voir Michel-Bechet 2013, p. 129.

⁹³ Voir notamment Hempel 1942 ; Hempel & Oppenheim 1948 ; Hempel 1958, 1962, 1965, etc.

⁹⁴ Hempel 1958, p. 37-38 ; 1965, p. 174. Pour une formulation alternative, voir Hempel 1962, p. 47.

de départ et la masse de cette pierre, ainsi que les caractéristiques de l'impulsion qui l'a mise en mouvement, on peut prédire ou expliquer sa chute dans ses moindres détails. Or, si l'on joint à cette série d'*explanantia* des connaissances sur la position du passant, mais aussi sur sa constitution organique de sorte qu'elle soit réductible à des données de la physique, et que l'on puisse ainsi concevoir l'énergie minimale qui suffit pour le faire passer de vie à trépas, on peut prédire ou expliquer le destin funeste de cette personne sans nullement invoquer une quelconque providence. En avançant cette application possible du modèle hempélien de l'explication, nous avons omis d'évoquer certains de ses présupposés, concernant notamment l'admission tacite de diverses clauses *ceteris paribus*, le problème connexe du réalisme philosophique à propos des lois, la précision des données et des mesures qui soutient son effectivité, sa possible calculabilité et le temps qu'il faut pour l'exécuter. Mais ce sont là des difficultés que nous avons sciemment choisi de réserver pour la suite de notre dissertation.

Poursuivons donc cette introduction à la doctrine de Hempel. À l'aune de la citation précédente et de l'exemple que nous venons de produire, on remarque que la théorie déductive-nomologique postule une similitude profonde entre la prédiction et l'explication, c'est pourquoi on la qualifie aussi de thèse de l'identité structurale. Il y a communauté de structure dans la mesure où la recette hempélienne de l'explication et de la prédiction présentent les mêmes ingrédients, à savoir les lois et les faits qui constituent les *explanantia*, et un même liant avec la déduction. Par ailleurs, c'est uniquement le moment au cours duquel est produit l'argument déductif relativement à la situation temporelle de l'*explicandum*, qui le qualifie en tant qu'explication, postdiction⁹⁵, ou en tant que prédiction. Voici un écrit de Hempel qui accrédite ce que nous venons d'affirmer :

Bien que l'explication, la prédiction et la postdiction soient similaires dans leur structure logique, elles diffèrent à certains autres égards. Par exemple, un argument [...] ne sera qualifié de prédiction que si [son *explanandum*] se réfère à une occurrence postérieure à celle à laquelle l'argument est proposé ; dans le cas de la postdiction, l'événement doit se produire avant la présentation de l'argument⁹⁶.

Ainsi, une explication peut s'obtenir par une transformation d'un genre particulier, soit la translation d'une prédiction sur l'axe que parcourt la flèche du temps ; c'est donc une symétrie temporelle, dont on remarquera qu'elle peut s'effectuer dans les deux sens. C'est

⁹⁵ La postdiction reconstruit une situation passée en s'appuyant sur la connaissance de l'état présent d'un système. La rétrodition est parfois considérée comme un synonyme. C'est d'ailleurs le cas dans une célèbre encyclopédie en ligne à l'entrée pour ce mot en anglais. Néanmoins, certains auteurs les distinguent en admettant que la rétrodition s'appuie sur des connaissances d'un état passé d'un système pour « prédire » des événements qui survinrent en amont, ou encore en aval, de cet état.

⁹⁶ Hempel 1958, p. 37-38.

pourquoi l'on désigne encore la conception D-N par la thèse de la symétrie. Modèle déductif-nomologie, thèse de l'identité ou de la symétrie, voilà bien un remarquable foisonnement de dénominations auquel il ne manquerait qu'un petit nombre d'ajouts pour égaler en longueur la titulature d'un empereur romain. Nous avons là trois termes pour décrire vraisemblablement une seule et même idée. Ce cas de figure n'est sans doute pas unique en philosophie, mais il est suffisamment rare pour qu'on lui prête l'attention qu'il mérite en évaluant la valeur respective de ces différentes appellations. On remarquera en premier lieu le caractère neutre, car purement descriptif, de l'expression modèle déductif-nomologique. Quant à elle, la notion d'identité implique une thèse très forte qui prête le flanc à une critique aisée. Quand bien même on reconnaîtrait que ces deux actes exhibent une similitude profonde par les ressources cognitives et épistémiques qu'ils mobilisent, il n'en demeure pas moins qu'on ne saurait les confondre, puisqu'ils ne s'inscrivent pas dans un même contexte d'énonciation, que l'on pense aux objectifs qui leur sont associés ou à la temporalité. Il faut donc qu'on la restreigne en lui apposant l'adjectif structural pour la sauver de cette attaque⁹⁷. L'idée de symétrie, bien qu'on puisse la rapprocher d'un point de vue sémantique de l'identité⁹⁸, semble plus adaptée et donc moins s'exposer à une réfutation facile, en ce qu'elle sépare bien, selon l'image que la géométrie nous invite naturellement à concevoir, deux plans temporels distincts, situés de part et d'autre d'un phénomène d'intérêt servant d'axe de symétrie, dont l'un se trouve dans le passé pour la prédiction et l'autre dans le futur pour l'explication.

Ces précisions étant faites, nous devons admettre qu'en dehors de la première appellation, qui ne saurait s'attirer ni notre engouement, ni les foudres d'une quelconque critique, nous ne voyons pas de raison qui nous contraindrait à parler préférentiellement d'identité ou de symétrie. Nous considérons que la thèse essentielle de la conception défendue par Hempel est également rendue et préservée par ces deux mots. Il s'agit de la convertibilité réciproque de l'explication et de la prédiction. De fait, Carl Hempel défend l'idée que tout explication constitue potentiellement une prédiction et vice et versa :

Ainsi interprétée, la thèse de l'identité structurale se résume à la conjonction de deux sous-thèses, à savoir (i) que toute explication adéquate est potentiellement une prédiction

⁹⁷ Contre la majorité de ceux qui traduisent Hempel en français, nous avons préféré l'adjectif « structurale » à « structurelle ». Certes, l'on pourrait nous objecter que cette originalité n'a pas lieu d'être, étant donné que l'usage dominant semble avoir décidé de la bonne traduction, et que ces termes se ressemblent suffisamment d'un point de vue sémantique pour que l'intérêt d'un choix alternatif s'en trouve annulé. Or, nous pensons que le caractère profond, ou souterrain, de cette identité est mieux rendu par un terme qui s'applique notamment dans le champ de la géologie. En outre, il nous semble que cet adjectif convient mieux – mais pas exclusivement – à des structures immatérielles qu'à des structures physiques.

⁹⁸ C'est littéralement ce qui présente une mesure commune (ou une grandeur, une dimension), et par conséquent, ce qui est commensurable.

au sens indiqué ci-dessus ; ii) inversement, toute prédiction adéquate est potentiellement une explication⁹⁹.

Cette hypothèse constitue à nos yeux le centre inexpugnable de la position hempélienne comme nous tâcherons de le démontrer. C'est sur cette convertibilité que reposent les fondations épistémologiques de notre stratégie visant à libérer le potentiel prédictif de la théorie de l'évolution. Prochainement, nous allons détailler et examiner les critiques que l'on peut adresser au modèle de Hempel. Cependant, nous ne comptons pas dans les sections à venir bouleverser la science, tel le Dühring de Engels, en réhabilitant toutes les thèses de Hempel, ce qui reviendrait à nier la validité des critiques qui lui ont été adressées. Mais c'est justement par leur lecture attentive que nous allons éprouver notre stratégie visant à légitimer l'existence d'une forte capacité prédictive pour les sciences de l'évolution.

1.2.2. Sur le modèle inductif-statistique et la production de lois probabilistes par le raisonnement déductif-statistique

Nous allons maintenant présenter ce qui nous semble n'être qu'un succédané du modèle déductif-nomologique. Il s'agit du modèle inductif-statistique (I-S) auquel est associé la méthode déductive-statistique (D-S). Ces deux approches remplacent le modèle D-N toutes les fois où ne nous possédons pas de lois certaines, invariantes dans l'espace et le temps, et de formes non probabilistes. Elles s'appliquent donc nécessairement à des situations complexes pour lesquelles nous disposons en revanche d'un important jeu de données statistiques. Avec la méthode déductive-statistique, il s'agit non plus d'expliquer ou de prédire la survenue d'un événement comme avec le modèle D-N, ou, comme nous le verrons bientôt, le modèle I-S, mais de déduire d'une connaissance statistique une loi probabiliste, comme le fait Hempel (1965, p. 380) en traitant l'exemple du jeter de pièces. Quant à la méthode inductive-statistique, et conformément à ce que nous avons avancé, il s'agit d'une forme d'explication qui ne s'appuie pas sur des lois générales mais sur des données statistiques pour inférer la plus ou moins grande probabilité qu'un événement donné se réalise :

Les explications de faits ou d'événements particuliers au moyen de lois statistiques probabilistes se présentent ainsi comme des arguments inductifs ou probabilistes en ce sens que les explications confèrent à l'*explanandum* un degré de confiance par induction

⁹⁹ Hempel 1965, p. 367.

plus ou moins élevé ou une probabilité logique (inductive) ; elles seront donc appelées explications statistiques inductives, ou explications I-S¹⁰⁰.

La qualité des prédictions et des explications ne sera pas aussi robuste que celle attendue pour le modèle D-N, puisque l'on s'appuie ici sur des inductions et des lois probabilistes faillibles. Cette spécificité affectera le principe de convertibilité, comme nous ne manquerons pas de le préciser une fois que nous aurons introduit le domaine d'applicabilité du modèle I-S.

On peut par exemple l'utiliser dans le champ des sciences médicales afin de rendre compte des chances pour une personne donnée d'avoir telle ou telle maladie ou encore d'y survivre. Hempel prend d'ailleurs l'exemple d'un patient nommé John pour lequel on veut établir un pronostic alors qu'il est atteint d'une infection par un streptocoque et traité à la pénicilline¹⁰¹. Ce faisant, le philosophe des sciences est forcé d'admettre que son modèle souffre d'une « ambiguïté épistémique¹⁰² ». Nous pouvons tirer d'une loi probabiliste la réalisation d'un cas particulier comme nous pouvons faire de même pour son opposé, c'est-à-dire sa non-réalisation. En réponse à cette faiblesse de l'explication I-S, l'auteur demande que l'on précise au maximum¹⁰³ la liste des *explanantia* pertinents pour le cas que l'on se donne de traiter, comme il l'indique dans ce court extrait que nous allons ici produire :

¹⁰⁰ Ibidem, p. 385-386.

¹⁰¹ Ibidem, p. 398.

¹⁰² Ibidem, p. 397. Cette étroitesse est aussi demandée par Salmon (1970, p. 51) qui présente d'autres classes de contraste, quoiqu'il discute également la probabilité de survie en sachant « l'âge, le sexe, le travail, l'état de santé » (Ibidem, p. 42). Pour Wesley Salmon, il faut construire nos prédictions sur la base de classes de contraste qui sont homogènes et les plus petites possibles, c'est-à-dire que leurs éléments sont identiques en termes de probabilité et qu'on ne peut partitionner davantage une classe afin d'obtenir une probabilité supérieure de prédire ou d'expliquer le phénomène d'intérêt. Néanmoins, il faut mentionner que sa conception de l'explication, soit celle de la pertinence statistique, et bien qu'il admette le bien-fondé de la symétrie (Ibidem, p. 79), s'écarte de Hempel, en ce qu'elle ne saisit plus l'explication scientifique comme un argument, ou, pourrions-nous dire, quelque chose de dichotomique, mais davantage comme un degré de confirmation suivant lequel la probabilité de l'*explanandum* est plus grande qu'en l'absence des *explanans* statistiques pertinents (e.g. Ibidem, p. 36-37 et 77). Aussi, Salmon établit le modèle I-S, reformulé par ses soins, comme la forme générale de l'explication, ce qui fait du modèle D-N un cas spécial (Ibidem, p. 79), alors que c'est le contraire chez Hempel. Ce faisant, l'on ne montre plus que l'événement d'intérêt était attendu, mais à quel degré on doit l'espérer, ce qui renforce l'asymétrie entre l'explication et la prédiction dans le cas où un événement rare se produit. Ainsi, l'explication scientifique devient arbitraire, car l'on ne dispose pas de critérium universel ou univoque pour déterminer ce que Salmon appelle des « probabilités raisonnables » (Ibidem, p. 77). Or, nous pensons que la réalisation d'un événement répond davantage à la dichotomie que nous évoquions plus tôt, et l'on ne peut point construire de « fondations complètes pour une prédiction rationnelle » (Ibidem, p. 79) sur un terrain statistique, et ce d'autant plus que l'on abandonne le déterminisme comme position qu'il faut viser et privilégier par défaut, comme le fit Salmon en considérant la mécanique quantique (Ibidem, p. 64).

¹⁰³ Voir tout particulièrement la section 3.4.2 en page 397 : *The requirement of maximal specificity and the epistemic relativity of inductive-statistical explanation*, soit l'exigence de spécificité maximale et la relativité épistémique de l'explication statistique-inductive. Hempel précise d'ailleurs que ce réquisit est présent chez Carnap sous le nom de *requirement of total evidence*, ce que l'on peut traduire par une exigence de preuve totale.

En effet, on voudrait qu'une explication acceptable soit fondée sur un énoncé statistique-probabiliste se rapportant à la classe de référence la plus étroite à laquelle, selon la totalité des informations dont nous disposons, l'occurrence particulière appartient¹⁰⁴.

On peut ainsi indiquer que John a 80 ans, qu'il a tel ou tel antécédent – par exemple des problèmes cardiaques –, pour affiner notre pronostic. Mais en précisant de manière toujours plus fine la classe de référence (ou de contraste) à laquelle appartient un cas particulier, nous nous éloignons petit à petit du monde des statistiques pour entrer dans une autre dimension épistémique qui traite des individus dans ce qu'ils ont de singulier¹⁰⁵. On rencontre alors le problème de la complétude des explications et des prédictions puisque l'on doit se soumettre à « une exigence de preuve totale¹⁰⁶ », alors qu'en pratique, les prédictions et les explications se signalent par leur caractère elliptique.

Mais revenons à l'ambiguïté épistémique qui frappe le modèle I-S, car il nous semble qu'elle exige un autre commentaire qui rappelle celui qui précède tout en se rapportant plus particulièrement à la philosophie des probabilités. Pour mieux nous faire comprendre nous allons produire un exemple qui n'est en rien original¹⁰⁷, mais qui a pour lui d'être suggestif. Imaginons que nous déclarions à une personne qu'elle a une chance infime – admettons une sur un milliard – de décéder dans un temps donné d'une affection que nous lui aurions préalablement décrite, et que celle-ci succombe pour cette même raison. Il surviendrait alors une sorte de rupture, une asymétrie à proprement parler, entre le pouvoir prédictif de la loi probabiliste et l'explication que l'on peut tirer d'elle pour rendre compte de cette issue fatale. Le problème serait tout à fait similaire en inversant les probabilités et en imaginant que notre patient fictif survive. Il y a là des difficultés irrémédiables pour qui veut concilier la thèse de la symétrie et le raisonnement probabiliste. C'est une question philosophique qui dépasse à la fois nos compétences comme le cadre de cette thèse et qui revient au fond à se demander s'il est sensé de parler de probabilités pour un événement passé¹⁰⁸.

Pour conclure cette section, nous dirions que le modèle I-S ne saurait nous séduire autant que le modèle D-N étant donné qu'il ne peut s'appliquer qu'à des situations pour

¹⁰⁴ Hempel 1965, p. 398.

¹⁰⁵ Sur ce point, le lecteur pourra lire avec profit la thèse de Drouet (2007) et tout particulièrement la page 202 à laquelle est interrogée la signification des probabilités pour des événements singuliers.

¹⁰⁶ Cf. la note sur Hempel présente ci-dessus.

¹⁰⁷ Nous concevons aisément que d'autres l'aient exprimé dans des termes similaires et nous leur présentons nos excuses quant à notre ignorance coupable qui ne nous a pas permis de rendre ici l'hommage qu'ils méritaient.

¹⁰⁸ Sans connaître précisément la littérature traitant de ce sujet, on peut raisonnablement supposer qu'elle est de 1. Sur cette question voir Sober 1984, p. 132-133.

lesquelles la répétition des événements constitue la règle¹⁰⁹, de sorte que les outils que nous fournissons les statistiques et les probabilités peuvent véritablement nous épauler. Mais comme nous entendons le montrer, cette approche, ainsi que la spécification des classes de contraste qu'elle réclame impérieusement, sera confinée à des applications limitées. Ce sera par exemple le traitement du problème de la *fitness*, comme nous l'a judicieusement suggéré la thèse de Bourrat¹¹⁰. En définitive, nous considérons que le modèle D-N doit informer notre perspective globale sur le problème de la prédictibilité d'une évolution que nous jugerons prochainement comme étant dominée par des événements singuliers dans la vue d'ensemble que nous offre de contempler l'histoire de la vie, et que de ce fait, il ne saurait qu'être suppléé localement par le modèle I-S.

1.3. Examen des principales critiques portées à l'encontre de la thèse de la symétrie

Il est difficile d'établir un inventaire complet des critiques qui vinrent s'abattre sur les conceptions de Hempel. Elles furent légion parce qu'elles émanaient non seulement d'un vaste contingent d'épistémologues, mais aussi de savants qui ont eu vent de cette conception et souhaitaient examiner leur validité *pro domo*. Cette profusion peut se lire de deux manières. En négatif, elles dévoilent effectivement ce qu'il y a d'intenable dans la position de Hempel. Mais en positif, elles délivrent un message plus signifiant : si les thèses de Hempel méritent d'être attaquées, c'est parce qu'elles relient de manière consistante des notions qui font l'enjeu de disputes philosophiques intenses et que le profane associe spontanément à la science, à savoir : l'explication, la prédiction, les lois, la déduction et la certitude.

1.3.1. Introduction générale aux critiques que produisirent les savants à l'encontre des conceptions de Hempel

Avec ce qui suit, nous nous proposons de dérouler une liste de reproches adressés aux idées de Hempel. Celle-ci manquera indubitablement à l'idéal d'exhaustivité que nous nous

¹⁰⁹ Il est par exemple mobilisable pour soutenir une conception propensionniste de la *fitness*, comme le font Mills et Beatty 1979, p. 284. Nous discuterons plus amplement de leur conception en section 5.4.

¹¹⁰ Bourrat 2015b, p. 279-290. Il parle plus spécifiquement du problème du grain de description pour la sélection naturelle et la *fitness*, mais c'est un sujet tout à fait analogue à celui que nous venons d'exposer.

étions fixé, mais elle permettra néanmoins d'indiquer les critiques sur lesquelles nous comptons nous appliquer, ainsi que l'ordre dans lequel nous allons les discuter, afin de les distinguer clairement de celles qui ne seront que mentionnées.

On peut donc attaquer les thèses de Hempel :

- En remarquant qu'elles sont d'une certaine manière dommageables pour le développement de la futurologie académique (*future studies*) avec Aligica et Coreau¹¹¹.
- En constatant que la pluralité des pratiques en matière de prédiction comme d'explication avec Leconte¹¹² et Woodward (2003) ne saurait faire que l'on confonde l'une avec l'autre.
- En considérant que des déterminismes divers, qu'ils soient d'ordre psychologique¹¹³ ; socioculturel¹¹⁴ ; disciplinaire ou institutionnel, contraignent de manière divergente la forme que doivent prendre les explications et les prédictions afin qu'elles soient jugées acceptables, et ce conformément à un ensemble de normes ou de valeurs en vigueur¹¹⁵.
- Que les prédictions et les explications font appel à d'autres types d'inférences que la déduction et peuvent les mettre en œuvre conjointement, comme nous l'avons dit plus tôt¹¹⁶.

¹¹¹ Aligica (2003) affirme l'improductivité du modèle D-N pour travailler sur les futurs possibles, pis il serait même délétère (Ibidem, p. 1027), et inapplicable dans de nombreux domaines puisqu'il fonctionne comme un critère de démarcation trop discriminant (p. 1028). Coreau (2009) reçoit favorablement le diagnostic de Aligica. Aussi, elle rapporte l'imprédictibilité de l'évolution à sa complexité et l'absence de lois en écologie, et considère qu'une approche fondée sur la narration permettrait de remédier au déficit de prédictions en biologie. Cependant, elle nous semble admettre de manière imprudente l'existence de futurs multiples sans véritablement le justifier.

¹¹² Voir Leconte (2017) et tout spécialement le tableau p. 119, pour une description des trois types de prédictions qu'il a identifiés : prédictions guidées par des lois, par des modèles, par des données. Pour une conception de la prédiction comme propriétés des modèles, voir Ceccarelli et Frezza (2018, p. 28-29), ou encore Horan (1988) pour des arguments sur une possible supériorité des approches sémantiques sur les approches syntaxiques et réductionnistes, en ce que les premières décrivent l'activité théorique comme une production de modèles.

¹¹³ Scriven 1962, p. 71-72. Il reconnaît évidemment l'importance du contexte – et notamment psychologique – pour juger de l'importance d'une explication donnée, mais voit dans la thèse de Hempel une confusion illégitime entre ce qui relève de la logique et de la psychologie. Pour découvrir le catalogue des reproches qu'il dresse à l'encontre des conceptions de Hempel, voir la page 67.

¹¹⁴ Aligica 2003, p. 1038. Quoique les démonstrations de l'auteur soient pertinentes, elles nous semblent manquer l'idéal de complétude qu'associe Hempel à la prédiction et l'explication. Pour s'en convaincre, voir la section suivante de ce même article : 3. *Predictions and 'background information.'*

¹¹⁵ Par exemple, rien n'oblige dans la conception de Hempel à ce que lesdites conditions initiales précèdent l'explanandum : « Or rien dans le modèle D-N ne prescrit la précédence temporelle des conditions initiales sur l'explanandum. » Barberousse *et al.* 2000, p. 104. Pour démontrer cela, les auteurs font référence à un exemple portant sur la réfraction de la lumière où l'on explique le trajet des rayons lumineux (ici, l'*explanandum*) en utilisant le point d'arrivée des rayons lumineux (ici, l'*explanans*) après réfraction dans un milieu d'indice différent. Or, on ne pense pas expliquer de manière générale une situation se déroulant à un instant t en invoquant une autre situation à un instant ultérieur. On peut bien entendu appliquer un raisonnement similaire au cas de la prédiction/explication des phénomènes astronomiques. En revanche, il existe des biologistes qui considèrent qu'il est parfaitement justifié de faire appel d'une manière franche ou métaphorique à des causes finales ou encore des objectifs qui contraignent les actions des organismes.

¹¹⁶ À ce propos, Michel-Bechet (2013) considère que les « prédictions mixtes » forment la majeure partie des attitudes prospectives en sciences naturelles. On en découvre notamment en météorologie (Ibidem, p. 252).

- En les attaquant d'un point de vue logique, soit en manipulant les propositions qu'intègre une déduction selon le modèle D-N¹¹⁷, soit en rejetant comme illégitime l'amalgame qu'elle établirait insidieusement entre la nécessité logique et la nécessité physique¹¹⁸.
- En considérant tout bonnement qu'elles ne pourraient s'appliquer dans une discipline dont les objets échappent à l'empire de la temporalité. Nous pensons aux mathématiques pour lesquelles il ne semble pas approprié de parler de prédictions temporelles.
- En analysant l'affinité élective différentielle que présentent, soit en pratique, soit en théorie, la prédiction et l'explication avec une posture philosophique d'obédience réaliste ou instrumentaliste (cf. sections suivantes et le prochain chapitre).
- En examinant, dans la droite ligne du point que nous venons justement de discuter, leurs rapports avec les notions de corrélation et de causalité (cf. 1.3.2.).
- En s'évertuant à dévaluer le statut des lois scientifiques, ainsi que leur importance pour l'explication¹¹⁹ et la prédiction, et ce quelle que soit la manière de le faire (cf. chapitre II).
- En considérant qu'elles ne représentent qu'un idéal qui n'est pas satisfait par l'ensemble des théories scientifiques, présentes et passées, dans la mesure où elles exhibent le plus souvent un déséquilibre entre leur pouvoir explicatif et prédictif¹²⁰.
- En exposant les raisons qui sous-tendent cette disharmonie de manière générale ou pour des sciences particulières, et en concevant qu'elles puissent affecter inégalement la précision des prédictions et des explications que l'on souhaite obtenir :

¹¹⁷ Voir notamment Fetzer 2000. Si l'on veut expliquer qu'un corbeau est noir, on peut déduire d'une supposée loi générale selon laquelle tous les corbeaux sont noirs et de la propriété « être un corbeau », que tel ou tel corbeau sera noir, mais l'on ne s'attend pas à démontrer qu'une chose n'est pas un corbeau par le simple fait qu'elle n'est pas noire. Certes, il y a du point de vue des valeurs de vérité une identité entre l'implication de l'*explanandum* par l'*explanans* ou encore des lois et des conditions initiales avec ce qui est à prédire à l'instant t et la contraposition ou *modus tollens* qu'on obtient en renversant cette relation logique, soit $p \rightarrow q \equiv \neg q \rightarrow \neg p$. Si l'on prend p pour les *explanans* et q pour l'*explanandum* ou ce qu'il faut prédire, on observera que cette critique n'est valide que si l'on accepte une théorie de la signification qui peut confondre les faits par l'examen de leurs valeurs de vérité, à l'exemple de la théorie de la signification de Frege 1892.

¹¹⁸ Russell (1912, p. 210) conçoit qu'il n'existe que de la nécessité logique. Ce qui nous rappelle l'opinion de Wittgenstein que Russell avait pris sous son aile : « Rien ne contraint quelque chose à arriver du fait qu'autre chose soit arrivé. Il n'y a de nécessité que logique. » Wittgenstein 1921, remarque 6.37.

¹¹⁹ Kistler 1999. Voir cette critique en page 215 : « Il est impossible de réduire la causalité directement à l'instanciation d'une loi. Nous avons vu que la théorie nomologique de la causalité est motivée par un autre projet réductionniste, celui de réduire à la fois les régularités nomiques et les relations causales à la possibilité d'explication. La théorie nomologique revient alors à identifier l'explication causale à l'explication nomologique – qui est à son tour identifiée à l'explication scientifique tout court. Or, ces identifications ignorent des distinctions fondamentales : premièrement, une explication peut porter sur une relation causale mais sans que l'*explanans* désigne la cause et l'*explanandum* l'effet. »

¹²⁰ Voir notamment Aligica 2003, p. 1032-1034.

→ Il pourra s'agir de motifs épistémiques : on avancera alors des arguments relatifs à la complexité des phénomènes envisagés, l'impossibilité de les représenter fidèlement par l'outil mathématique ou encore leur non-calculabilité¹²¹, comme tout autant d'entraves à leur prédictibilité¹²² (cf. chapitre II).

→ Il pourra être question d'un indéterminisme fondamental, car ontologique, faisant échec à la réalisation d'un projet prédictif particulier (cf. chapitre II).

- En invoquant l'existence de propriétés émergentes proscrivant la prédiction ou l'explication du comportement des entités qui les exhibent, alors même que des lois universelles régissent et décrivent pertinemment les composants de ces mêmes entités (cf. chapitre III).

Mais comme nous nous efforcerons de le démontrer, les deux derniers points que nous venons d'énumérer laissent intact le fondement de la position hempélienne, soit l'existence d'un lien inextinguible entre la prédiction et l'explication s'exprimant par un idéal épistémique, qui est celui de la convertibilité potentielle des explications et des prédictions.

1.3.2. Critiques du point de vue des affinités respectives qu'expriment les explications et les prédictions envers la corrélation et la causalité

De toutes les critiques que nous venons de répertorier, il nous a semblé qu'il serait plus profitable de nous concentrer en premier lieu sur les relations qu'entretiennent l'explication et la prédiction avec les notions de corrélation et causalité. Deux raisons viennent motiver ce choix. La première est qu'une telle approche constituera une grille d'analyse tout à fait pertinente pour des problématiques que nous rencontrerons en biologie de l'évolution, lorsque nous traiterons du caractère éminemment statistique de la Synthèse Moderne et des débats portant sur le rôle causal qu'il convient d'associer aux concepts qui la structurent, avec en premier lieu celui de sélection, et en second celui de *fitness*. La deuxième nous aura été inspirée par des professeurs dont nous chérissons la clarté et qui nous ont prodigué les

¹²¹ On pourra considérer avec Thom (1991, p. 42) que la prédiction quantitative qui requiert l'outil mathématique est l'unique et « véritable prédiction ».

¹²² Sans préjuger des raisons de cet état de fait, on admettra d'une part qu'il existe des systèmes plus prédictibles que d'autres, ce sont par exemple les machines nomologiques (e.g. les astres du système solaire) et des systèmes désordonnés (e.g. un objet virevolté par le vent) de Cartwright 1999. Voir aussi Popper (1972) pour une dichotomie similaire puisqu'il oppose de manière métaphorique les nuages et les horloges.

enseignements sans lesquels nous n'aurions pas pu écrire cette thèse¹²³. En effet, ils nous ont habilement suggéré qu'il s'agissait là d'une perspective cruciale qui engagerait notre réflexion sur des lignes de faille innervant la philosophie des sciences dans son intégralité. C'est pourquoi nous leur donnerons la parole. Barberousse, Kistler et Ludwig déclarent que : « le concept d'explication qui est important intuitivement est plutôt celui d'explication causale, et que l'exigence de causalité rend le concept d'explication réellement plus riche que le concept explicite par le modèle D-N¹²⁴. » Cette affirmation est développée en page suivante :

Ce qui compte n'est pas la situation dans le temps du résultat de la prédiction mais son statut épistémique : je n'en ai pas encore la connaissance. Le concept de prédiction semble plus épistémique que celui d'explication, au sens où il est libre des connotations métaphysiques liées à ce dernier, et qui sont à l'origine de l'exigence d'ancrage de l'explication dans la causalité¹²⁵.

Nous allons mettre à l'épreuve les hypothèses qu'ils viennent de nous soumettre. Parce que nous subodorons que la corrélation est aussi « libre des connotations métaphysiques » dont il fut question, nous commencerons par examiner son affinité avec le concept de prédiction. Puis, nous ferons de même pour l'explication. Dans un deuxième temps, nous proposerons une analyse similaire, mais cette fois-ci nous remplacerons la corrélation par la causalité.

L'étroite correspondance qui unit la prédiction à la corrélation se découvre aisément dans la littérature scientifique contemporaine, et tout particulièrement dans une vaste gamme de sciences¹²⁶ s'occupant de phénomènes complexes qui requièrent impérativement le grand arsenal de la statistique afin d'être analysés. Dans ces disciplines, on appelle prédicteur d'une variable *X*, une autre variable *Y* avec laquelle elle est intimement associée et donc corrélée. On exprime de ce fait une relation lâche en ce qu'elle ne présume point de l'existence d'une prééminence causale de l'une sur l'autre, ou encore d'une variable tierce agissant sur les deux précédentes¹²⁷. On remarquera qu'avec une telle définition la dimension temporelle semble s'être évanouie. Cette impression se renforce à la lecture d'une autre définition que nous reprenons à la thèse de Leconte :

¹²³ Contrairement à Messieurs Ludwig et Kistler, il faut dire que nous n'avons pas eu la chance d'avoir Mme Barberousse comme professeur, mais nous avons pu profiter de ses lumières en lisant ses écrits et en l'écoutant.

¹²⁴ Voir Barberousse *et al.* 2000, p. 107.

¹²⁵ Ibidem, p. 108.

¹²⁶ Nous pensons notamment à l'épidémiologie, la psychologie sociale, les analyses génomiques des populations.

¹²⁷ Certes, il existe aussi une manière de présenter les variables corrélées qui feraient mentir notre présentation reliant de manière étroite la corrélation à la prédiction. Mais quand bien même l'on désignerait les variables étudiées par les qualificatifs d'expliquée ou d'à expliquer, qu'on les associerait à des variables explicatives (ou indépendantes), l'on n'exclut pas pour autant une variable qui peut être la cause ignorée des deux précédentes.

Autrement dit, dans un contexte scientifique, prédire c'est être capable de déterminer la ou les valeur(s) d'une (ou plusieurs) variable sans l'observer ni la mesurer directement, mais en la corrélant à d'autres variables¹²⁸.

Il faut donc distinguer les prédictions comme inférences corrélatives¹²⁹ des prédictions temporelles¹³⁰. Pour produire ces dernières, il nous suffira de raccorder à une chaîne de corrélations donnée un autre maillon qui instancie justement la variable temporelle. Avec les analyses que nous venons de produire, nous avons le sentiment de nous rapprocher subrepticement d'une conception de l'activité scientifique qui n'est pas sans rappeler celle que l'on découvrira chez des partisans de l'instrumentalisme.

Mais avant d'explorer le lien entre une science qui se résumerait presque à la production de corrélation et l'instrumentalisme¹³¹, il nous faut définir le réalisme scientifique étant donné qu'il qualifie un ensemble de doctrines opposées à cette dernière notion. Cela nous sera utile puisque nous devons bientôt faire face à un dilemme¹³² qui justifiera la nécessité de ce préliminaire quelque peu scolaire. Si le réalisme postule l'existence d'un monde – ou d'une réalité – dont la structure est indépendante de notre esprit ; le réalisme, pour ce qui est des théories scientifiques, envisage ces dernières comme des descriptions fidèles de l'ordre comme du fonctionnement de la nature lorsqu'elles sont vraies. On retrouve là l'idée de vérité comme une correspondance entre des énoncés et des faits objectifs :

Pour rendre ceci parfaitement clair, il nous suffira de définir d'abord ce qu'est le vrai et le faux. Dire de ce qui est qu'il n'est pas, et de ce qui n'est pas dire qu'il est ; voilà le faux ; dire de ce qui est qu'il est, et de ce qui n'est pas dire qu'il n'est pas, voilà le vrai¹³³ [...].

L'un des arguments les plus mobilisés pour défendre le réalisme scientifique est celui du miracle qui postule que « Le réalisme est la seule philosophie qui ne fait pas du succès de la science un miracle¹³⁴. » En effet, si nos théories ne disaient rien de la réalité, on peinerait à expliquer les prédictions et les objets techniques que l'on tire de leur application en invoquant

¹²⁸ Leconte 2017, p. 3.

¹²⁹ Si elles existent dans des versions fortes, n'admettant aucun contre-exemple, les corrélations rejoignent les déductions dans la mesure où elles signifient des implications réciproques sans qu'on puisse les confondre avec l'équivalence des logiciens. On retrouve le sens hempélien de la prédiction. En effet, nous pouvons déduire d'un phénomène la présence d'un autre, et dotés d'une loi nous pouvons dériver de la variable représentant le premier phénomène l'état dans lequel se trouve la variable du second. Cette idée de dérivation nous a été inspirée par Huneman (2015a) qui déclare que « la 'prédiction' est sans doute une sorte de dérivation d'un état de choses ».

¹³⁰ Nous retrouverons incessamment une distinction similaire avec Mayr (1982, p. 67) qui l'utilise pour défendre la scientificité de la théorie de l'évolution.

¹³¹ Cette présentation nous servira au chapitre II dans lequel nous convoquerons les écrits de Mach et de Rosenbergh afin de penser la posture philosophique qu'il convient d'adopter face à l'écrasante complexité des phénomènes investigués dans les sciences historiques, ce qui inclut la biologie de l'évolution.

¹³² Il s'agit du dilemme du réaliste proposé par Leconte. Nous le discuterons brièvement au chapitre II.

¹³³ Aristote, *Métaphysique*, Livre Gamma (Γ), 1011b, Chapitre VII. Voir aussi le livre thêta (Θ), chapitre X.

¹³⁴ Putnam 1975, p. 73.

autre chose que de la chance ou un vrai miracle. Ainsi la vérité d'un savoir semble se vérifier dans la pratique et comme le disait Emerson : « il n'y a pas de savoir qui ne soit un pouvoir¹³⁵ ». Pourtant l'argument du miracle n'exclut pas que les prédictions qui ont du succès soient fondées sur des idéalizations qui ne décrivent pas la réalité – e.g. les clauses *ceteris paribus*¹³⁶ –, tout comme l'on peut dissocier le savoir du pouvoir : ce n'est pas parce qu'*Homo erectus* savait allumer un feu qu'il en comprenait la nature.

Maintenant que nous avons produit cette introduction aux réalismes métaphysique et scientifique, nous pouvons nous concentrer sur l'instrumentalisme. On en découvre une forme exemplaire dans les écrits de Pierre Duhem. Voici un extrait de son grand ouvrage qui nous permettra d'en dégager quelques caractéristiques essentielles :

Une théorie physique n'est pas une explication. C'est un système de propositions mathématiques, déduites d'un petit nombre de principes, qui ont pour but de représenter aussi simplement, aussi complètement et aussi exactement que possible, un ensemble de lois expérimentales¹³⁷.

Ici, l'on voit bien que l'on s'éloigne de la représentation naïve du scientifique qui cherche à déchiffrer et donc expliquer au sens fort le fonctionnement de notre monde. Il suffit que les paramètres importants – ou les variables – soient représentés et coordonnés par un ensemble de « propositions mathématiques » adaptées pour que le savant puisse se dire satisfait par une théorie donnée¹³⁸. Ainsi, le but de la science telle que la conçoit Duhem n'est donc pas d'expliquer la réalité, mais davantage de « sauver les phénomènes » suivant le titre de l'un de ses ouvrages (Duhem 1908), c'est-à-dire de les représenter et les relier par et dans une théorie. On retrouve alors la figure d'une science qui ambitionne modestement de fixer verbalement ou mieux mathématiquement des corrélations entre des phénomènes que l'on peut observer et mesurer. Les convictions de Duhem nous sont précisées par Barberousse, Kistler et Ludwig :

Lorsque l'on examine les raisons qui ont pu amener par exemple Pierre Duhem à opposer la tâche consistant à « sauver les phénomènes », à la recherche d'une explication « profonde » de ces phénomènes, on peut constater que ce n'est pas l'explication elle-même qui est mis en cause, mais plutôt une certaine conception « métaphysique » de l'explication scientifique, selon laquelle celle-ci viserait à dévoiler l'essence cachée qui est présente derrière les phénomènes¹³⁹.

¹³⁵ Emerson 1870, p. 303. On attribue une formule analogue à Bacon.

¹³⁶ Ou plutôt *ceteris paribus sic stantibus*, ce qui veut dire toutes choses égales par ailleurs, soit les autres (*ceteris*) choses demeurent également (*paribus*) en l'état, inchangés, ou en latin debout (*sic stantibus*).

¹³⁷ Duhem 1906, p. 24.

¹³⁸ On retrouve cette conception avec les relations fonctionnelles de Russell (1912, p. 205). Rappelons que dans ce célèbre article, il considérait la notion de cause comme une relique, comparable à la monarchie que l'on conserve parce qu'on la juge indolore. Voir notamment p. 193.

¹³⁹ Barberousse, Ludwig et Kistler 2000, p. 100.

Arrêtons-nous sur cette expression qui n'a cessé d'apparaître : « sauver les phénomènes ». Sans dévoiler tout ce qu'elle recouvre, on précisera qu'elle fait référence à l'astronomie ptoléméenne qui entendait rendre compte du mouvement rétrograde de certaines planètes avec la solution astucieuse des épicycles. Or, c'est justement en astronomie que la déconnexion entre la capacité à joindre les phénomènes dans une théorie, de telle sorte qu'on puisse les prédire, et leur donner une explication causale, s'observe de manière lumineuse. Il en est ainsi dans cet extrait de la préface du livre de Copernic (1543), *Des Révolutions des orbés célestes*, écrite par son contemporain Andreas Osiander :

C'est le propre de l'astronome de colliger, par une observation diligente et habile, l'histoire des mouvements célestes. Puis d'en rechercher les causes, ou bien – puisque d'aucune manière il ne peut en assigner de vraies – d'imaginer et d'inventer des hypothèses quelconques, à l'aide desquels ces mouvements (aussi bien dans l'avenir que dans le passé) pourraient être exactement calculés conformément aux principes de la géométrie. Or, ces deux tâches, l'auteur les a remplies de façon excellente. Car en effet il n'est pas nécessaire que ces hypothèses soient vraies où même vraisemblables ; une seule chose suffit : qu'elles offrent des calculs conformes aux observations¹⁴⁰.

Pour les critiques de la thèse de l'identité, la déconnexion que nous venons d'évoquer peut se comprendre comme un démenti partiel infligé à sa validité que viendrait illustrer l'histoire des sciences. C'est le cas de Toulmin qui proposa une conception finalement assez proche de la thèse de la symétrie¹⁴¹. Il discute notamment de l'astronomie babylonienne et ionienne qu'il oppose l'une avec l'autre. La première présentait un fort pouvoir prédictif mais ne cherchait pas à expliquer le mouvement des astres, tandis que la science développée par les Ioniens regorgeait de théories, d'interprétations audacieuses et de spéculations, mais se montrait déficiente dans le registre prédictif qui consacra la réputation des savants de Babylone¹⁴². Néanmoins l'asymétrie que nous venons de documenter ne restera pas confinée à l'antiquité. Nous pensons ainsi aux lois de Kepler¹⁴³ qui permettent de prédire le mouvement des astres sans pour autant nous livrer d'explications pertinentes à leur sujet. Et si l'on peut affirmer avec Hanson (1959, p. 357) que la thèse de la symétrie s'applique parfaitement à la mécanique newtonienne, il faudra bien admettre que des lois universelles existant depuis le commencement du monde, ou encore de toute éternité, puissent constituer une explication de

¹⁴⁰ In Koyré 1961, p. 38. Mais ici l'on pourra douter qu'il s'agisse de l'expression d'un antiréalisme pur : Stéphane Chauvier y voit davantage une stratégie pour échapper au feu de la critique et faciliter la diffusion de l'ouvrage, ce ne serait donc qu'un « instrumentalisme rhétorique ». Cf. *Réalisme scientifique et réalisme des universaux*, consultable à cette adresse : https://vdrpatrice.pagesperso-orange.fr/Steph_Chauvier.pdf

¹⁴¹ Il ne l'appelle pas ainsi et parle plutôt de conception prédictive (*predictivist account*) pour décrire l'idée générale qu'une bonne théorie scientifique doit être à la fois explicative et capable de produire des prédictions. Sur cette expression, voir notamment Toulmin 1961, p. 30.

¹⁴² Sur ce point, nous renvoyons le lecteur intéressé à Toulmin 1961, p. 28-29.

¹⁴³ Voir Kepler (1609) pour les deux premières lois et Kepler (1619) pour la troisième.

qualité. Mais laissons cette considération dont nous réservons l'examen au chapitre suivant afin de remarquer que la mécanique newtonienne ne semble pas non plus nous fournir d'explication causale sur un point décisif. Si l'on interrogeait Isaac Newton sur l'origine du mouvement centripète, décrit avec une précision étonnante dans ses *Principes mathématiques de la philosophie naturelle*, on pensera entendre sa réponse en lisant le *General Scholium* qui vint se greffer à l'œuvre d'origine dans la seconde édition des *Principia* :

Je n'ai pu encore parvenir à déduire des phénomènes la raison de ces propriétés de la gravité, et je n'imagine point d'hypothèses (*hypotheses non fingo*). Car tout ce qui ne se déduit point des phénomènes est une hypothèse : et les hypothèses, soit métaphysiques, soit physiques, soit mécaniques, soit celles des qualités occultes, ne doivent pas être reçues dans la philosophie expérimentale¹⁴⁴.

Délaissions à présent la mécanique classique et l'astronomie pour découvrir d'autres situations dans lesquelles nous pouvons produire une prédiction correcte sans qu'elle soit accompagnée d'une explication adéquate. C'est le cas lorsque l'on considère avec Scriven (1959, p. 480) qu'un baromètre peut nous permettre de prédire une tempête si les pressions tombent largement en-dessous des 759 mm de mercure (elles seront donc très inférieures à 1013 hPa), mais ne peut nullement l'expliquer. Et c'est ce même auteur qui produisit au même endroit une déclaration qui nous semble prolonger exactement les considérations que nous venons d'exposer : « Dans une explication, nous recherchons une cause [...] les prédictions ne requièrent que des corrélations, tandis que l'explication exige quelque chose de plus. » Aussi, on se souviendra de l'exemple produit par Sylvain Bromberger portant sur la prédiction de la hauteur d'une tour par l'évaluation de son ombre¹⁴⁵. Il est clair que l'ombre de la tour ne saurait expliquer pourquoi l'édifice a la taille qu'il présente. Cependant l'on pourra concevoir que les corrélations présentées par ces deux exemples ne font que traduire l'existence d'une ou de plusieurs causes communes¹⁴⁶, et qu'ainsi l'affinité manifeste du concept de prédiction avec celui de corrélation n'exclut pas qu'on puisse les concilier avec une explication causale.

Il nous faut maintenant discuter d'une conséquence de l'instrumentalisme qui concerne les problématiques que nous venons d'explorer. Nous disions que l'instrumentalisme prévoit

¹⁴⁴ Newton 1687. C'est la *General Scholium* de la deuxième édition (1713) traduite par Mme du Châtelet. Certes, Newton nous ment d'une certaine façon par cette déclaration. Cette cause, il ne la connaît que trop bien puisqu'elle fit l'objet de l'écrasante majorité de ses écrits non publiés. C'est Dieu. D'autre part, il faut dire que le *hypotheses non fingo* est souvent cité hors contexte, puisqu'il parle quelques lignes plus bas d'un esprit subtil qui fait avancer la matière, et Jacques Merleau-Ponty (1974, p. 90) nous invite à considérer que cela n'est pas sans rappeler la matière subtile que rejetait Descartes. En outre, on découvre chez Newton un ensemble de règles, empreintes de prudence et de parcimonie, servant de guide pour penser les inférences causales dans le livre III des *Principia* (cf. les *Rules of Reasoning in Philosophy*).

¹⁴⁵ Bromberger 1966. Voir la page 92 pour l'exemple de l'Empire State Building.

¹⁴⁶ La pression dans le cas du baromètre, le trajet globalement rectiligne et uniforme de la lumière dans le cas de l'ombre et d'autres considérations physiques dans le cas de la tour.

que nos théories sont adéquates si elles arrivent à intégrer les données de l'expérience sans toutefois livrer une explication profonde aux phénomènes, de sorte que les conceptions instrumentalistes sont compatibles avec un pluralisme des représentations scientifiques¹⁴⁷. Comme l'explique Duhem : « une infinité de faits théoriques différents peuvent être pris pour la traduction d'un même fait pratique¹⁴⁸. » On parle alors de sous-détermination des théories par les faits : plusieurs théories – mais l'on pourrait remplacer ce mot par celui d'équations – sont compatibles avec un même ensemble de données expérimentales, c'est la thèse dite de Quine-Duhem. Toutefois, la version de Quine semble plus forte que celle de Duhem qui ne s'appliquerait qu'à la physique¹⁴⁹. Il y a là quelque chose de tout à fait capital pour notre enquête. En effet, si l'on peut relier un jeu de données par un très grand nombre d'équations, et donc établir par cela leur corrélation, il vient que toutes les formules que nous produirons ne s'ajusteront pas aux résultats de la même façon, et de surcroît elles délivreront des prédictions différentes, dont une infinité sera nécessairement fausse.

D'autre part, ce ne sont pas forcément les équations associant de manière optimale les variables étudiées qui présenteront le meilleur pouvoir prédictif. En effet, ce type de modélisation mathématique s'apparente à une extrapolation (cf. 1.1) qui est dépendante pour son succès du taux auquel changent les variables selon une échelle donnée. De cela, il résulte qu'il est difficile d'avoir une courbe qui en un sens peut être considérée comme explicative dans la mesure où elle se superposerait parfaitement à un ensemble de points sur un plan et qui sera en même temps fortement prédictive étant donné que la dernière variation qu'elle prolongera ne puisse représenter qu'une tendance qui n'allait pas durer. Au contraire, on pourra parfois disposer au prix d'une perte de contact avec les données, d'une courbe plus simple présentant un meilleur pouvoir prédictif¹⁵⁰. Dans les deux cas, on élargira un peu plus le hiatus entre la prédiction et l'explication. Mais ce précipice se creusera davantage si l'on en vient à réduire d'après Toulmin (1961, p. 112-113) l'activité scientifique à ce genre de modélisation. Il considère qu'il nous faut également accorder les équations que nous aurons forgées avec ce que l'on sait déjà sur des phénomènes apparentés. C'est par cela et cela uniquement que l'on restaure à notre avis le lien entre prédiction et explication. En effet, une équation ainsi reliée se verrait à la fois prédite et expliquée par d'autres qui l'encadrent. Ici, on nous objectera que nous alimentons une perspective réductionniste parce qu'elle semble à

¹⁴⁷ Sur la question du pluralisme en sciences, voir par exemple Ruphy 2013.

¹⁴⁸ Duhem 1906, 2^{ème} partie, chapitre 3.

¹⁴⁹ Cf. Quine 1951 ; 1960.

¹⁵⁰ Nous tirons ces considérations de la lecture de Huneman et Dutreuil 2014.

même de restaurer l'unité des savoirs. C'est ce que se propose de faire la thèse de Hempel en fondant son modèle sur des lois universelles, invariables dans l'espace et le temps, de telle sorte qu'on ne peut elles-mêmes les expliquer, mais qui peuvent en théorie tout expliquer.

On oppose classiquement la conception de la science que nous venons d'exposer – et que l'on qualifie de syntaxique-réductionniste – à une autre qui pense l'activité scientifique comme une production de modèles : c'est la conception dite sémantique. Sans l'analyser ici en profondeur, nous pouvons déjà supposer qu'elle présente une affinité supérieure avec une tendance qui caractérise la dynamique de la science moderne¹⁵¹ et qui s'explique notamment par l'essor de l'informatique. Il s'agit de l'afflux massif de données de toutes sortes, soit l'avènement des *big data* que l'on traduit parfois par mégadonnées. Il nous faut prendre acte de la quantité phénoménale de données circulant sur internet¹⁵² et son inflation comme représentatives des échanges effectués par les institutions scientifiques qui n'en produisent pourtant qu'une maigre fraction¹⁵³. Le règne des *big data* est tout particulièrement saillant en génomique : les séquences s'entassent par millions¹⁵⁴ et nécessitent un appareillage informatique toujours plus important¹⁵⁵. Cela est d'ailleurs fort visible dans les publications que nous avons rencontrées où des centaines de séquences furent comparées, et parfois des génomes entiers (e.g. Neher *et al.* 2014 ; Stern et Orgogozo 2008 ; 2009). Que de chemin parcouru depuis les années soixante-dix et les travaux de Maxam, Gilbert et Sanger ! Si nous interrogerons les prédictions fondées sur la génomique dans la suite de cette thèse, il nous faut d'abord caractériser davantage ce que signifient ces mégadonnées pour l'épistémologie et leur rapport à la problématique que nous nous sommes proposé d'examiner dans cette section. Les *big data* semblent intégrer de nombreuses théories diverses, quand elles ne sont pas tout simplement athéoriques ; on les retrouve dans des disciplines telles que la météorologie, la climatologie, l'écologie, l'épidémiologie et la médecine, mais aussi l'économie. Les prédictions qu'elles supportent sont le plus souvent des inférences inductives, certes productives, mais peu explicatives au vu des spécificités de leur format. Comme le note

¹⁵¹ On se souviendra que dans sa thèse, Leconte a choisi de bien distinguer les prédictions s'appuyant sur des lois, des données et des modèles. Mais nous considérons ici que ces deux dernières approches nous apparaissent plus compatibles entre elles qu'elles ne le sont avec la première.

¹⁵² Le volume du trafic en 2018 est estimé à environ un zettabits (10^{21}), et environ 1.000.000 de fois ce volume en données inscrites sur des supports physiques.

¹⁵³ Nous n'avons pas encore trouvé de données fiables sur le volume des échanges exprimé en bits par les institutions scientifiques diverses (journaux, équipes de recherches, etc.).

¹⁵⁴ Pour s'en convaincre, le lecteur peut consulter certaines banques de génome comme le laboratoire européen de biologie moléculaire ou encore l'*European nucleotide archive*, la *DNA database bank of Japan*, etc.

¹⁵⁵ Cf. Stephens *et al.* 2015.

Anderson dans son article intitulé *The End of the Theory*¹⁵⁶, elle constitue une menace de relégation des préoccupations théoriques – ce par quoi il faut entendre causales¹⁵⁷ –, et que trahit le mot d'ordre suivant : « la corrélation est suffisante » (*correlation is enough*). L'emballement qui accompagne cette tendance s'apparente à une accumulation compulsive d'informations, une syllogomanie représentant hypothétiquement une dégradation du savoir. Que nous dit par exemple Anderson du séquençage de masse ? En prenant l'exemple d'un Craig Venter, et en caricaturant quelque peu, il nous affirme qu'il ne connaît des « espèces » bactériennes qu'il aurait découvertes que des *bits* et des lignes de code sibyllines.

Certes, il existe un risque que ces données massives submergent l'activité scientifique et la dénaturent au point d'appauvrir la recherche et de rendre les savants esclaves de ces dernières. En conséquence, ils n'auront plus ni le temps ni les moyens de se consacrer à l'élaboration de théories et d'hypothèses originales. Cela peut s'expliquer par le fait que les données s'accumulent plus vite que les interprétations qu'on peut faire à leur égard. Ce point crucial est notamment reconnu par Morange (2011b, p. 165), ainsi que Mouquet et ses collègues¹⁵⁸. Il nous faut dompter ces données, comme Hercule enchaîna le Cerbère¹⁵⁹. Sans quoi on ne pourra plus parler de science, comme le considère Massimo Pigliucci (2009b) en critiquant les thèses sans doute excessives d'un Anderson qui ne semble pas vraiment inquiet par la perspective que nous évoquons. Nous allons à présent délaissier les mégadonnées¹⁶⁰, mais nous les retrouverons sous une forme magnifiée lorsque nous envisagerons en section 2.4 la quantité astronomique d'informations requise pour prédire l'évolution.

Nous venons d'achever ce tour d'horizon du rapport entre prédiction et corrélation, et conformément à ce que nous avons avancé, nous allons désormais faire de même pour l'explication. Pour accomplir cela, il nous faut d'abord présenter ses multiples significations afin de repérer celle qui semble le mieux accorder cette dernière avec l'idée de corrélation. Parce qu'il a écrit un ouvrage majeur sur l'explication, nous nous en remettons à Émile Meyerson pour découvrir son étymologie :

[L'étymologie] du mot explication est d'une clarté parfaite. Le mot latin *plica*, qui a fait en français pli, a la même signification que le terme qui en dérive, et expliquer équivaut donc à peu près à déplier, avec cette nuance (que le suffixe *ex*, en tant que comparé à *de*,

¹⁵⁶ Cf. Anderson 2008.

¹⁵⁷ Ce point est aussi remarqué par Leconte 2017, p. 114.

¹⁵⁸ Mouquet *et al.* 2015, p. 7 et 8 de l'article sous forme pdf.

¹⁵⁹ Hormis la métaphore, c'est également ce que considère McCulloch 2013.

¹⁶⁰ Pour plus d'informations sur les *big data* et leur impact sur la biologie contemporaine, voir Leonelli 2016.

accentue suffisamment) qu'il s'agit moins de rendre l'étoffe plane et lisse, que de faire sortir, de montrer ce qu'elle cachait dans ses plis¹⁶¹.

En effet, expliquer signifie primitivement « déplier », « dérouler » ou encore « dévoiler » et cette double proximité sémantique avec le langage de la vérité – l'alètheia des grecs [ἀλήθεια] qui se comprend étymologiquement comme un dévoilement¹⁶² – et celui de l'évolution si l'on considère son étymologie est lourde de sens. Nous y reviendrons. Pour l'heure, il nous faut reprendre notre préambule sur les sens de l'explication. Pour compléter tant que faire se peut la citation lumineuse de Meyerson, nous allons cette fois comme de coutume invoquer le bon secours du *Vocabulaire technique et critique de la philosophie* d'André Lalande :

Expliquer, dans tous les sens, c'est faire comprendre à l'un des trois premiers sens de ce terme : A. Au sens le plus large, développer ou décrire, donner une détermination précise à ce qui était inconnu, vague ou obscur [...]. B. Plus spécialement, expliquer un objet de connaissance, c'est montrer qu'il est impliqué par une ou plusieurs vérités déjà admises (à titre assertorique [proposition non nécessaire donnée comme vraie, NDA] ou hypothétique) [...]. C. Au sens fort, c'est démontrer que ce que l'on explique est impliqué par des principes non seulement admis, mais évidents ; autrement dit, à faire voir qu'il dépend nécessairement de jugements nécessaires¹⁶³.

Avec la définition A, on retrouve quelque peu le sens étymologique que nous soumettait Meyerson, quant à la B et la C, elles nous semblent compatibles avec l'explication comme déduction – que nous avons rapprochée des versions fortes de la corrélation – qui articule les *explanantia* dans le modèle D-N de Hempel. Aussi, pour Morange (2005, p. 61), l'explication selon Meyerson revient à faire rentrer l'inconnu dans le connu ; on retrouve bien le sens B que nous avait présenté Lalande. En somme, l'explication constitue une entreprise d'intégration des phénomènes nouveaux parmi nos savoirs déjà bien assurés, c'est donc un facilitateur de la compréhension que l'on peut saisir une forme de corrélation, ou encore une adéquation entre des éléments nouveaux et des connaissances déjà présentes dans notre esprit.

Contre cette interprétation souple mais contestable qui admet l'explication comme une sorte de corrélation, nous avançons avec Barberousse et ses collègues que celle-ci présentait un sens plus fort, presque métaphysique. Si l'on suit cette conception, il semble convenable de prêter à l'explication une inclinaison forte dans la direction du réalisme scientifique. À ce sujet, les citations de Meyerson que nous avons produites étaient presque transparentes et laissent percevoir le réalisme de leur auteur. En effet, il s'est montré critique du positivisme

¹⁶¹ Meyerson 1921, p. 3.

¹⁶² Sur ce point, nous renvoyons le lecteur intéressé aux puissantes analyses de Heidegger (1931-1932). Cette autre citation de Meyerson (1921, p. 4) rappelle aussi le discours sur le dévoilement, il s'appropriait alors les définitions de Littré et Goblot qu'il entendait développer : « Expliquer signifie pour nous « rendre intelligible ce qui est obscur » [...] rendre manifeste ce qui était enveloppé et caché, explicite ce qui était implicite ».

¹⁶³ Lalande 1926, p. 325-326.

de Comte en ce qu'il fait de la science une activité descriptive, par laquelle nous sommes incapables de pénétrer la nature profonde des phénomènes et qu'il nous enjoint de renoncer aux explications causales¹⁶⁴. Il y a donc dans le modèle d'explication que promeut Meyerson un engagement ontique, autrement dit en faveur de la réalité des rouages de la nature et donc des causes que le savant peut découvrir. C'est ce que laisse entendre cette déclaration :

Ainsi expliquer un phénomène veut dire sans doute [...] rendre manifeste ce qui était enveloppé ; mais il faut comprendre que cela s'applique à la fois au phénomène considéré comme effet et à sa cause ou à ses causes¹⁶⁵.

La position de Meyerson ne saurait être comprise comme une originalité qui le distinguerait immédiatement d'une multitude de penseurs. Il est d'ailleurs commun de résumer la qualité d'une explication à la présentation des mécanismes qui sous-tendent les phénomènes étudiés, c'est-à-dire ses causes. Cette tradition nous a même été léguée par une vénérable antiquité. On attribue classiquement l'idée que l'activité scientifique doit se saisir comme une recherche de causes à Aristote : « Toute science s'applique à rechercher des principes et des causes, en ce qui concerne les objets qui rentrent dans son domaine¹⁶⁶. » Mais l'idée d'une science qui prétend percer les secrets de la matière – ce qui revient à saisir les causes – a été frappée par la critique de nombreux auteurs. Souvenons-nous notamment de Duhem qui saisissait dans l'idée de cause un concept métaphysique que la science doit se garder d'invoquer ou encore Russell (1912, p. 193) qui discerna en elle un vestige de l'histoire philosophique comme peut l'être la monarchie en politique : c'est un roi sans pouvoir qu'il convient de destituer, mais que les penseurs maintiennent juché sur un trône d'apparat critique, considérant qu'il s'agit là d'une tradition qui ne peut pas nuire. Bien que nous n'ayons pas ici évoqué des conceptions non causales de l'explication¹⁶⁷, nous pensons avoir suffisamment argumenté la proximité évidente qui s'établit entre ces deux notions.

Cependant, le concept même de causalité semble tout autant s'accorder avec celui de prédiction. Que l'on minimise son empire avec Kant en l'établissant comme une modeste

¹⁶⁴ Voir notamment Comte (1830, p. 4 et 14) pour y lire deux déclarations exemplaires à ce sujet.

¹⁶⁵ Meyerson 1921, p. 55.

¹⁶⁶ Aristote [1991]. *Métaphysique* livre K, chapitre VII, p. 377. Voir aussi le livre E, chapitre I, page 217 : « Ce qu'on cherche à étudier ici, ce sont les principes et les causes des êtres ; mais évidemment, c'est en tant qu'êtres qu'on les étudie. » À noter que le livre K et son chapitre VII ne sont peut-être qu'une version préliminaire du livre E, mais nous avons préféré redonner la citation du livre K. Aussi, on consultera avec profit le livre Δ et son chapitre II pour un exposé sur la théorie aristotélicienne des causes. Enfin, l'on se souviendra de cette citation qui définit les quatre aspects de la causalité pour le Stagirite : « Les questions que l'on se pose sont précisément en nombre égal aux choses que nous connaissons. Or nous nous posons quatre sortes de questions : le fait, le pourquoi, si la chose existe, et enfin ce qu'elle est. » Aristote. *Les Seconds Analytiques*. Livre II, 1, 89b.

¹⁶⁷ Le lecteur pourra en découvrir un aperçu avec Woodward (2003) et davantage au chapitre I de cet ouvrage : Barberousse *et al.* 2011.

« loi de l'entendement¹⁶⁸ » ou qu'on l'élève, le constituant en « règle absolue et nécessaire » avec Cournot¹⁶⁹, on sera fatalement amené à reconnaître par l'antécédence¹⁷⁰ de la cause sur l'effet que le principe de causalité est un concept projectif et mieux qu'il est autant prédictif qu'explicatif, car si nous disposons de la connaissance d'une cause, ce qui inclut la manière dont elle opère, nous pouvons prédire en amont de son intervention dans le monde la survenue de son effet, et expliquer celui-ci dès lors que nous nous situons après lui. Il exprime donc une compatibilité manifeste avec la thèse de la symétrie. Quant à ceux qui s'en défient, ils nous semblent suivre notre diagnostic portant sur la puissance d'agir et le pouvoir prédictif que renferme la causalité, même s'ils ne l'admettent qu'avec des mots voilés. Jugez plutôt :

Je puis commander aux forces « en cause » ; croire commander, imaginer commander. L'homme pour comprendre l'univers, crée aux besoins les dieux chargés du mécanisme universel. Il existe un impérialisme de la causalité, ou bien, comme c'est le cas pour tout impérialisme, une fiction d'impérialisme. Connaître une cause naturelle, c'est s'imaginer souverain d'un univers. D'où ces formules célèbres pour leur orgueilleuse modestie : *savoir pour pouvoir*¹⁷¹.

Nous sommes désormais en mesure de conclure cette section. Contre l'hypothèse avancée par Barberousse et ses collègues, nous n'avons pas pu confirmer qu'il était fondé d'établir une distinction nette entre un concept de prédiction qui serait en théorie ou en pratique davantage épistémique et celui d'explication en ce qu'il serait davantage métaphysique. En outre, nous avons admis que l'explication et la prédiction pouvaient toujours se séparer l'une de l'autre lorsqu'une corrélation semblait masquer les liens qui pourraient les unir. Nous avons reconnu que dans de nombreuses sciences la production de corrélation à valeur prédictive semblait apporter un démenti local à la thèse centrale de Hempel : pour prédire il faut savoir expliquer et inversement. Néanmoins, nous avons reconnu également que le concept de causalité pouvait s'y conformer, et ce bien qu'il n'apparût pas dans les citations de Hempel que nous

¹⁶⁸ Kant 1781, p. 399. Voir aussi page 382, pour la différence qu'il établit entre un principe constitutif et un principe régulateur. On saisit par cela que la causalité doit être comprise comme une conséquence de l'usage du principe régulateur de la raison pure, c'est en quelque sorte une « idée qui sert simplement de règle. »

¹⁶⁹ « Aucun phénomène ou événement n'est produit sans cause : c'est là le principe souverain et régulateur de la raison humaine, dans l'investigation des faits réels. Souvent la cause d'un phénomène nous échappe, ou nous prenons pour cause ce qui ne l'est pas : mais, ni l'impuissance où nous nous trouvons d'appliquer le principe de causalité, ni les méprises dans lesquelles il nous arrive de tomber en l'appliquant, ne peuvent nous ébranler dans notre adhésion à ce principe conçu comme une règle absolue et nécessaire. » Cournot 1843, p. 71.

¹⁷⁰ Kistler (1999, p. 21-22) nous rappelle les critères qui caractérisent la causalité : antécédence et contiguïté avec l'effet qu'elle produit, et association répétée qui la fixe dans notre esprit et que l'on durcit parfois en une connexion nécessaire que ne manque pas d'écharper ceux qui la critiquent.

¹⁷¹ Bachelard 1951, p. 219. Voir aussi Russell (1912, p. 204) dont nous connaissons par ailleurs la critique du concept de causalité : « La fonction essentielle que la causalité est censée remplir est la possibilité d'inférer le futur à partir du passé [...] ». Et enfin, Popper (1934[2002], p. 245) : « La croyance métaphysique en la causalité semble donc plus fertile dans ses diverses manifestations que n'importe quelle autre métaphysique indéterministe comme celle de Heisenberg. Nous pouvons, en effet, constater l'effet paralysant que les commentaires de Heisenberg ont eu sur la recherche. »

avons pu soumettre au lecteur. Aussi, nous avons supposé qu'une corrélation pouvait se comprendre comme une conjonction de causes. En conséquence, il semble qu'il nous faille concilier la corrélation avec la causalité afin de préserver la convertibilité des explications en prédictions. Mais ici, surgissent de nombreuses difficultés. Nous avons considéré que la corrélation semblait dissoudre la dimension temporelle tandis que la causalité était à même de la rétablir. Or, cette dimension temporelle semble également abolie pour les thèses de Hempel dans la mesure où elles se fondent le plus souvent sur des lois invariantes dans l'espace et le temps qui sont précisément des corrélations. Il convient donc de réévaluer leur nécessité dans le modèle hempélien ou encore de les reformuler afin qu'elles soient compatibles avec l'idée de causalité pour surmonter cette première difficulté. Enfin, si une corrélation peut être conçue comme le résultat d'une composition de causes, il nous faudra déterminer s'il existe une règle nous permettant d'en saisir le résultat de manière systématique, ainsi que les conditions qui restreignent son applicabilité. C'est ce à quoi nous nous emploierons en biologie de l'évolution lorsque nous aborderons les problèmes que posent les concepts de sélection et de *fitness* du double point de vue de la corrélation et de la causalité.

1.3.3. Critiques du point de vue des sciences particulières

1.3.3.1. Critiques du point de vue de quelques sciences particulières

Nous allons maintenant passer en revue le cas de quelques sciences particulières dans lesquelles on pourrait observer une dissociation entre leur pouvoir explicatif et leur pouvoir prédictif. Cette section, courte et nécessairement incomplète, servira plusieurs objectifs. Premièrement, elle nous permettra de prolonger la critique générale des thèses de Hempel que nous venons à peine d'entamer. Deuxièmement, elle nous aidera à dégager des sources d'imprédictibilité que l'on pourrait découvrir en biologie de l'évolution, ce qui facilitera en retour la spécification de celles qui sont propres à cette discipline.

Si l'on écarte ce que nous disions du rapport des lois à la causalité, on pourra admettre avec un penseur de « haut vol » que la théorie de Hempel s'applique parfaitement à la mécanique newtonienne¹⁷² et qu'elle eut été largement différente si elle avait été conçue avec

¹⁷² Voir Hanson 1959, p. 357. Nous nous sommes permis d'utiliser une tournure familière dans cette même phrase, car Hanson était un pilote accompli, ayant servi et volé pendant la seconde guerre mondiale ainsi qu'au sortir de la guerre. Il décèdera à 42 ans en 1967 aux commandes d'un Grumman F8F Bearcat qui s'écrasa sur la colline de Ripley un jour de brouillard intense. Avec Marie-Claude Lorne, Dov Ospovat, Simon Gouz et tant

la mécanique quantique pour modèle. Face à ce diagnostic de Hanson, nous sommes tenté de rappeler les angles morts de la théorie exposée dans les *Principia*, et qui affectent aussi bien son pouvoir explicatif que son pouvoir prédictif. Premièrement, la théorie newtonienne s'est révélée incapable de prendre en charge un problème qui allait miner silencieusement son autorité tout au long du XIX^e siècle. Il s'agissait de la précession du périhélie de Mercure que la théorie einsteinienne de la relativité générale viendra résoudre en 1915. Aussi, la relativité restreinte complétera la dynamique conçue par Newton de telle sorte qu'on puisse voir en elle une approximation vraie seulement pour des vitesses qui n'approchent pas sensiblement celle de la lumière. Quant au caractère effectif de la prédictibilité qu'autorise la mécanique classique, il devait s'affaiblir avec l'essor de la théorie du chaos¹⁷³. Non seulement, il n'existe pas toujours de solutions analytiques – mais bien souvent des méthodes approchées – pour résoudre une série d'équations décrivant les mouvements à l'intérieur d'un système que prend théoriquement en charge la mécanique classique, mais lorsque des solutions existent, elles peuvent converger si lentement qu'elles se révéleront inutiles en pratique¹⁷⁴. À quoi s'ajoute ce qui est désormais connu comme le problème de la sensibilité aux conditions initiales : la moindre petite imprécision dans nos mesures entraînera des conséquences dramatiques sur les prédictions que l'on espère produire. Ce sont là des difficultés sur lesquelles sera édiflée la théorie du chaos qui acquerra une popularité considérable grâce au titre évocateur d'un article de Lorenz¹⁷⁵. Quant à ce que dit Hanson de la mécanique quantique, il nous faut remarquer, sans même entrer dans un sujet que nous souhaitons traiter au chapitre suivant¹⁷⁶, qu'une interprétation réaliste de cette dernière, admettant l'existence d'un hasard fondamental à l'œuvre derrière les phénomènes qu'elle investigate¹⁷⁷, ne saurait tout compte fait disqualifier la thèse de l'identité. En effet, la mécanique quantique est certes capable d'intégrer de manière probabiliste le comportement de particules qui ont été observées dans une situation particulière un très grand nombre de fois et donc prédire ce comportement d'ensemble. Mais à l'opposé, elle ne peut en faire de même quand il s'agit de déterminer avec exactitude la

d'autres, il fait partie de ces philosophes des sciences aussi talentueux que prometteurs dont la vie et la carrière se sont arrêtées prématurément.

¹⁷³ En outre, la prédictibilité d'un système mécanique classique est contrainte par son état dynamique. Je ne peux prédire ou expliquer avec autant d'aisance le devenir ou le passé d'un système au repos comparativement à un système en mouvement. Nous pensons notamment à l'exemple de la bille à l'arrêt que discute Cournot 1851, p. 180. Voir aussi Gohau 2012, p. 63.

¹⁷⁴ Autrement dit une suite de sommes partielles dans un espace considéré admet une limite. Voir par exemple le problème des trois corps avec Poincaré (1890) et sa solution analytique par Karl Sundman en 1909.

¹⁷⁵ Lorenz (1972). *Predictability: Does the Flap of a Butterfly's Wing in Brazil set off a Tornado in Texas ?* Ce que l'on peut traduire « Prédictibilité : est-ce que le battement d'un aile d'un papillon au Brésil peut déclencher une tornade au Texas ? Sur la genèse de la théorie du chaos, voir Poincaré 1892 ; 1896.

¹⁷⁶ Où nous discuterons des sources de la contingence et du hasard en biologie de l'évolution.

¹⁷⁷ Par exemple des phénomènes liés à la désintégration radioactive, l'expérience des fentes de Young, etc.

position d'un électron ou d'un photon, ou bien encore le moment précis au cours duquel se désintégrera un élément radioactif. Nous y voyons une confirmation négative de la symétrie hempélienne, car si l'on est incapable d'expliquer pourquoi une particule s'est comportée d'une certaine manière en excluant les autres, on ne saurait prédire son comportement avec les mêmes informations avant que le phénomène d'intérêt ne se produise.

Quant à la géologie, nous avons avancé dans l'introduction générale qu'elle autorisait des prédictions sidérantes, nous transportant avec aisance des millions d'années dans le futur d'une Terre devenue pratiquement méconnaissable, puisqu'elle aura été métamorphosée par le lent travail de remodelage qu'effectue la tectonique des plaques. Mais il nous faut avouer que cet exemple n'est sans doute pas représentatif du potentiel prédictif de cette discipline. De fait, le mouvement des plaques tectoniques présente des particularités qui facilitent ce genre de prédictions. Il est extrêmement lent et peu susceptible d'être perturbé par des influences externes. Ce qui n'est pas le cas d'autres phénomènes géologiques dont la prédiction peut s'avérer cruciale pour des raisons évidentes. Dans sa thèse, Jacques Michel-Bechet discute notamment des conditions de prédictibilité d'une éruption volcanique¹⁷⁸. Il remarque l'extrême complexité d'une telle entreprise, mais fait plus instructif, que la prédiction et l'explication de ce phénomène ne se déduisent pas simplement de l'étude d'un ensemble de signes avant-coureurs¹⁷⁹ comme « le gonflement de l'appareil volcanique, le trémor sismique, l'émission de gaz divers » mais s'inscrivent dans un ensemble théorique plus vaste qui inclut la « volcanologie, la sismologie, la pétrologie, la tectonique des plaques¹⁸⁰ », et dans lequel il faut coordonner les apports de ces différentes disciplines. En ce qui concerne la sismologie, Cleland reconnaît à la fois que le comportement des roches relève complètement des lois de la physique-chimie, ce qu'affirmerait également un partisan des thèses de Hempel qu'elle critique, mais admet aussi que les sismologues sont incapables de prédire des séismes alors qu'ils peuvent « expliquer ceux qui se produisent avec une précision remarquable¹⁸¹ ». Elle semble ainsi consacrer l'asymétrie de leurs pouvoirs explicatif et prédictif. Mais ici, il nous faut questionner ce qu'elle entend par une précision remarquable. Sont-ils par exemple en

¹⁷⁸ Il prend l'exemple de l'éruption du Mérapi qui se produisit en 2010 et causa plus de 300 morts.

¹⁷⁹ Le fait que la prédiction d'une éruption volcanique s'appuie sur ce genre de prodromes limite effectivement la portée temporelle des prédictions. Cependant, il est toujours possible de prédire sans grande précision la fréquence et l'intensité des séismes et des éruptions à venir, si toutefois l'on dispose de statistiques fiables sur leurs occurrences passées, ainsi que leurs puissances.

¹⁸⁰ Michel-Bechet 2013, p. 221-222, pour cette citation et celle qui précède.

¹⁸¹ Voir Cleland 2011, p. 19/40 de la version d'auteur. Cet article vise à développer sa conception prototypique des sciences naturelles historiques qu'elle oppose aux sciences expérimentales (Voir aussi Cleland 2001).

mesure d'expliquer pourquoi le séisme de Tangshan¹⁸² s'est produit le 28 juillet 1976 à 3 h 52 du matin et pas le 29 ou le 27, ou encore à 5 heures et pas une autre heure ? Non, cela ils ne le peuvent pas. En revanche, ils peuvent à la fois expliquer et prédire où surviendra un séisme en mobilisant leurs connaissances sur la tectonique locale. S'ils pouvaient expliquer précisément pourquoi un séisme s'est déclenché à un moment particulier et pas seulement pourquoi il s'est produit à tel endroit et avec telle magnitude, alors la thèse de la symétrie prévoit qu'on puisse les renvoyer dans le passé et qu'avec des mesures suffisantes ils effectuent des prédictions d'une précision équivalente à celle que l'on trouvera dans leur compte-rendu expliquant l'événement. Mais nous spéculons et il serait sans doute préférable d'écouter les spécialistes de cette discipline. Déplorant l'optimisme de quelques annonces faites dans certains canaux de communication, Geller et ses collègues (1997) pensent que les séismes ne pourront jamais être prédits avec une précision semblable à celle que nous avons évoquée. Ils argumentent leur appréciation pessimiste en développant des considérations relatives à la physique des systèmes non linéaires et notamment la théorie du chaos. Ainsi, et comme nous l'avons discuté en physique, ils mobilisent des raisons qui ne mettent pas directement en cause la fécondité de l'appareil théorique, en ce qu'il devrait être à la fois prédictif et explicatif pour un partisan de la thèse de l'identité, mais qui se rapportent plutôt à la qualité des mesures et la calculabilité des paramètres-clés qu'on peut leur associer. En revanche, Sykes et ses coauteurs¹⁸³ ne partagent pas exactement la négativité de leurs collègues. Ils considèrent que des prédictions sont possibles¹⁸⁴ et s'amélioreront avec la qualité des mesures et la progression des connaissances théoriques – ce que nous versons immédiatement à la défense des thèses de Hempel – mais qu'il y aura toujours une limite à leur précision. Pour rendre compte de cela, ils invoquent également la non-linéarité des systèmes étudiés.

Nous allons maintenant discuter très brièvement des prédictions dans les sciences psychologiques. Quand Boutroux (1874, p. 114) pose ces questions à des fins rhétoriques : « Les phénomènes psychologiques ne défont-ils pas le calcul ? Peut-on prédire ce que fera telle personne dans telles circonstances ? », nous serions tentés de lui répondre, suivant une intuition hempélienne par ailleurs fort triviale, qu'une maîtrise optimale des théories psychologiques les plus pointues servant de lois, conjuguées à une connaissance adéquate de

¹⁸² Il s'agit sans doute du séisme le plus meurtrier du XX^e siècle, dont le nombre de victimes dépasserait de loin celui d'Haïti du 12 janvier 2010 ou encore celui du 26 décembre 2004 qui engendra un tsunami ravageur.

¹⁸³ Cf. Sykes et *al.* 1999. Les auteurs considèrent que les célèbres théories de Bak (e.g. Bak *et al.* 1989 ; 2002 ; Bak 2013) sur la criticalité auto-organisée ne pourront pas servir pour une prédiction ou une explication fine des séismes, mais peuvent rendre compte de manière triviale de ce phénomène à grande échelle.

¹⁸⁴ Mais il faut prendre en compte les bonnes échelles. Aussi, il semble plus facile, que ce soit à court terme ou à long terme, de prédire un séisme d'autant plus que la faille impliquée est régulièrement active et de grande taille.

la neurophysiologie et de l'histoire comme de l'état présent de cette personne, nous permettra de prédire dans une large mesure son comportement si nous disposions d'une machine capable de compiler ces informations. Mais pour qu'elle soit complète et donc assurée dans ses prédictions, une telle entreprise demanderait des mesures continues et une puissance de calcul phénoménale¹⁸⁵, comme le pressentait à juste titre Boutroux. Sa complexité quasi-insurmontable semble donc interdire sa réalisation. C'est pourquoi l'on s'appuie plus communément sur une théorie alternative, plus modeste dans ses réquisits, pour prédire au quotidien le comportement d'un individu. Il s'agit de ce que les auteurs de langue anglaise appellent la psychologie populaire (*folk psychology*). On prête alors des intentions aux individus – ou encore à des animaux – afin d'embrasser ce que le calcul ne pourrait que difficilement maîtriser. Mais comme le considère Rosenberg (1994, p. 142), et contre ses défenseurs les plus célèbres¹⁸⁶, la psychologie populaire semble vouée à stagner pour ce qui est de son contenu explicatif et l'étendue de son pouvoir prédictif. Rosenberg prétend que la psychologie hérite de la complexité de la biologie et pour ainsi dire la redouble de telle sorte qu'elle n'autorise pas la formulation de lois à visée prédictive. La psychologie populaire est donc instrumentale en ce qu'elle ne cherche pas à représenter de manière fidèle la réalité des processus qu'elle tente de prendre en charge. Nous aurons l'occasion de développer ses conceptions à la fin du chapitre II sur l'instrumentalisme et la biologie de l'évolution. Pour l'heure, il nous suffit de remarquer que c'est une faible nomicité¹⁸⁷ en lien avec la complexité de ses objets qui explique la faiblesse du pouvoir prédictif en psychologie.

Nous allons maintenant discuter des prédictions dans les sciences médicales. Certes, nous les avons déjà abordées de manière superficielle lors de notre présentation du modèle I-S de Hempel. Il convient donc de reprendre les problèmes qu'elles soulèvent. On peut par exemple s'interroger sur la « promesse¹⁸⁸ » que semble porter en elle « la naissance d'une médecine prédictive » pour reprendre le titre d'un ouvrage fameux¹⁸⁹ et suivre en cela la perspective adoptée par Delphine Olivier dans sa thèse. Suivant les vues d'Aristote pour lequel il ne saurait y avoir de science du particulier¹⁹⁰, et de Canguilhem qui distingue la

¹⁸⁵ La puissance de calcul *lato sensu* d'un cerveau humain serait comprise entre 10^{15} et 10^{18} FLOPS, tandis que le Fugaku atteint 415 pétaFLOPS en 2021. Il sera dépassé par Frontier en 2022, avec ses 1.1 exaFLOPS.

¹⁸⁶ Nous pensons notamment à Dennett (1990) pour son concept de posture intentionnelle et son affinité manifeste avec l'instrumentalisme.

¹⁸⁷ Cf. Rosenberg 1994, p. 141.

¹⁸⁸ Nous faisons référence au sous-titre de la thèse de Delphine Olivier.

¹⁸⁹ Cf. Ruffié 1993. Les vues de Ruffié sont discutées par Olivier (2019, p. 235).

¹⁹⁰ Nous reprendrons cette analyse au deuxième chapitre en considérant les sciences historiques que l'on peut aussi définir comme des sciences idiographiques.

physiologie de la santé qu'il rejette dans la non-science¹⁹¹, la philosophe récuse la possibilité de constituer le domaine de la santé en une science authentique dont les limites seraient clairement définies, mais reconnaît également qu'avec l'essor d'outils prédictifs toujours plus fiables, « la promesse » que nous avons évoquée pourrait effectivement être tenue¹⁹². Ce compte-rendu – aussi succinct que lacunaire – des travaux de Mme Olivier peut très bien s'interpréter d'un point de vue hempélien. On considérera d'une part que l'absence de lois universelles interdit la production d'explications convertibles en prédictions, et d'autre part que les progrès de la connaissance dans les disciplines médicales doivent se traduire fatalement par une amélioration éventuelle de leur pouvoir prédictif. Cette interprétation, à la fois commode et suspecte, semble confortée par les importants bouleversements induits par l'introduction des résultats de la génétique en médecine. Nous pensons aux progrès du séquençage et à l'élaboration de la base de données MIM (*Mendelian Inheritance in Man*) sous l'impulsion de McKusick qui deviendra OMIM (*Online...*) avec l'arrivée d'internet.

Cette révolution, riche de conséquences pour une médecine qui entend fonder ses prédictions sur la connaissance du patrimoine génétique des patients, fut l'objet d'une brillante analyse dans la première partie de la thèse de Mme Darrason. Si l'on peut vraiment lire dans les séquences nucléotidiques que porte un individu, une partie ou la totalité des maladies qu'il pourra contracter, alors l'espoir d'une médecine prédictive est non seulement fondé, mais il semble désormais à portée de main. Au-delà des destins individuels et de leur prise en charge précoce et adaptée, ce qui se joue ici porte sur la validité du déterminisme génétique. Nous en appelons à Jean Gayon afin qu'il nous livre une définition à la fois claire et concise : « L'enjeu du déterminisme génétique est la possibilité de prédire le phénotype d'un organisme à partir d'un génotype¹⁹³. » Le déterminisme génétique se comprend donc comme une simplification puisqu'il élude l'influence des facteurs environnementaux qui pourraient compliquer le projet prédictif. C'est justement ce que considère Darrason : « Le déterminisme génétique revient donc par définition à nier l'importance des facteurs environnementaux dans la prédiction du phénotype¹⁹⁴. » Bien qu'il soit exclu dans le cadre de cette thèse que nous discutons en profondeur ses vues sur la question, nous pouvons du moins exhiber un aperçu des conclusions essentielles qu'elle fit mûrir dans la sienne. Affrontant le problème de la sélection causale des gènes et des allèles impliqués dans

¹⁹¹ Canguilhem 1966, p. 143 et p. 153. Voir aussi Olivier 2019, p. 64 ; 187 ; 371 ; 382.

¹⁹² Cf. Olivier 2019, p. 389.

¹⁹³ Voir Gayon 2009, in Kupiec, p. 79.

¹⁹⁴ Darrason 2014, p. 103.

certaines pathologies¹⁹⁵, Darrason choisit de rejeter le génocentrisme – soit l’hypothèse de la prépondérance des gènes dans l’apparition d’un caractère et plus généralement dans le procès évolutif –, puisqu’elle soutient une perspective interactionniste co-constructionniste qui saisiserait mieux l’influence conjointe des facteurs génétiques et environnementaux pour expliquer tel ou tel caractère, ce qui la conduit notamment à discréditer l’unité du concept de maladie génétique et appeler de ses vœux l’élaboration d’une pluralité de théories génétiques de la maladie¹⁹⁶. En outre, elle fait bon accueil à une conception suivant laquelle il existerait un continuum entre des maladies d’origine génétique et celles d’origine environnementale¹⁹⁷. En dehors de son insuffisance manifeste, ce court résumé exige un long commentaire.

Mme Darrason affirme que l’idée de continuum, ou encore de spectre des pathologies, implique que « certaines maladies sont plus génétiques que d’autres¹⁹⁸ ». Par conséquent, elle exclut de manière concomitante la possibilité d’une classification binaire admettant un pôle intégrant les affections purement génétiques auquel s’opposerait un autre accueillant les syndromes d’origine strictement environnementale¹⁹⁹. De cela, découlent deux conséquences majeures que nous pourrions mieux exprimer si l’on veut bien considérer cette citation de Gayon : « La différence entre le déterminisme génétique et le réductionnisme génétique met donc en jeu une distinction entre prédiction et explication²⁰⁰. » Ainsi, il vient que la notion même de déterminisme génétique est vidée de sa substance et le dessein prédictif qu’elle pouvait soutenir est entièrement subverti. D’autre part, la force explicative que l’on pouvait attribuer aux facteurs héréditaires semble obscurcie de telle sorte que le réductionnisme génétique, entendu comme un programme de recherche visant à « spécifier le rôle que jouent les gènes dans la genèse du caractère²⁰¹ », voit ses cibles lui échapper au point d’être ruiné dans ses prétentions. Car il semble désormais malvenu de penser le rôle d’un gène sans invoquer concurremment l’influence de l’environnement. C’est pourquoi une telle manœuvre nécessite un indicateur à la fois quantitatif, afin de comparer l’influence de ces deux facteurs

¹⁹⁵ Ibidem, p. 115.

¹⁹⁶ Ibidem, p. 443 *sq.*

¹⁹⁷ Ibidem, voir notamment p. 92 *sq.*

¹⁹⁸ Ibidem, p. 94.

¹⁹⁹ Nous en voulons pour preuve cette citation : « Il n’y a pas de sens à distinguer entre des maladies génétiques et des maladies non génétiques, sauf à vouloir s’enfermer à nouveau dans le carcan du problème de la sélection causale. Il n’y a pas de sens à distinguer des maladies génétiques parce que l’environnement est un facteur causal dans toutes les maladies (même les maladies dites monogéniques ou mendéliennes ou simples) et il n’y a pas de sens à distinguer des maladies non génétiques parce que les gènes sont un facteur causal dans toutes les maladies (même les maladies communes ou maladies polygéniques et même les maladies psychiatriques). » Darrason 2014, p. 188.

²⁰⁰ Gayon, in Kupiec *et al.* 2009, p. 81.

²⁰¹ Ibidem.

qui seraient autrement inséparables, mais aussi qualitatif, car il doit tenter de rendre compte de la causalité particulière qui résulte de leur mélange.

Cette considération nous évoque les difficultés que porte en lui un concept souvent mal compris, et qui permettrait, selon l'image erronée que l'on s'en fait le plus communément, de rendre à l'environnement ce qui appartient à l'environnement, et aux gènes « la part des gènes²⁰² ». Si Darrason a bien étudié toutes les méprises que l'héritabilité ne manquait pas de susciter²⁰³, elle semble contrainte d'admettre dans le même temps que ce concept est tout à la fois « utile », « certes imparfait et simplificateur », mais qu'il n'explique rien ou presque rien, répliquant ainsi dans son discours l'ambiguïté qui entoure ce concept. Jugez plutôt :

L'estimation de l'héritabilité ne donne bien sûr pas d'explication de la maladie au niveau de l'individu puisque (1) l'héritabilité est un paramètre intrinsèquement dépendant d'une population donnée, (2) l'héritabilité ne nous permet pas de connaître les mécanismes par lesquels un génotype particulier se combine à un environnement particulier pour donner un phénotype particulier. Mais l'estimation de l'héritabilité ne nous donne pas davantage une explication de la maladie au niveau d'une population. En effet, (1) l'héritabilité est un paramètre intrinsèquement dépendant d'une population donnée, de la composition génotypique d'une population, de l'environnement spécifique de la population évaluée – c'est bien une « analyse locale » comme le dit Lewontin qui ne permet pas d'extrapolation hors de la population d'intérêt. Mais surtout (2) l'héritabilité ne fait qu'évaluer quantitativement trois paramètres (variance génétique, variance environnementale, variance phénotypique) qui sont intrinsèquement dépendants de la population. L'héritabilité ne peut ainsi rien nous dire de la façon dont la variance génétique et la variance environnementale se combinent – une telle explication n'aurait littéralement pas de sens au niveau d'une population²⁰⁴.

En lisant ces mots, on s'imaginera un disciple de Hempel aux sourcils bien froncés, se demandant dans son for intérieur ce que vaut un concept qui paraît dépourvu de tout pouvoir explicatif. On lui répondra, suivant l'analyse que nous avons précédemment déployée (cf. 1.3.2), qu'il est pourtant prédictif dans la mesure où il établit une ou des corrélations. Il exigera alors des précisions et l'on ne tardera pas à lui répondre que l'héritabilité spécifie bien une corrélation entre une population et son environnement, ou, si l'on veut reprendre un terme qu'employait Darrason, on dira qu'il désigne un continuum, mais encore une sorte de continuité. Il nous faudra inévitablement préciser la nature de cette continuité et chasser le brouillard qui entoure le concept d'héritabilité dans le cadre de cette thèse : nous nous y emploierons aux chapitres VIII et IX.

²⁰² Nous faisons référence au titre d'un ouvrage de Morange 1998.

²⁰³ Cf. Darrason 2014, p. 142 et au-delà.

²⁰⁴ Cette longue citation que l'on voudra bien nous pardonner, ainsi que les deux autres qui la précèdent entre guillemets sont issues de Darrason 2014, p. 190.

Il est temps de récapituler les sources d'imprédictibilité que nous avons mises en évidence tout au long de cette section : nécessité de mesures toujours plus fines pour échapper à la sensibilité aux conditions initiales que prévoit la théorie du chaos ; non-linéarité en lien avec cette dernière ; problèmes que posent la mise en équations et la calculabilité de certains phénomènes naturels ; systèmes ouverts susceptibles d'être perturbés dans leur dynamique ; difficultés relatives à la délimitation entre un système dynamique et les influences réciproques qui s'exercent entre ce dernier et son environnement ; complexité et absence de régularités nomiques, voilà une liste non exhaustive des problèmes qui peuvent rendre compte de la déficience prédictive de la biologie de l'évolution. De tout cela, émerge une question brûlante à laquelle notre thèse devra apporter des réponses, mêmes imparfaites. La voici : dans quelle mesure ces difficultés appellent-elles des solutions qui transcendent le cadre de la biologie évolutionnaire et d'autres qui lui sont spécialement adaptées ?

1.3.3.2. Critiques émanant des biologistes et des philosophes s'occupant de cette discipline

Comme nous l'avons affirmé lors de notre présentation des conceptions hempéliennes, Popper figure comme un précurseur en matière d'idéal de l'explication scientifique que l'on peut rapprocher du modèle déductif-nomologique. C'est dans ce sens que l'on peut lire la présente critique portée à l'encontre de la théorie de l'évolution par sélection naturelle :

Le darwinisme ne prédit pas véritablement l'évolution de la variété des espèces. C'est pourquoi il ne peut véritablement l'expliquer²⁰⁵.

Cette appréciation négative se double d'une attaque en règle visant à abîmer la scientificité de la théorie de l'évolution darwinienne :

Je suis arrivé à la conclusion que le darwinisme n'est pas une théorie scientifique testable, mais un programme métaphysique de recherche – un cadre possible pour des théories scientifiques testables²⁰⁶.

Si nous ne nous attardons pas ici sur les raisons profondes qui conduisirent Popper à rejeter non seulement la biologie de l'évolution, mais aussi l'histoire dans la non-science²⁰⁷, nous pouvons au moins préciser que ces deux disciplines se caractérisent à ses yeux par une absence de lois propres et qu'elles ne peuvent produire que des prédictions sous forme d'énoncés existentiels qui, en tant qu'énoncés non reproductibles, ne permettent pas de

²⁰⁵ Popper 1974a, p. 245.

²⁰⁶ Ibidem, p. 240.

²⁰⁷ Comme nous le préciserons au chapitre II.

satisfaire le critère de démarcation poppérien²⁰⁸. Aussi, il perçoit dans la sélection naturelle une tautologie²⁰⁹, soit une proposition infalsifiable qui ne peut se soumettre aux exigences de ce même critère, en ce qu'il demande des énoncés falsificateurs annonçant les conditions dans lesquelles leur théorie-mère peut être réfutée.

Cependant, il nous faut signaler que le philosophe d'origine autrichienne s'est montré à la fois ambigu et inconstant dans ses prises de position sur la biologie de l'évolution. Mettons de côté les nombreuses équivoques qu'il commet dans un même texte et qui ne manqueront pas de stupéfier un lecteur scrupuleux, pour nous concentrer sur le caractère changeant de ses opinions. Le statut scientifique de la sélection naturelle fera l'objet d'une seconde analyse de la part de Popper reconnaissant finalement qu'il s'est trompé sur sa nature :

J'ai changé d'avis sur la testabilité et le statut logique de la théorie de la sélection naturelle, et je suis content d'avoir la possibilité de faire une rétractation. Ma rétractation, doit, je l'espère, contribuer un peu à la compréhension du statut de la sélection naturelle²¹⁰.

Toujours est-il que le champion de la « société ouverte²¹¹ » ne fut pas le seul penseur ayant contesté la scientificité de l'évolution par sélection naturelle. Imre Lakatos, qui professera une version « sophistiquée » du critère poppérien qu'il qualifie tantôt de « naïf » ou encore de « dogmatique²¹² », déclara que « personne n'a encore trouvé de critère de démarcation suivant lequel la théorie darwinienne pourrait être considérée comme scientifique²¹³ ». Cela dit, les disqualifications successives de la théorie darwinienne, ainsi que la diffusion des thèses de Hempel auxquelles elle manquait de se conformer, eurent pour effet d'enclencher une réaction massive provenant aussi bien des biologistes que de philosophes des sciences s'occupant avec une certaine bienveillance de cette discipline. Nous en voulons pour preuve les travaux de Scriven (1959 ; 1962 ; 1963), Mayr (1961), Williams (1973 ; 1982), et ceux plus récents de Cleland (2011). Si nous n'étudions pas dans le détail les stratégies qu'ils déployèrent pour casser l'accusation de non-scientificité ou encore de scientificité subalterne, il nous faut répéter ici ce que nous avons avancé dans l'introduction de cette partie. Tous les auteurs que

²⁰⁸ Cela est analysé en profondeur dans la thèse de Jacques Michel-Bechet de 2013.

²⁰⁹ Cette qualification sera plus amplement discutée au chapitre V.

²¹⁰ Popper 1978, p. 345. Bien que nous ayons lu et annoté entièrement ce texte, nous avons choisi d'emprunter sa traduction à M. Michel-Bechet (2013, p. 168), et ce pour deux raisons. La première est qu'il nous semblât que la sienne était supérieure à celle que nous avons tenté de produire. Quant à la seconde, elle doit se comprendre comme l'expression de notre gratitude envers un auteur dont les recherches ont significativement profité aux nôtres. Cela étant dit, nous devons signaler que Popper (1978, p. 344) n'abandonne pas la qualification qu'il lui avait associée : le darwinisme reste « un programme métaphysique de recherche » comme le rappelle notre citation précédente et le titre du chapitre XXXVII de *La quête inachevée* (Popper 1974a).

²¹¹ Cf. Popper 1945.

²¹² Pour les deux citations en guillemets, voir notamment Lakatos 1970, p. 116 *sqq.* et p. 94-103.

²¹³ Lakatos 1973, p. 24.

nous venons de citer – et bien d’autres que nous allons mobiliser – s’accordent pour attribuer à la théorie de l’évolution une puissance explicative respectable et dans le même temps un pouvoir prédictif des plus limités²¹⁴.

Contre le modèle de Hempel qui pourrait servir de référence, ils confèrent à la biologie de l’évolution un statut d’exception qui prévoit que l’asymétrie dont nous venons de parler ne saurait être reçue comme un argument valide permettant de contester sa scientificité. Ainsi, ils semblent souscrire à cette déclaration de Toulmin : « Pour qu’une explication soit adéquate, la théorie qui la supporte ne doit pas nécessairement prédire toute la gamme des événements qu’elle peut expliquer²¹⁵. » Voici d’ailleurs quelques citations exemplaires de biologistes qui appuieront avec la force qu’il convient nos affirmations : « [la théorie de l’évolution] nous démontre que l’on ne peut pas regarder des explications comme insatisfaisantes dès lors qu’elles ne mobilisent pas de lois, ou lorsqu’elles ne sont pas de nature à permettre de prévoir l’événement en question²¹⁶. » ; « La théorie de la sélection naturelle peut décrire et expliquer les phénomènes avec une précision remarquable, mais elle ne peut faire de prédictions fiables²¹⁷ » ; « on peut dire que les sciences historiques sont principalement postdictives et que les sciences non historiques sont principalement prédictives²¹⁸. » ; « Prédire le futur ? Le futur de l’évolution de la vie sur Terre – la vie humaine, la vie des oiseaux, la vie des champignons ? À cela, nous autres, New-Yorkais, rétorquerions : ‘Oublie cela !’ [...] Bien entendu, nous pouvons expliquer ce qui s’est passé [...]. Mais prédire le devenir de systèmes aussi complexes de manière consistante demeure un objectif qui nous échappera toujours, ce n’est peut-être qu’un fantasme²¹⁹ » ; « La théorie darwinienne de l’évolution est une théorie

²¹⁴ Ils reconnaissent avec Toulmin (1961, p. 24-25) ceci : « Aucun scientifique n’a jamais utilisé cette théorie pour prédire l’apparition de créatures appartenant à une nouvelle espèce [...] Cependant, de nombreux scientifiques compétents ont reconnu que la théorie de Darwin détenait un grand pouvoir explicatif. » Voici encore une déclaration de Lecointre (2009, p. 390 ; 2011, p. 612) : « il n’est pas possible de faire des prédictions sérieuses sur ce que seront les espèces de demain. » Et enfin Ward (2001, p. 79) déclare que « Tenter de prédire la forme, la couleur et les apparences de nouvelles espèces serait de la fantaisie, pas de la science. » Dans les citations que nous venons de produire, on notera un glissement d’un constat pur et simple d’impuissance prédictive avec Toulmin à une disqualification de certains types de prédictions par Lecointre et Ward. Cela peut être interprété de deux manières : 1. Ces auteurs tentent de protéger leur théorie du reproche concernant son incapacité prédictive ; leur stratégie consistant à redéfinir ce qui constitue une pratique scientifique digne de ce nom (cf. les expressions employées : « pas sérieuses » ; « fantaisie »). 2. Ces auteurs estiment sincèrement que les scientifiques devraient limiter d’eux-mêmes la portée de leur prédiction et que le sérieux qui doit guider leur pratique est en lui-même un critère de démarcation. C’est l’idée suivant laquelle la science devrait se limiter dans ses prédictions, comme le considère Michel-Bechet (2013, p. 373) : « à l’opposé des pseudosciences, la science doit se maîtriser dans son domaine de prédiction. »

²¹⁵ Toulmin 1961, p. 25.

²¹⁶ Scriven 1959, p. 477.

²¹⁷ Mayr 1961, p. 1504.

²¹⁸ Simpson 1964b, p. 147.

²¹⁹ Eldredge, dans la préface de Ward 2001, p. ix. Par honnêteté, nous devons dire que les éléments que nous avons coupés dans cette citation s’appliquent également à des systèmes non biologiques pour lesquels la

explicative des faits évolutifs ; elle ne permet pas pour autant de prédire l'évolution des formes vivantes [...]. À l'inverse, être capable de prédire ne signifie pas que l'on a expliqué les phénomènes dont on sait anticiper l'évolution²²⁰. »

Nous venons de survoler presque un demi-siècle de publications qui reprenaient en chœur un même *leitmotiv* et nous découvrirons à l'occasion de notre analyse des thèses gouldiennes des affirmations qui font écho à celles que nous venons d'enchaîner. Mais il nous faut confesser que la sélection de citations que nous venons d'effectuer ne rend pas tout à fait justice aux nuances qu'ajoutèrent ceux à qui nous les avons empruntées au constat de l'infirmité prédictive de la théorie. Tout comme nous avançons que Popper présentait des ambiguïtés que nous allons documenter, il nous apparut que toute la littérature que nous avons consultée semblait traversée par une véritable indécision portant à la fois sur le sens du mot prédire et l'étendue de cette insuffisance dont nul ne dénie l'existence. Une première source de confusion résiderait dans la dualité du concept de prédiction comme le précise ici Mayr :

Une vieille controverse entre philosophes et biologistes porte sur la question de savoir si les processus physiques et biologiques diffèrent en matière de déterminisme et de prédictibilité. Malheureusement, dans cette polémique, on a confondu les aspects ontologiques et épistémologiques, et cela a interdit l'élaboration de conclusions claires. Le mot « prédiction » peut être utilisé dans deux sens entièrement différents. Quand le philosophe des sciences parle de prédiction, il veut dire *prédiction logique*, c'est-à-dire conformité des observations individuelles à une théorie ou à une loi scientifique. [...] Prédire, tel qu'on l'entend plus couramment, consiste à inférer le futur à partir du présent ou du passé. En ce sens, ce mot porte sur une succession d'événements ; il s'agit de prédiction *temporelle*. Dans le domaine des lois physiques strictement déterministes, des prédictions temporelles absolues telle que la survenue d'une éclipse sont souvent possibles. Des prédictions temporelles sont beaucoup plus difficiles à faire dans les sciences biologiques. On ne peut prédire le sexe d'un prochain enfant. Personne n'aurait pu prédire, au début du Crétacé, que le groupe florissant des dinosaures s'étendrait à la fin de cette ère. Les prédictions en biologie sont en moyenne beaucoup plus probabilistes que dans les sciences physiques²²¹.

Il convient donc de distinguer des prédictions logiques, qui sont en somme des inférences compatibles avec la déduction hempélienne et des prédictions temporelles orientées vers le futur. Cette dichotomie a pour mérite de garantir un vaste pouvoir « prédictif » à la théorie darwinienne, mais nous considérons que les éclaircissements qu'elle prétend apporter sont en fait insuffisants. En effet, on peut très bien imaginer qu'une théorie présente dans ses énoncés

prédiction s'avère difficile, si ce n'est impossible. Il est notamment question de météorologie. De plus, il déclare en page suivante que « les créationnistes aiment souligner que les biologistes évolutionnistes ont généralement été réticents à prédire ce qui se passera dans le futur évolutif, et prétendent que cet échec à rendre des prédictions vérifiables sur le futur de la vie signifie que la biologie évolutive n'est donc pas une vraie science. De toute façon, aucun d'entre nous ne vivra assez longtemps pour voir si nos prédictions s'avèrent exactes. »

²²⁰ Morange 2005, p. 34. La partie coupée porte sur ceux qui pensent avoir découvert les raisons de cette incapacité à prédire l'évolution. Cependant Morange ne les nomme pas à cet endroit.

²²¹ Mayr 1982, p. 67.

centraux, un ou plusieurs principes qui consacrent le changement dans des termes moins obscurs que le *Πάντα ῥεῖ* d'Héraclite²²². Ainsi, la prédiction temporelle que Mayr entendait distinguer clairement deviendrait une conséquence déductible de la théorie, soit une « prédiction logique », ce qui ravive la confusion qu'il espérait balayer. Or, c'est bien le cas de la théorie de l'évolution. Ne pouvant l'ignorer, il est contraint d'invoquer l'absence de lois déterministes pour justifier de sa faiblesse prédictive.

Mais revenons à sa définition des prédictions logiques. Il est question de conformité « des observations individuelles » à « une théorie scientifique ou une loi ». Si nous pouvons y déceler derechef une présentation compatible avec le modèle hempélien, en ce que l'on relie des phénomènes particuliers à un appareil théorique comportant des lois, il nous semble plus judicieux de nous arrêter sur la petite conjonction de coordination qui est pourtant lourde de sens. Que signifie-t-elle ? Doit-on comprendre que la définition d'une théorie scientifique puisse se superposer avec celle de la loi au point qu'elles en deviennent interchangeable ? S'il y a bien des façons de dire non à cette question, nous préférons nous interroger sur le sens d'une réponse positive. Une théorie qui n'inclurait pas d'une manière ou d'une autre des régularités que l'on peut confondre avec des lois devrait être composée exclusivement d'énoncés portant sur des phénomènes singuliers. Dès lors, la conformité qu'envisageait Mayr serait soit redondante, soit impossible. Suivant ce raisonnement, une théorie doit contenir au moins une régularité, et ce quelle que soit la quantité de contre-exemples qu'elle admettra, ou encore son extension dans l'espace et le temps. Or, la théorie de l'évolution est effectivement riche d'énoncés décrivant des phénomènes répétitifs pouvant servir de fondements pour les prédictions logiques dont il a été récemment question.

Ces régularités sont connues dès *L'Origine* puisqu'on les trouve condensées dans le nom que donne Darwin à sa propre théorie : « la descendance avec modification au moyen de la sélection naturelle²²³ ». Il nous faut maintenant dérouler ce que contient cette fameuse formule. Nous y décelons trois éléments principaux sur lesquels nous allons nous concentrer. Le premier est la parenté des êtres vivants, soit la descendance commune. Le deuxième est la variation des êtres vivants, ou leur modification dans l'expression de Darwin, soit un terme quasi-synonyme d'évolution. Le troisième qualifie la modalité suivant laquelle s'effectue la modification, sans que l'on sache si elle en représente l'unique voie, mais le fait qu'elle soit

²²² « *Tout s'écoule.* » Héraclite [2004], p. 207.

²²³ Darwin 1868, vol. I, p. 12. Certes, Darwin parle plus souvent de descendance avec modification qu'il n'utilise la longue expression que nous venons de rappeler. Dans certains cas, il s'agit d'insister sur cette composante de la théorie pour l'opposer à celle des créations séparées, mais dans d'autres, il s'agit selon nous d'une ellipse.

nommée nous signale déjà son importance remarquable. Ces trois éléments sont aussi ceux que l'on retrouve notamment – c'est là une des ambiguïtés que nous mentionnons – dans une liste de prédictions autorisées par la théorie de l'évolution que nous livre Popper²²⁴. Nous allons maintenant examiner un à un ces trois éléments afin de révéler les prédictions logiques qu'ils autorisent au sens de Mayr²²⁵.

Comme le considère Eldredge, et à juste titre, la descendance commune est la « grande prédiction de la théorie de l'évolution²²⁶ » en ce qu'elle nous permet d'inférer une continuité entre tous les êtres vivants qui se traduit par une ressemblance structurale minimale pouvant être identifiée. Si nous discuterons plus tard de la centralité – voire de la primauté – qu'il convient d'accorder au fait héréditaire dans la théorie darwinienne, il faut remarquer que l'hypothèse de descendance commune engendrera un programme de recherche fécond se donnant pour objectif la découverte des chaînons manquants dans l'arbre de la vie²²⁷. C'est en ce sens que Lecointre parle de manière appropriée de phylogénie prédictive :

Lorsque l'on dit que la phylogénie est prédictive, c'est qu'elle permet de prédire la présence d'états de caractères que l'on n'a pas encore observé sur des espèces actuelles ou de rétrodire les caractères que *devraient avoir porté des ancêtres hypothétiques*. En aucun cas, il ne s'agit de prédire un futur évolutif²²⁸.

La deuxième prédiction est la modification inévitable des êtres vivants qui pourra se produire à de nombreuses échelles et dans de nombreuses directions, ce qui comprend notamment l'apparition de nouvelles espèces²²⁹. C'est là une prédiction vague comme le remarque Popper (1974a, p. 245), mais si on prend le soin de la joindre à ce qui a été dit par Eldredge sur la continuité, on sera tenté de penser que cette modification s'exécute nécessairement de

²²⁴ Popper (1974a, p. 240), il s'agit de 1) la descendance commune, l'arbre de parentés. a) la fidélité du processus héréditaire. b) la variation : de petites variations (parmi d'autres) accidentelles. c) la sélection naturelle.

²²⁵ Nous ne traiterons pas dans cette section d'autres prédictions permises par la théorie de l'évolution qui ont été notamment étudiées par Williams. Elle s'est tout particulièrement intéressée aux prédictions portant sur des situations d'équilibre (proie-prédateur, équilibre des fréquences alléliques dans le cas d'une vigueur hybride, en l'absence de sélection, etc.). Voir notamment Williams 1973, p. 521-522, mais encore Williams 1982.

²²⁶ « Ainsi, la grande prédiction de l'évolution serait que, si toute vie est descendue ('avec modification', comme l'a dit Darwin lui-même) d'un seul ancêtre, se diversifiant en lignées distinctes au fur et à mesure du processus, il devrait y avoir un seul modèle de ressemblance reliant toute vie sur terre. Des espèces plus proches devraient se ressembler davantage que des parents plus éloignés, mais il devrait y avoir un vestige d'héritage commun de caractéristiques que l'on trouve dans absolument toutes les formes de vie. » Eldredge, in Ward 2001, p. x.

²²⁷ Sur la question des formes de transition comme prédiction de la théorie darwinienne, voir notamment Williams 1973, p. 519. Mais aussi Toulmin (1961, p. 22) qui déclare : « Les mérites de la théorie darwinienne ont été par exemple confirmés à maintes reprises par les conseils qu'elle a donnés aux paléontologues leur donnant de mettre en lumière des formes de transitions passées (par exemple dans le développement du cheval) qu'il n'y aurait autrement eu aucune raison de suspecter. » Pour un exemple historique, voir Haeckel (1868, vol. II, p. 293 et 300) où l'auteur suppose l'existence du pithécantrope.

²²⁸ Lecointre, In *Les Mondes Darwiniens*, p. 390 dans la première édition de 2009, p. 612 sq. pour celle de 2011.

²²⁹ Sur ce point, voir Williams 1973, p. 520.

manière progressive, ou encore graduelle²³⁰. Si l'on devait admettre des modifications qui affectent les espèces au point de transmuter la totalité de leurs traits, la phylogénie prédictive serait une discipline condamnée. Quant au dernier composant – la sélection naturelle –, il permet aussi de produire un vaste panel de prédictions qui en sont dérivées. Mais elles peuvent se résumer au constat de l'adaptation des organismes à leur environnement. C'est d'ailleurs l'hypothèse de sélection naturelle qui fut à l'origine d'une des *prédictions* les plus marquantes de Darwin. Ayant eu vent d'une orchidée présentant un éperon nectarifère de plus de trente centimètres, le naturaliste anglais spécula sur l'existence d'un papillon qui devait posséder une trompe de longueur comparable²³¹. Le lépidoptère en question fut rapidement découvert. C'est là une confirmation de la puissance prédictive, des conceptions darwiniennes d'autant plus éclatante qu'elle est désormais gravée dans le nom complet de la sous-espèce se nourrissant de l'orchidée : *Xanthopan morgani praedicta*. Darwin a donc prédit qu'un animal serait adapté à cette niche écologique²³². Aussi, on peut utiliser la sélection pour prédire la suite d'événements récents, voire présents, comme le fait Toulmin en discutant l'apparition de lapins résistants à la myxomatose en Australie²³³.

La libéralisation du concept de prédiction permet donc aux épistémologues d'octroyer un large pouvoir prédictif à la théorie darwinienne²³⁴. Si l'on admet cela, le darwinisme paraît lavé des soupçons qui pesaient sur sa scientificité. C'est pourquoi nous pouvons revenir sur notre citation de Lakatos²³⁵. Il existe bel et bien un critère de démarcation auquel répond parfaitement la théorie de l'évolution par sélection naturelle. Selon cette conception, le darwinisme est une meilleure théorie²³⁶ que celle des créations séparées qu'elle entendait remplacer dans la mesure où elle explique à la fois des faits connus et des faits nouveaux²³⁷. On peut même la qualifier de programme de recherche progressif en ce qu'elle prédit des phénomènes ignorés par les doctrines fixistes²³⁸. Si Lakatos lisait ces propos qui contredisent

²³⁰ Voir aussi Popper 1947a, p. 243 et p. 247 : « la progressivité est donc la prédiction centrale de la théorie. »

²³¹ Voir Darwin 1862, p. 197-203. Voir tout spécialement la page 198. Sur ce sujet, lire aussi Kritsky 2001.

²³² Pour le dire simplement une niche écologique décrit ce que fait une espèce dans son environnement, cela indique la « profession de l'espèce » selon l'expression d'Odum (in Odum et Odum 1953, p. 27).

²³³ Cela est tout particulièrement bien étudié par Toulmin 1961, p. 25.

²³⁴ On découvre une pareille libéralisation dans la thèse prédictiviste révisée de Toulmin 1961, p. 31-35.

²³⁵ Pour mémoire : « personne n'a encore trouvé de critère de démarcation suivant lequel la théorie darwinienne pourrait être considérée comme scientifique ».

²³⁶ « Il n'y a pas de falsification avant l'émergence d'une meilleure théorie. » Lakatos 1970, p. 119. Voir aussi Lakatos (1978, p. 35) pour une déclaration similaire.

²³⁷ « Un fait particulier est expliqué scientifiquement uniquement si un fait nouveau est expliqué avec lui. » Lakatos 1978, p. 34.

²³⁸ « Disons qu'une telle série de théories est théoriquement progressive [...] si chaque nouvelle théorie a un contenu empirique qui excède celui de celle qui la précède, c'est-à-dire si elle prédit un fait nouveau, jusque-là inattendu. Disons qu'une série théoriquement progressive de théories est également empiriquement progressive

sa dénigration de la scientificité du darwinisme, il pourrait se demander qui a produit un tel critère, et nous lui répondrions tel Nathan le doigt pointé sur David²³⁹ : « Cet homme, c'est toi ! » Voilà bien une inconsistance d'autant plus regrettable qu'elle émane d'un logicien.

Quoi qu'il en soit, il nous faut à présent déterminer si les énoncés qui fondent les prédictions logiques de la théorie darwinienne peuvent être convertis en des prédictions temporelles. Pour ce faire, nous allons employer une autre classification dichotomique qui se révélera adaptée à notre discussion, étant donné qu'elle renvoie à la nature déterministe ou probabiliste des lois et des prédictions que Mayr évoquait. On la découvre notamment chez Toulmin et plus discrètement dans les écrits de Scriven²⁴⁰. Elle intègre des prédictions catégoriques auxquelles s'opposent des prédictions hypothétiques ou encore conditionnelles. Maintenant, nous pouvons nous demander ce que deviennent les trois piliers de la théorie darwinienne si on les transforme par la voie inductive en prédictions temporelles de type catégorique. Le premier, soit la descendance commune, nous indique que les organismes à venir seront les descendants de ceux qui existent et ont existé. Le deuxième nous apprend qu'ils présenteront des variations nouvelles que l'on ne trouve pas à l'identique chez leurs aînés. Le troisième – qui portait sur la sélection – prévoit que les organismes à venir seront en moyenne²⁴¹ bien adaptés à leur environnement de telle sorte qu'on ne puisse expliquer leur survie par la seule grâce de Tyché²⁴². Et si l'on veut transposer la prédiction darwinienne de la niche écologique occupée par le papillon, on pourra anticiper les séquelles d'une éventuelle sixième extinction de masse :

La première chose dont nous pouvons être sûrs est qu'à la suite de l'extinction de masse actuelle, il y aura des niches écologiques vides, et ces niches seront remplies par des espèces nouvelles dans l'évolution. Mais pour savoir quelle espèce remplira une niche donnée, il nous faudrait une boule de cristal²⁴³.

[...] si une partie de cet excès de contenu empirique est également corroborée, c'est-à-dire si chaque nouvelle théorie nous conduit à la découverte effective de certains faits nouveaux. » Lakatos 1970, p. 117.

²³⁹ *La Bible*. Deuxième livre de Samuel, chapitre 12, verset 7.

²⁴⁰ « Dans sa seconde forme révisée, la thèse prédictiviste affirme que les mérites d'une théorie scientifique doivent être jugés en faisant référence à son contenu prédictif – soit que ce succès se rapporte à des prédictions conditionnelles/hypothétiques, soit qu'il se rapporte à des prédictions catégoriques. » Toulmin 1961, p. 31, voir aussi p. 34. Le lecteur pourra également consulter Scriven 1959, p. 478.

²⁴¹ En écrivant ces mots, nous pensons à cette citation de Mayr qui annonce bien ce que nous allons dire avec Popper puisqu'elle rappelle le caractère imprécis des prédictions que nous avons avancé dans l'introduction générale : « La théorie de la sélection naturelle peut décrire et expliquer des phénomènes avec une précision considérable, mais elle ne peut pas faire de prédictions fiables, sauf s'il s'agit d'énoncer des propositions triviales et circulaires qui seraient alors dénuées de sens, telles que, par exemple : 'les individus les plus aptes laisseront en moyenne plus de descendant.' » Mayr 1961, p. 1504.

²⁴² Nous faisons référence à une déesse grecque, équivalente à la Fortune des latins, dont il sera plus amplement question lors de notre analyse des thèses gouldiennes sur la contingence de l'évolution. Comme nous le verrons, c'est une personnification qu'il utilise abondamment.

²⁴³ Ward 2001, p. 78.

Ici, un commentateur sardonique pourra remarquer qu'il s'agit là de prédictions aussi vagues que celles venant d'un devin ou d'un astrologue, et à propos desquelles Popper déclara ceci : « leurs prédictions sont tellement prudentes et imprécises que la probabilité logique qu'elles soient exactes est extrêmement forte²⁴⁴. » Toujours est-il que ces prédictions temporelles dérivent des mêmes énoncés qui produisent les prédictions logiques permises par la théorie.

Cependant, l'on pourra aussi objecter que ces prédictions catégoriques ne sont en fait que des prédictions hypothétiques déguisées. En effet, pour que des organismes aient une descendance, qu'ils varient et s'adaptent à leur futur milieu, encore faut-il que les conditions environnementales permettent qu'il en soit ainsi. Cette condition était déjà présente, mais cette fois de manière explicite, dans la citation de Darwin que nous avons présentée comme l'une des rares prédictions temporelles de *L'Origine des espèces*. On se souviendra que la progression vers la perfection qu'elle décrivait requérait qu'aucun cataclysme ne vienne gâcher ces beaux lendemains, et si l'on peut douter qu'il existe des phénomènes suffisamment violents pour dépeupler la Terre dans son entièreté avant le terme qui lui est fixé par le destin de notre étoile, on conclura que ces prédictions sont en fait hypothétiques non pas pour la biosphère, mais pour telle ou telle lignée. Cette prémisse acceptée, on aura tôt fait d'affirmer que les seules prédictions qu'offre la biologie de l'évolution sont incertaines, conditionnées, ou encore probabilistes comme l'affirment avec assurance Merlin et Malaterre :

La théorie de l'évolution naturelle est une théorie stochastique : elle ne permet de faire des prédictions qu'en termes de probabilités²⁴⁵.

Si l'on peut décemment s'interroger sur la pertinence des probabilités pour anticiper des événements qui se signalent par leur unicité, il nous semble qu'il est d'emblée possible de contester leur déclaration en admettant que la théorie de l'évolution permet au moins d'émettre des prédictions catégoriques à visée projective, mais de forme négative. De fait, la théorie ne prévoit pas *logiquement* que de nouveaux organismes apparaîtront sans qu'ils n'aient de lien de parenté avec ceux du présent, elle ne prévoit pas non plus qu'un beau jour la vie perdure mais cesse de varier, et enfin que les organismes de demain n'exhiberont aucun trait ou comportement leur permettant de persister dans un environnement donné. Si l'un de

²⁴⁴ Popper 1934, p. 275. Les prédictions des mystiques et des pseudo-sciences sont également discutées dans la thèse de Jacques Michel-Bechet (2013).

²⁴⁵ Merlin et Malaterre, 2011, p. 538. Cependant, et si l'on restreignait leur affirmation à la seule sélection naturelle, il y aurait bien des raisons et des auteurs pour les soutenir. Nous pensons à Rosenberg (1985, p. 216) d'après lequel ce sont les spécificités de la sélection et l'architecture statistique de la théorie qui expliquent que l'on soit uniquement capable d'affirmer des tendances (*tendency statements*) et non des futurs certains.

ces scénarios venait à se réaliser, la théorie devrait être purement et simplement abandonnée ou complétée d'une manière que nous peinons à imaginer.

Ces prédictions catégoriques négatives définissent donc des impossibilités, soit un cadre trop large, impropre à nous guider s'il nous prenait d'y prélever des prédictions temporelles qui se révéleront intéressantes car risquées²⁴⁶. D'où il vient que les prédictions incertaines, qu'on les appelle probabilistes ou hypothétiques, doivent faire l'objet d'une étude approfondie si l'on souhaite prédire avec plus de détails l'évolution à venir. Il n'est donc pas surprenant que cette sorte de prédictions ait reçu une attention toute particulière de la part des philosophes, comme c'est le cas de Scriven :

Quoi que nous disions, il est tout à fait clair que nous ne pouvons prédire quels organismes survivront, à moins de pouvoir prédire les changements qui se produiront dans l'environnement²⁴⁷.

Il considéra d'ailleurs une prédiction hypothétique que nous allons retranscrire. Il faut se représenter des organismes capables de nager mais qui vivent actuellement dans une zone aride. Si leur milieu devait être inondé, alors ces derniers seraient non seulement en mesure de survivre, mais le feraient bien mieux que ceux qui sont dépourvus d'adaptations similaires²⁴⁸. À la lecture des lignes qui précèdent, on en viendrait presque à croire que le problème de la prédiction puisse se résumer à la satisfaction de ces deux exigences : 1. Il faut posséder une connaissance adéquate de la constitution des organismes de sorte qu'on puisse y découvrir les germes d'un ensemble de préadaptations pour de futurs environnements. 2. Il faut être capable d'anticiper les changements qui surviendront dans l'environnement. On pourrait certes dénier toute validité à cette présentation en remarquant que le premier réquisit nécessite de connaître la totalité des environnements possibles et qu'il inclut donc le second. Pourtant, nous choisissons de la conserver par commodité. La première condition porte sur les perspectives d'évolution d'un organisme, soit son évolutivité. Quant à la seconde, elle implique que l'on puisse séparer nettement un système en mouvement et l'environnement dans lequel il évolue et avec lequel il interagit.

²⁴⁶ Sur ce point, voir Lässig *et al.* 2017, p. 5. Ils considèrent qu'une bonne prédiction contient à la fois un élément de surprise et un élément de vérité. Or seules des prédictions hypothétiques réussies seraient en mesure de nous livrer ces deux éléments.

²⁴⁷ Scriven 1959, p. 478.

²⁴⁸ Ibidem. On pourra découvrir une idée similaire dans cette citation de Popper (1974a, p. 245) si l'on veut bien lire environnement à la place de « conditions favorables » et si l'on met de côté son pessimisme quant à leur prédictibilité : « [Le darwinisme] peut tout au plus prédire l'évolution de la variété sous des 'conditions favorables'. Mais il est pratiquement impossible de décrire, en termes généraux, ce que sont ces conditions favorables – on peut simplement dire qu'en leur présence, une variété de formes apparaîtra. »

Comme nous l'avons noté précédemment en discutant de la prédictibilité des systèmes ouverts, il s'agit là d'un problème qui se pose déjà dans d'autres sciences. D'autre part, c'est la définition même de l'environnement qui se révélera délicate. Dans la citation de Scriven, il était seulement question de l'environnement abiotique, ce qui implique que le biologiste doit chercher en dehors de sa théorie les ressources qui lui permettront de prédire. Mais si l'on considère l'environnement dans sa part biotique, on retrouvera le problème mentionné pour le premier réquisit : la difficulté que nous devons affronter sera décuplée, à tel point qu'elle nous semble dorénavant insurmontable.

On peut certes faire preuve d'optimisme en considérant que l'environnement abiotique, parce qu'il est réductible à un ensemble touffu de variables physico-chimiques, peut faire l'objet de prédictions assurées à l'aide de lois déterministes. Mieux encore, on regardera les constitutions et les rôles écologiques qui se répètent dans l'histoire des organismes comme des ersatz de lois. On se réjouira alors à cette perspective car le problème de la prédiction semblera en passe d'être résolu. C'est sans compter le pessimisme de Lecointre à ce sujet :

Si les processus de l'évolution sont reproductibles et permettent de faire des prédictions, c'est qu'ils suivent un certain nombre de lois et peuvent être analysés dans un cadre expérimental. Il n'en reste pas moins que les produits de ces processus dans la nature sont hautement contingents puisqu'ils ont dépendu, dépendent et dépendront d'aléas historiques des milieux. Ces produits ne sont pas analysables par les sciences nomologiques²⁴⁹.

Dans ce passage, le systématicien et rationaliste français considère qu'il y a bien des lois qui pilotent partiellement le procès évolutif, mais elles ne sauraient prendre en charge la multitude des produits contingents – c'est-à-dire singuliers – qui forment la trame distinctive de l'évolution. Grâce à cet extrait, on comprend que c'est la part historique de l'évolution, en ce qu'elle ne serait pas descriptible par les lois qui pourtant l'encadrent, qui obstrue le chemin menant à la réalisation d'un éventuel projet prédictif²⁵⁰.

Or, le caractère historique des sciences de la vie est absolument incontournable pour peu que l'on s'immisce dans la littérature des évolutionnistes. Le champ lexical de l'histoire est inlassablement convoqué pour qualifier tout à la fois la nature ou la vie, le fait de l'évolution, les organismes, et enfin la méthode des biologistes. Afin de bien faire sentir cela, nous allons produire une série de citations que le lecteur voudra bien nous pardonner. Bien

²⁴⁹ Lecointre 2011, p. 612.

²⁵⁰ Ce que ne démentirait pas Ayala (1968, p. 207) : « Cependant, dans certains domaines de la connaissance scientifique, comme ceux concernés par les questions historiques, la prédiction est considérablement restreinte par la nature même du sujet. »

qu'il reconnût la polysémie que porte en lui le mot d'évolution, André Lalande²⁵¹ veut bien en faire un synonyme du changement, dont nous verrons qu'il est l'objet même de l'histoire. Avec l'avènement de l'évolutionnisme au XIX^e siècle, l'appellation d'histoire naturelle qui fut celle d'une discipline, comme de nombreux ouvrages (e.g. Pline l'ancien [77], Buffon [1749-1804]), prit enfin tout son sens. Comme le proclame Jacob, pour qui la « flèche du temps » est en quelque sorte « l'estampille²⁵² » de la biologie, avec la révolution darwinienne « Toute la nature est devenue histoire²⁵³. » Le paléontologue américain Stephen Jay Gould compte d'ailleurs parmi les artisans les plus infatigables du rapprochement entre le mot d'évolution et celui d'histoire. Voyez comment il présente son ouvrage dédié aux étranges fossiles que renferme le schiste de Burgess : « Ce livre porte sur la nature de l'histoire²⁵⁴ ». Plus près de nous, c'est Michel Morange qui affirmera que « La vie est histoire²⁵⁵ », si bien que l'on peut remplacer le mot d'évolution par celui d'histoire²⁵⁶. Comme nous le disions, les organismes n'échappent pas à cette tendance lancinante. Dans un ouvrage mémorable, déjà vieux d'un siècle, Edward Stuart Russell qualifiait l'organisme d'entité historique²⁵⁷. D'après Williams, l'organisme doit s'étudier comme un « document historique²⁵⁸ ». À propos de la méthode que sont tenus d'employer les biologistes afin de voir leurs travaux couronnés de succès, ce même Williams considéra qu'elle repose idéalement sur trois composantes, dont l'une prescrit qu'ils expriment une attention toute particulière envers l'historicité de leurs objets²⁵⁹. Pour Sober (1984, p. 26-27), les explications en biologie doivent se comprendre comme des hypothèses historiques. Et, pour en revenir à Gould et Morange que nous avons à juste titre rapprochés, le premier crédite Darwin d'être « [l']inventeur d'une méthodologie de l'histoire²⁶⁰ », tandis que le second souhaite que les biologistes s'inspirent davantage de la méthode des historiens²⁶¹.

²⁵¹ Lalande 1930, p. 5.

²⁵² Le mot entre guillemets et le précédent sont tous les deux tirés de Jacob 1981, p. 96.

²⁵³ Jacob 1970, p. 197.

²⁵⁴ Gould 1989, p. 50. Voir aussi p. 307.

²⁵⁵ Morange 2011b, p. 12.

²⁵⁶ Ibidem, p. 174

²⁵⁷ Russell 1916. Voir le chapitre XVII, p. 302-313.

²⁵⁸ Williams 1992, p. 72 et au-delà. En outre, de nombreux auteurs qualifient les parties des organismes, et notamment les adaptations de produits historiques (e.g. Richards 1992a).

²⁵⁹ Ibidem, p. 3. Les autres éléments sont le mécanisme, par opposition au vitalisme, et la sélection naturelle.

²⁶⁰ Gould 2002, p. 142.

²⁶¹ Voir Morange (2011b, p. 133-136), où il considère qu'il est néfaste de produire des modèles qui nient l'historicité des êtres vivants ; p. 165 et au-delà, où il demande que l'on étudie, voire transpose, la méthode des historiens et notamment celle de l'École des Annales à laquelle appartiennent Bloch et Febvre. Aussi, Morange (2005, p. 216) se montrera tout particulièrement attentif à la proposition de Braudel suivant laquelle il convient d'articuler les temps et les rythmes de l'histoire. Nous aurons l'occasion de revenir au chapitre IX sur cette

Nous venons de parcourir cette fois-ci plus d'un siècle de littérature célébrant l'alliance de l'histoire et de la biologie. Et si personne ne parle pour s'opposer à cette union, il semble que les disciples de Hempel pourront tout de même en contester les fruits. En effet, il leur paraîtra discutable de prétexter du caractère historique des sciences de l'évolution pour rendre compte de leur non-conformité à la thèse de l'identité. Guidés par leur flair, ils traqueront chez ceux que nous avons précédemment cités des déclarations ambiguës, voire franchement contradictoires. Si le lecteur veut bien se souvenir de la dernière citation que nous avons empruntée à Guillaume Lecointre, et s'il nous pardonne d'anticiper sur notre traitement des thèses de Gould, il remarquera dans les lignes qui vont suivre une antinomie qu'un partisan de la symétrie ne manquerait pas de décrier :

Dans la mesure où ces états antécédents sont, par eux-mêmes, des détails historiques, non les produits nécessaires de certaines lois, et dans la mesure où des configurations successives peuvent s'enchaîner en série dans d'innombrables directions, [...] on considère que ces résultats successifs sont théoriquement imprédictibles [...], bien que, cependant, ils soient complètement explicables une fois réalisés, au moins en théorie, en tant qu'expression d'une unique possibilité parmi d'autres innombrables qui ne se sont pas réalisées²⁶².

Ainsi donc, l'explication complète des états d'une séquence donnée de l'évolution serait « en théorie » possible après coup, mais ces états seraient « théoriquement imprédictibles » avant cela. Un hémpeélien conséquent notera l'opposition entre la symétrie d'une complétude virtuelle pour ces deux actes et l'asymétrie dans leur réalisation effective : la prédiction totale étant proscrite, ce qui n'est pas le cas pour l'explication. La convertibilité prévue par le modèle déductif-nomologique est de ce fait annulée. Mais comment l'expliquer ? N'est-il pas permis *théoriquement* de posséder toutes les informations servant à l'explication complète d'un phénomène avant qu'il ne se produise alors qu'il est justement la conséquence « d'états antécédents » contingents et de lois qui le précèdent – et qui peuvent donc être connus avant qu'il ne se produise – comme le reconnaissent Gould et Lecointre ? En partant de là, on peut soutenir de manière légitime que la *narration complète* à visée explicative d'un phénomène historique est en fait compatible avec la thèse de la symétrie. C'est ce que semble nous avouer Mayr – dont la sympathie envers les positions de Scriven est notoire – dans une note que l'ornithologue nous laisse dénicher à la fin de son *Histoire de la biologie* :

On pourrait envisager de disséquer un récit historique en de nombreuses étapes discrètes, chacune d'entre elles étant affectée d'une constellation de conditions et de lois propres qui permettent d'expliquer sa probabilité. Cependant, il ne serait guère facile de mettre en

approche que nous comptons également suivre. Enfin, ce privilège accordé à l'approche historique est tout à fait lisible dans la thèse d'un doctorant qu'il a co-dirigé avec Philippe Huneman, cf. Lechermeier 2015, p. 121.

²⁶² Gould 2002, p. 1866.

œuvre une telle analyse, étant donné le grand nombre d'étapes et de facteurs auquel on aurait affaire²⁶³.

Le défi de la prédictibilité de l'évolution se résumerait-il à une basse affaire de complexité ? Si c'est le cas, on aurait tort d'invoquer à cet effet la dimension historique de la biologie. Mais peut-être s'agit-il du caractère hybride des sciences historiques, en ce qu'il nécessite d'articuler pour la prédiction et l'explication des lois et des faits uniques ? Cette dualité, qui a été remarquée par de nombreux commentateurs²⁶⁴, appelle des questions subsidiaires : en quoi distingue-t-elle la biologie des autres sciences historiques ? S'agit-il simplement d'une différence de degré ? Doit-on simplement admettre que plus une science fait appel à des lois ou des mécanismes, et plus ses objets sont prédictibles²⁶⁵ ? Toutes ces interrogations exigent que nous produisions une analyse épistémologique des sciences historiques, ce à quoi nous nous emploierons au chapitre suivant.

Précédemment, nous avons tenté de rendre compte du statut d'exception présenté par les sciences de l'évolution en exposant la faible nomicité et la complexité des sciences historiques, mais aussi le problème que posait la complétude des explications. Or, ce sont là des difficultés que le discours causal en biologie de l'évolution est forcé de dupliquer. Nous en voulons pour preuve cette citation de Scriven :

Pour aller plus loin, il n'est sans doute pas possible de lister toutes les causes connues d'un événement évolutif comme l'extinction d'espèces ; mais nous n'en avons pas besoin, tant que nous pouvons les reconnaître avec une certaine fiabilité. Lorsqu'ils sont présents, nous pouvons toujours identifier les causes des événements après qu'ils s'étaient produits, sans commettre le sophisme du *post hoc ergo propter hoc*, que l'exigence de prévisibilité en principe était censée éviter²⁶⁶.

Il convient de noter qu'Ernst Mayr (1961 ; 1982) fait une référence explicite à cette thèse de Scriven et semble présenter les mêmes ambiguïtés. Il considère que le concept de causalité revêt une double dimension, explicative et prédictive, nous présente une longue liste de causes en biologie (causes génétiques, écologiques, proximales, ultimes²⁶⁷, etc.), pour enfin déclarer que la causalité des biologistes est tout de même fort différente de celle utilisée par les spécialistes de la mécanique²⁶⁸. En effet, il conçoit que les causes pertinentes en biologie

²⁶³ Mayr 1982, p. 806, il s'agit de la note 9.

²⁶⁴ Cf. notamment Gayon 2005a, p. 10-11 de la version d'auteur ; voir aussi Pigliucci 2002.

²⁶⁵ C'est notamment ce que considère Morange (2005, p. 71) quand il admet que l'histoire biologique se distingue de l'histoire humaine par la présence à un degré supérieur de régularités : « Même si toute histoire est un mélange inextricable de 'contingences pures' et de contraintes, la nature et la part des deux ne sont pas les mêmes en histoire évolutive et en histoire humaine. »

²⁶⁶ Scriven 1959, p. 480.

²⁶⁷ La dichotomie sur les causes proximales et ultimes nous vient de John R. Baker 1938, p. 162.

²⁶⁸ Voir le point 1 de la conclusion de Mayr 1961, p. 1506. La causalité des biologistes serait très éloignée (*a far cry*) de celle que manient les physiciens et en l'occurrence des spécialistes de la mécanique.

sont si nombreuses et intriquées qu'elles ne seront sans doute jamais entièrement connues au point de contrarier l'idéal de complétude explicative promu par Gould :

Les explications de tous les phénomènes biologiques, sauf les plus simples, consistent généralement en des ensembles de causes²⁶⁹. Cela est particulièrement vrai pour les phénomènes biologiques qui ne peuvent être compris que si leur histoire évolutive est également considérée. Chaque ensemble est comparable à une longue équation qui contient entre parenthèses beaucoup de choses non analysées et qui ne seront probablement jamais analysées complètement²⁷⁰.

Cependant, l'on pourra tenir exactement la même analyse dans les disciplines que nous avons discutées comme la géologie, la psychologie, ou encore les sciences médicales. Il est donc plus opportun de se demander comment la pluralité de formes que prend la causalité en biologie gêne l'expression de son potentiel prédictif. En suivant ce chemin, nous retrouverons une grille d'analyse qui s'est avérée utile pour saisir la non-convertibilité effective des explications en prédictions. Elle se rapporte à l'opposition entre deux écoles épistémologiques qui semblaient en apparence irréconciliables, dont l'une portait au pinacle la causalité et l'autre faisait de même pour la corrélation. Cette ligne de partage structure la littérature évolutionniste depuis ses balbutiements au XIX^e siècle jusqu'à son développement actuel, en ce qu'il est marqué par d'interminables débats sur la nature causale de la sélection ou de la *fitness*, ainsi que la valeur prédictive²⁷¹ des corrélations que l'on découvre par le séquençage de masse entre des séries de nucléotides et des caractères particuliers²⁷². Mais revenons à l'enfance de la théorie. La sélection naturelle est d'emblée parée d'une qualification portant une signification historique forte, puisqu'elle nous est présentée par Darwin comme la *vera causa* (vraie cause) de l'évolution biologique²⁷³. Si cette appréciation était partagée par les darwiniens de la première heure, elle a pourtant été négligée pour des raisons philosophiques et méthodologiques profondes par un groupe de savants persuadés de la réalité du fait de l'évolution, comme de l'existence de la sélection – quoiqu'ils ne lui prêtassent pas tous la

²⁶⁹ Ce point est tout fait saillant dans une métaphore que l'on retrouve chez Erwin et Morange pour signifier qu'un ensemble de causes explique un phénomène particulier : il s'agit de la référence au *Crime de l'Orient Express* d'Agatha Christie. On la retrouve chez le premier (Erwin 1993 ; 2006, p. 11) qui l'applique à l'étiologie des extinctions de masse, tandis que Morange (2005, p. 153) l'utilise pour parler de la sénescence.

²⁷⁰ Mayr 1961, p. 1506.

²⁷¹ C'est le cas des *polygenic scores* (PGS).

²⁷² C'est le cas des *genome wide association studies* (GWAS).

²⁷³ On retrouve cette expression dans une lettre datée du 9 février 1860 et adressée à Bunbury, comme le rappellent Ruse et Travis, 2009, p. 917. Sur la signification de ce terme, voir Hodge 1987, p. 236-237 ; Ruse 1975, p. 175. Cependant, il convient de noter que Darwin ne qualifie pas ainsi la sélection naturelle – bien qu'il la présente comme une vraie cause du procès évolutif – dans ces trois plus grands ouvrages, à savoir *La filiation de l'Homme, De la variation de animaux et des plantes à l'état domestique*, et enfin *L'origine des espèces*. Dans *L'origine*, l'expression *vera causa* vint qualifier tantôt la communauté de descendance (p. 159), mais aussi la variation (p. 423). Enfin, même les auteurs qui ne soutiennent pas les vues de Darwin quant à l'étendue de son pouvoir, la reconnaissent tout de même en tant que *vera causa*. E.g. Cope 1887, p. 225 ; Smuts 1926, p. 197.

même importance. Il s'agit des biométriciens parmi lesquels figurent des savants d'exception comme Galton, Pearson, et Weldon. Ils ont pour dénominateur commun d'avoir élaboré des outils et des études statistiques qui serviront en dehors du champ de la biologie et de souscrire à une philosophie de la science rétive à l'analyse causale et aux hypothèses de ce type, mais favorable à la mise en évidence de corrélations précises. Peu leur importaient les circonstances écologiques des organismes qu'ils étudiaient, tant qu'ils pouvaient décrire leur variation par des paramètres statistiques appropriés, comme ce fut le cas de Weldon (1893) pour son étude sur le crabe enragé. Ces deux dernières considérations sont tout à fait prégnantes dans l'étude magistrale que produisit Jean Gayon à leur sujet et qui amena l'épistémologue français à reconnaître les limitations de ce courant comme inhérentes à leur cécité assumée devant la dimension causale de l'activité scientifique et « l'intransigeance de leur épistémologie phénoménaliste²⁷⁴ ». Il n'est donc pas étonnant d'apprendre que Pearson était un fervent lecteur d'Auguste Comte²⁷⁵. Ainsi, le processus sélectif qu'envisagent les biométriciens serait de fait prédictif, conformément à la conception qui identifie la prédiction à la corrélation, mais ne pourrait être saisi comme explicatif dans le sens que privilégierait naturellement l'écologue ou le profane. Toutefois, cette manière d'appréhender la sélection ne devait pas disparaître avec l'école qui l'a engendrée. On la retrouvera dans de nombreuses publications récentes. Par exemple, Fitch et ses collègues (2000) cherchent à établir des prédictions sur l'évolution du virus de la grippe en établissant des inférences sur la base d'une sélection qui serait prédictive mais non explicative au niveau moléculaire, quand bien même elle pourrait toujours guider les chercheurs dans leur quête d'explications causales :

Un test de prédiction réussi implique que le changement de l'acide aminé codé par les 18 codons sélectionnés positivement était adaptatif, mais il ne nous dit pas pourquoi ces mutations étaient sélectivement avantageuses²⁷⁶.

Cependant, il est plus courant de rencontrer dans la littérature une sélection naturelle qui s'avère à la fois explicative et prédictive, et cela est d'autant plus vrai lorsqu'elle semble piloter sans partage l'évolution d'une population donnée. Au contraire, le concept de *fitness*, que nous recevons le plus souvent comme un indicateur du degré d'adaptation d'une entité biologique dans un environnement donné, semble présenter des rapports plus contrariés avec la thèse de la symétrie, ce que nous explorerons davantage au chapitre V.

²⁷⁴ Gayon 1992, p. 254. Comme nous l'avons suggéré *sans emphase* avec l'adjectif magistral, le chapitre VII de *Darwin et l'après-Darwin* restitue le moment de la biométrie avec une virtuosité peu commune. Il est donc indiqué pour tous ceux qui souhaitent une introduction à l'histoire de ce mouvement ainsi qu'aux convictions épistémologiques de ses principaux animateurs.

²⁷⁵ Cf. Hodge 1987, p. 266.

²⁷⁶ Fitch *et al.* 2000, p. 185.

Nous sommes désormais en mesure de conclure cette section qui se donnait pour objectif d'établir quelques sources d'imprédictibilités dans diverses sciences afin d'éclairer leur non-conformité à la thèse de la symétrie. Mary Williams (1973, p. 533) considérait que nos difficultés à prédire l'évolution pouvaient s'expliquer en raison de la perspective que nous adoptons par défaut sur le vivant puisqu'on l'approche préférentiellement par des échelles qui ne lui sont pas adaptées. Ainsi, nous manquons d'appréhender les caractéristiques des populations et du temps long de l'évolution. On retrouvera une idée similaire chez Toulmin (1961, p. 26) qui considère que la « vie humaine est trop courte et l'évolution biologique trop lente » et Wilson lorsqu'il justifie les limitations de notre appareil prédictif par une hypothèse sélectionniste. Il a été raffiné pour prédire des changements qui surviendront à court terme, ce qui va se produire dans un mois, un an, ou la vie de nos enfants :

Le cerveau humain a évidemment évolué pour ne s'engager émotionnellement qu'envers une petite parcelle de la Terre, envers un groupe limité de personnes comprenant notamment nos parents et deux ou trois générations dans le futur. Ne regarder ni loin dans l'espace, ni loin dans le temps est élémentaire au sens darwinien. [...] cela fait partie intégrante de notre patrimoine paléolithique²⁷⁷.

Ce sont là des arguments pertinents en ce qu'ils éclairent l'origine de notre myopie prédictive. Mais on s'autorisera à les négliger pour le problème qui nous embarrasse. En effet, l'Homme a construit des appareils prédictifs qui complètent et dépassent celui que nous a légués notre vieille nature. Ce sont les théories scientifiques. Grâce à ces outils que nous avons polis au fil des générations comme nos ancêtres s'occupaient de le faire pour la pierre, l'humanité peut porter son regard sur le destin des étoiles qu'elle pensait luire à jamais dans le ciel.

Or, ces théories, nous l'avons vu, présentent de nombreuses difficultés qui brident le potentiel d'anticipation qu'elles pourraient un beau jour libérer. Il s'agissait de la complexité, de la difficulté à obtenir avec la précision suffisante toutes les informations nécessaires à la prédiction, des particularités des systèmes ouverts, du manque ou de l'absence de lois relativement simples et déterministes, etc. Tous ces obstacles, nous les retrouvons dans la théorie de l'évolution. Devant ce constat, on pourra se demander avec Mayr s'il ne s'agit pas tout bonnement d'une différence de degré qui distinguerait la biologie de ses homologues :

À ce stade, on peut se poser la question de savoir si la prévisibilité en mécanique classique et l'imprévisibilité en biologie sont dues à une différence de degré ou de nature. Il y a beaucoup de raisons qui nous suggèrent que la différence n'est, dans une large mesure, qu'une question de degré²⁷⁸.

²⁷⁷ Wilson 2002, p. 40.

²⁷⁸ Mayr 1961, p. 1506.

Et si l'on en croit ce même auteur, de quelques années plus âgé, c'est effectivement la complexité du procès évolutif qui rapproche cette discipline d'une autre dans laquelle les prévisions sont à la fois cruciales et délicates :

Une croyance en des lois universelles et déterministes implique une croyance en une prédiction absolue. La capacité de prédire était donc le test classique de la qualité d'une explication en physique. En biologie, le pluralisme des causalités et des solutions rend la prédiction probabiliste, si elle est possible. La prédiction au sens vernaculaire, c'est-à-dire la prédiction d'événements futurs, est aussi précaire en biologie qu'en météorologie et autres sciences physiques traitant de systèmes complexes²⁷⁹.

Il n'y aurait donc pas lieu de conférer aux sciences de l'évolution un statut d'exception face à la thèse de la symétrie, tout comme le faisait Scriven, ainsi que d'autres auteurs. C'est ce que considère un philosophe des sciences polonais qui s'est révélé être un soutien critique aux thèses de Hempel²⁸⁰. Nous lui donnons la parole pour qu'il donne la réplique à Ernst Mayr :

Il existe, en effet, des difficultés diverses et essentielles dans la prévision des événements futurs en sciences biologiques. Elles sont principalement causées par des situations cognitives particulières auxquelles les biologistes sont confrontés, et ne s'expliquent pas simplement par le développement retardé des théories biologiques. Cependant, puisque ces situations cognitives ne se limitent pas exclusivement aux sciences traitant du vivant (on en trouve beaucoup, par exemple, en météorologie) et que les difficultés de prévision qui en découlent, pour réelles qu'elles soient, sont (contrairement à celles de la mécanique quantique) de nature technique plutôt que théorique de base, la prévalence de ces situations au sein des sciences discutées ne constitue pas une raison suffisante pour accepter l'affirmation selon laquelle, pour ces motifs, un statut logique particulier parmi les sciences naturelles devrait être attribué aux théories biologiques²⁸¹.

Ainsi, ce ne serait pas en raison des spécificités de la biologie de l'évolution ou encore d'un retard de son développement vis-à-vis des sciences qui la précèdent et donc la devancent dans la course à la prédiction que l'on pourrait expliquer ses carences en matière de prévisions. Suivant cette analyse, il conviendrait de se concentrer prioritairement sur des problèmes transversaux, qu'ils soient d'origine cognitive ou qu'ils soient simplement l'expression de difficultés analogues rencontrées dans plusieurs disciplines, mais c'est là une option que nous avons choisi de critiquer. Premièrement, on ne peut faire totalement l'impasse sur l'hypothèse d'un retard de développement de la biologie. Il est même raisonnable d'estimer qu'une discipline immature ne puisse déployer tout l'appareil prédictif que l'on découvrirait chez des sciences plus anciennes, ce qui ne revient pas à concevoir une sorte d'orthogénèse pour les théories scientifiques. On peut d'ailleurs s'interroger sur le caractère proprement téléologique

²⁷⁹ Mayr 1988, p. 19-20.

²⁸⁰ Kochanski 1973, voir p. 33-34. Il considère que Hempel parle de prédictions au sens large, ce qui est source de méprises. Toutefois, il reconnaît que la situation de la biologie en tant que science historique n'est pas unique vu que le problème de la non-répétabilité se pose dans d'autres sciences (Ibidem, p. 42). Une même remarque peut être faite sur la complexité de la biologie et la prédiction dans les systèmes ouverts (cf. p. 44 et 49).

²⁸¹ Ibidem, p. 50.

d'une telle interprétation, suivant laquelle le stade prédictif s'annonce comme l'*imago* dans la série de métamorphoses qui composent l'histoire d'un champ d'étude particulier, ce qui ne va sans d'immenses difficultés. Néanmoins, un hempélien sera tenté d'admettre qu'au fil de ses raffinements successifs une théorie doit acquérir inéluctablement les outils conceptuels lui permettant de progresser dans ce sens. C'est justement cette ligne que nous suivons et que nous explorerons en largeur au chapitre VI, quand nous discuterons de l'expansion de la Synthèse Moderne et des nouvelles connaissances qui viennent continuellement s'y greffer et dans lesquelles nous percevons les éléments qui permettront d'embrayer le tournant prédictif que devinent Lässig et ses collègues :

La face de la biologie de l'évolution est en train de changer : passant de la seule reconstruction et de l'analyse du passé à la prédiction des futurs processus évolutifs. Les développements récents s'appuient sur la prédiction de modèles reproductibles dans des expériences d'évolution parallèle, la prévision de l'avenir de populations individuelles à l'aide de données de leur passé et la manipulation contrôlée de la dynamique évolutive²⁸².

Mais revenons à Kochanski et son diagnostic sur les problèmes cognitifs, et plus largement transversaux, car nous partageons son sentiment quant à leur importance. Cette concession faite, nous devons une fois encore nous départir de ses conclusions. Comme nous l'avons entrevu en discutant des prédictions hypothétiques, la biologie s'inscrit dans une relation de *dépendance* vis-à-vis des performances prédictives des autres sciences pour ce qui est de la réalisation de son propre projet prédictif. Cela étant dit, il faut à présent reconnaître que la problématique que nous venons d'annoncer ne se réduira pas à la résolution d'une série de difficultés de « nature technique ». Le problème est d'ordre théorique justement en raison de la dépendance que nous venons d'évoquer. Selon une formule célèbre de Simpson (1963, p. 88), la biologie est « cette science qui se tient au centre de toutes les sciences » comme peut l'être l'araignée sur sa toile. Si nous devons fatalement discuter les implications ultimes de cette affirmation audacieuse, nous pouvons ici concevoir qu'elle s'applique bien au problème que nous avons en vue. Enfin, il nous semble que la critique de Kochanski élude de nouveau les apories d'ordre théorique en négligeant de confronter, avec toute l'application qui conviendrait, la sélection aux conceptions hempéliennes. Elle est cette singularité des sciences de la vie qui porte en elle un polymorphisme paradoxal. Nous l'avons dit : elle peut se conformer au modèle hempélien, comme elle peut manifestement lui échapper. Il faut donc la reformuler afin de lever cette difficulté et améliorer les relations qu'entretient la biologie avec les autres sciences puisqu'elles contraignent nos perspectives en matière de prédiction.

²⁸² Lässig *et al.* 2017, p. 1. Voir aussi Lässig 2016 où il exprime en substance et de manière plus condensée des idées ressemblant à celles que l'on trouvera exposées dans l'article susmentionné.

1.4. Des arguments pour défendre la thèse de la symétrie

Nous arrivons au terme de ce long chapitre à valeur introductive. En effet, il nous aura permis d'établir les fondations conceptuelles sur lesquelles nous développerons les analyses qui vont se succéder, mais aussi de flécher les étapes cruciales que nous allons devoir traverser pour progresser dans notre enquête. Tout cela aura été rendu possible par notre stratégie qui consistait, comme nous l'avons suggéré dans l'introduction de ce chapitre, à procéder de manière analogue au développement d'un film photographique au terme duquel on obtient l'image souhaitée à partir de son négatif. Mais ici l'ordre des symboles a été renversé²⁸³, car la situation idéale que représente une théorie liant de manière harmonieuse la prédiction et l'explication nous aura servi de film négatif à partir duquel nous avons tenté de révéler et fixer une représentation des théories scientifiques sur laquelle on pouvait nettement distinguer les points de disjonction entre ces deux éléments.

Or, cet idéal nous l'avons quelque peu écorné en le surexposant à un véritable tir de barrage pour lequel nous avons mobilisé une batterie de critiques. Cela dit, nous n'entendons pas le réduire à un simple marchepied que l'on en viendrait à délaissier une fois son rôle accompli. Nous ne le résumons pas davantage à n'être qu'une boussole infallible pour l'épistémologie, en ce qu'elle fixerait un cap que certains jugeront inatteignable, mais qui aurait au moins le mérite de guider les savants par les valeurs épistémiques qu'elle incarne symboliquement. La conception de Hempel mérite donc d'être défendue et nous nous y emploierons avec la série d'arguments que nous allons dévoiler.

En premier lieu, il convient de ne pas se limiter à plaider son bien-fondé devant un jury composé uniquement d'épistémologues. Il faut donc signaler son attrait au plus grand nombre. Pour ce faire, nous dirions que la thèse de la symétrie est intuitive : comprendre une situation donnée du quotidien signifie bien souvent qu'on aurait pu la prédire si l'on avait possédé en amont les mêmes connaissances qui nous permettent de l'expliquer en aval. C'est ce que véhicule parfaitement Boutroux avec la formule suivante : « Mieux on connaît un homme, plus sûrement, d'ordinaire, l'on explique et l'on prévoit sa conduite²⁸⁴. » Bien entendu, nous pourrions ici remplacer l'homme par l'animal, l'animal par la machine, la machine par la nature inanimée et tout le monde saisira la vérité de ce propos. Parce que les personnes

²⁸³ Nous empruntons cette expression à Jean Gayon (1992, p. 361) qui l'utilisa pour comparer la métaphore des pics adaptatifs avec la représentation classique d'un champ gravitationnel.

²⁸⁴ Boutroux 1874, p. 113.

lambda et les épistémologues se plaisent – parfois à tort, parfois à raison – à découvrir dans les résultats des neurosciences un soutien pour leurs intuitions et leurs hypothèses, nous ne dérogerons pas à cette règle au risque d’être démenti par des découvertes ultérieures. À ce propos, les auteurs d’une étude abondamment citée, visant à identifier les aires cérébrales et les processus neurologiques qui constitueraient le « cerveau prédictif », déclarèrent que :

... il n’y a pas de cadre servant à la rétrospection ou à la postdiction unifié qui puisse être opposé avec ceux servant de cadres prédictifs. Et, bien que les mécanismes prédictifs et postdictifs suggérés représentent des phénomènes mutuellement opposés, il est prouvé que les deux types de processus peuvent coexister dans certaines conditions²⁸⁵ [...].

Il semble donc que la proximité entre la prédiction et l’explication s’inscrive dans notre architecture cérébrale au vu de l’identité des ressources neurales qu’elles mobilisent, mais cela ne doit pas nous conduire à penser naïvement que la conception de Hempel ne fait que traduire sur le plan théorique ce que l’on trouverait en examinant le contenu d’un crâne.

Si nous devons défendre les thèses de Hempel devant un parterre de philosophes, nous procéderions par accumulation, tout comme nous l’avons fait en présentant la liste de ses critiques, afin qu’ils puissent peser la somme de ses points forts comme ils en ont eu l’occasion pour ses points faibles, et qu’ils jugent si les premiers l’emportent sur les seconds.

On peut donc défendre les thèses de Hempel :

- En rappelant qu’elles ont profondément structuré les discussions de philosophes, et que la somme considérable d’articles, livres et communications qu’elle a générée, tant en sa faveur qu’en sa défaveur, nous confirme son importance.
- En remarquant, comme nous l’avons fait en l’introduisant, qu’elle relie dans un ensemble cohérent des notions cardinales pour l’épistémologie, à savoir la certitude et la déduction, les lois, l’explication et la prédiction.
- En dévoilant l’étendue de son domaine d’applicabilité qui couvre toutes les sciences où l’on peut mettre en évidence des régularités et dont les objets sont soumis à la temporalité, ce qui exclut la logique et les mathématiques comme nous l’avons déjà précisé.
- En notant qu’elles véhiculent un idéal de certitude et de rigueur, qui sont des valeurs épistémiques incontestables, du fait qu’elles s’appuient sur le raisonnement déductif.

²⁸⁵ Bubic *et al.* 2010, p. 2. Cependant, il faut confesser que les auteurs soutiennent la notion de cerveau prédictif (cf. p. 11). Tout ce que nous voulions suggérer repose sur l’idée que les mêmes ressources sont mobilisées dans les deux actes et que cela résonne fortement avec les conceptions hempéliennes. Aussi, les auteurs remarquent que le système de prédiction du cerveau serait structuré de sorte qu’il permette d’anticiper les conséquences des actions motrices, et serait limité au temps court (Ibidem, p. 9).

- En indiquant que des philosophes sont amenés naturellement à les concevoir, alors même qu'ils n'ont jamais lu Hempel, comme c'est le cas de Meyerson : « En effet, ce que vise l'explication en premier lieu, c'est la déduction du phénomène en partant de ses antécédents, dont il devra constituer la conséquence logique²⁸⁶ ».
- En reconnaissant qu'en dépit de la proximité de son auteur avec le positivisme du Cercle de Vienne, son modèle est compatible avec une explication causale des phénomènes.
- En remarquant qu'elles sont toujours mobilisées par des philosophes et des scientifiques, parfois sous des noms différents. Aussi, quand on pense des modèles alternatifs, on les ajoute à celui de Hempel plus qu'on ne le remplace par ces derniers. Nous en voulons pour preuve la juxtaposition des « prédictions-explicatives » à des « prédictions-anticipatoires » chez Mouquet et collègues²⁸⁷, ou encore les « prédictions-corroborantes » et les « prédictions-anticipatoires » chez Maris et ses collaborateurs²⁸⁸.
- En observant que pour de nombreux de savants, scientifiques et philosophes, une théorie scientifique digne de ce nom doit présenter un pouvoir explicatif et un pouvoir prédictif²⁸⁹. C'est ainsi qu'une récente définition des théories scientifiques intègre la prédiction et l'explication comme autant de pouvoirs régaliens :

C'est donc en représentant les phénomènes d'une certaine manière – c'est-à-dire au moyen d'hypothèses mettant en jeu certains concepts – qu'une théorie permet de les prédire et de les expliquer. De cette définition sommaire et consensuelle se dégage le présupposé principal de ma thèse : une théorie est à la fois un outil de représentation et un outil d'inférence ou de calcul²⁹⁰.

- En découvrant, suivant les deux derniers points que nous venons de mentionner, que les penseurs qui s'évertuent à les critiquer ne les réfutent jamais en totalité et cherchent plutôt à

²⁸⁶ Meyerson 1921, p. vii. Voir aussi certaines formules qu'il emploie au chapitre III de ce même ouvrage.

²⁸⁷ Mouquet *et al.* 2015

²⁸⁸ Maris *et al.* 2017, p. 2-4 de la version consultable en ligne. Par corroborant, il faut comprendre corroborant une théorie et ses lois. Aussi, dans leur présentation de leur conception propensionniste de la *fitness*, Mills et Beatty (1979) s'appuient explicitement sur le modèle I-S afin de laisser un pouvoir prédictif et explicatif à ce concept, mais c'est à notre sens une stratégie discutabile (cf. 5.4).

²⁸⁹ Walsh *et al.* (2002, p. 460) considèrent que la théorie de l'évolution doit expliquer et prédire les changements de fréquences des traits héréditaires. Mac Gill et Nekola (2010, p. 597) pensent qu'un bon mécanisme en écologie doit être explicatif et prédictif. Aussi, ils font de ces activités le but de la science (ibidem, p. 601). Pour Einstein, Podolsky, et Rosen (1935, p. 777) une théorie physique doit pouvoir prédire et représenter le comportement des entités, et ce afin d'être qualifiée de complète. Pour Rosenberg (1994, p. 133), les scientifiques ne veulent pas simplement construire des modèles, ils veulent augmenter le pouvoir explicatif et prédictif de leur théorie.

²⁹⁰ Vorms 2009, p. 2.

les amender. C'est le cas de Toulmin avec sa thèse prédictiviste révisée ; de Williams, de Rescher avec sa théorie de l'harmonie, d'Aligica, ou de Troitzsch et Leconte²⁹¹.

- En mettant de côté le problème que posent les corrélations non explicatives, on observera que les savants acceptent volontiers l'une des prémisses centrales du modèle de Hempel, à savoir que les *explanantia* peuvent servir indifféremment à la prédiction et à l'explication²⁹².
- En montrant qu'une discipline qui affine la connaissance de son objet et profite de données plus précises, finit par accroître la portée et la qualité de ses prévisions²⁹³.

Ce chapitre étant terminé, nous en ressortons avec notre conviction initiale renforcée. La convertibilité des ressources explicatives en ressources prédictives – que nous tenons pour le cœur de la théorie hempélienne – justifie que l'on extraie intelligemment de la théorie de l'évolution les éléments qui soutiendront notre ambition prédictive.

²⁹¹ Pour Toulmin (1961, p. 27), tout ce que peut expliquer une théorie ne doit pas être prédit avec précision, ce qu'il rapporte à sa « thèse révisée » de la symétrie [qui] identifie « donc le pouvoir explicatif d'une théorie avec son "succès prédictif" dans un nouveau sens : cela englobe désormais la capacité d'inférer l'occurrence de tout événement en question, qu'il soit déjà arrivé, qu'il se produise maintenant, ou qu'il soit en train de se produire, ou encore qu'il se produise dans l'avenir. » Aligica reconnaît que dans un monde où l'on disposerait d'informations parfaites, on pourrait en théorie prédire et expliquer avec la même facilité, et c'est ce que considère Hempel, mais également Williams (1973, p. 531). Quant à Rescher (1998, p. 17), il rejette l'instrumentalisme prédictif. Il conçoit qu'en l'occurrence le succès prédictif n'est pas suffisant, et qu'il faut lui adjoindre des justifications ; la prédictivité d'une théorie étant reçue comme un gage du pouvoir explicatif de la théorie. Aussi, il considère qu'il convient de lier les prédictions et les explications, soutient une thèse de l'harmonie entre prédictions et explications que nous allons brièvement présenter (Ibidem, p. 162-163 et 167-169). Il rejette la thèse de l'identité pour des raisons fonctionnelles et d'asymétrie temporelle. En somme, il soutient une forme atténuée de la thèse de la symétrie, soit la thèse de l'harmonie ou complémentarité (Ibidem, p. 162) : ces deux activités sont intimement connectées, mais asymétrique (Ibidem, p. 161-162). Elles ont des « rôles symbiotiques » et se « supportent mutuellement » (Ibidem, p. 167 ; Guillán Dopico 2015, p. 134-135). Une théorie véritablement explicative sera prédictive alors que l'inverse n'est pas vrai, et du reste, les théories explicatives mais non prédictives sont qualifiées de « déficientes, stériles », ce qu'il faut relier à son rejet de l'instrumentalisme prédictif (Rescher 1998, p. 167-168). Sur les conceptions de Rescher, voir la thèse de Guillán Dopico 2015, p. 131. Elle comprend que pour lui une prédiction doit être plus crédible que ses alternatives, il faut donc pouvoir l'expliquer (Ibidem, p. 134-135). Voir enfin Weinert (1999) pour un compte-rendu court et critique des conceptions de Rescher. Aligica (2003, p. 1039-1040) reconnaît que les domaines respectifs de l'explication et la prédiction présentent plus de ressemblances que de différences. Pour sa part, Troitzsch (2009) produit une défense de la thèse de la symétrie, en ce qu'elle lui semble tenir d'un point de vue logique, mais reconnaît que la convertibilité des prédictions en explications est parfois plus difficile que l'inverse. Il prend alors exemple de l'histoire de l'astronomie. Aussi, il perçoit que la définition d'une explication adéquate est toujours vague et susceptible d'engager une dissociation avec celle de la prédiction. Enfin, Leconte (2017, p. 121 et 527) défend l'idée que de explications engendrent de prédictions, c'est la « symétrie heuristique ».

²⁹² C'est le cas de Scriven (1962, p. 67) qui accuse Hempel de confondre les fondations (*grounds*) de l'explication et de la prédiction avec ces deux activités, mais qui laisse entendre à demi-mot que ces catégories se recouvrent. En outre, pour Rescher (1998, p. 161), des éléments qui servent à l'explication dans une théorie peuvent aussi servir à la prédiction (cf. les *predictive imports*). Ce point est examiné par Guillán Dopico dans sa thèse consacrée au problème de la prédiction chez Rescher. Elle discute notamment le cas de la théorie de l'évolution. Cf. Guillán Dopico 2015, p. 111, 169n et 266. Enfin, Jeffares (2007, p. 475) considère que ce sont les mêmes « outils » (*tools*) qui sont requis pour faire des prédictions et des explications.

²⁹³ C'est bien le cas en météorologie. Pour s'en convaincre, le lecteur pourra notamment consulter le tableau de l'amélioration historique des prédictions dans cette science que l'on trouve chez Bonnet et Woltjer 2008, p. 369.

Chapitre II

Épistémologie des sciences historiques :

La contingence, le déterminisme et la thèse de la symétrie

Introduction de ce chapitre

Il faut se rendre à l'évidence. S'il existe une multitude de failles qui viennent lézarder la façade des thèses hempéliennes, il nous semble que les attaques répétées des biologistes, lorsqu'elles nous demandaient de considérer le caractère historique de leur discipline, ont laissé des entailles qui comptent parmi les moins profondes. À leur lecture s'est éveillée une intuition : le type d'explication qui caractérise en grande partie la biologie de l'évolution, et prendrait la forme idéale d'une *narration complète* des événements, serait en fait conciliable avec la thèse de la symétrie. Cependant, nous devons reconnaître que cette forme de discours, intégrant des énoncés portant sur des phénomènes qui se distinguent par leur singularité, n'est pas propre à la biologie : elle s'applique potentiellement à toutes les sciences historiques. Or, ces sciences présentent des caractéristiques saillantes qui sont étroitement interpénétrées, à savoir l'unicité de leurs objets d'étude, leur absence de lois propres s'appliquant en tout lieu et en tout temps sans connaître le moindre contre-exemple, et enfin un usage récurrent du mot de contingence et de ses dérivés linguistiques.

Quiconque pose la question-titre de cette thèse est amené tôt ou tard à entendre un mantra invoquant la contingence et le hasard comme des fins de non-recevoir. Ces concepts sont le plus souvent énoncés machinalement, sans la moindre précaution ou critique, tant et si bien que l'on peut caricaturer la déférence qui les accompagne pour y percevoir celle du fidèle révérent un dieu et sa parèdre. Nous exagérons peut-être, mais il y a derrière ce mot de contingence des savants qui l'ont propagé et implanté dans l'esprit public avec toute l'autorité de leur magistère. À leur tête se trouve un homme aux multiples casquettes : paléontologue, théoricien, vulgarisateur, mais parfois historien et philosophe des sciences, Stephen Jay Gould est incontestablement le prophète de la contingence et le héraut d'une biologie qui se comprend comme une histoire. Si nous voulons progresser dans notre enquête, il nous faut étudier les nombreux visages de la contingence et du hasard en biologie, en ayant une attention toute particulière pour les thèses de Gould. Ici, il convient de dissiper une possible méprise sur notre rapport à cet auteur. En raison de l'exemplarité comme de la popularité de

ses positions, la critique du paléontologue américain s'apparente désormais à une sorte de passage obligé pour ceux qui veulent discuter du hasard et de la répétition dans l'évolution et *a fortiori* pour ceux qui entendent examiner sa prédictibilité. Il devient alors la cible désignée et l'on espère bâtir sa conception sur les ruines de la sienne, suivant le bon mot de Kant²⁹⁴. Il est vrai que nous rejeterons bien des aspects de la doctrine gouldienne. Mais le lecteur aura tôt fait de découvrir qu'en matière de contingence ou encore pour son appréciation de la structure générale de la théorie de l'évolution, nous construirons une bonne partie de notre réflexion sur des fondations qu'il a lui-même posées. Mais avant cela, nous comptons déployer deux analyses préliminaires. La première porte sur le déterminisme et la contingence du point de vue de la philosophie générale, tandis que la seconde propose une analyse épistémologique des sciences historiques. Ayant mûri et présenté nos convictions sur ces deux thèmes, nous serons alors en bien meilleure posture pour affronter le défi que pose la contingence pour notre entreprise.

2.1. Un couple primordial de la philosophie : la contingence et le déterminisme

2.1.1. Le déterminisme, l'explication et la prédiction

Comme nous l'avons annoncé, nous entamons un détour par l'histoire de la philosophie générale et la philosophie des sciences afin de cerner le couple que forme la contingence avec le déterminisme. Nous interrogerons d'abord les thèses qui portent sur le déterminisme afin de mieux saisir à la lumière d'un effet de contraste les définitions multiples par lesquelles s'énonce la contingence. Interrogeant ces définitions, nous remarquerons que la place subalterne offerte à la contingence dans le discours philosophique se comprend d'autant mieux si l'on intègre à notre réflexion son rapport conflictuel avec un principe qui surplombe la logique et le discours scientifique. Si l'on en croit Jean Gayon²⁹⁵, le terme déterminisme semble apparaître dans la philosophie allemande du XVIII^e siècle, mais sa première occurrence reste débattue. Toujours est-il qu'on le rencontrera notamment sous la plume de

²⁹⁴ « Tout penseur philosophe élève pour ainsi dire son propre ouvrage sur les ruines de celui d'autrui ; mais jamais un ouvrage n'a été si solide qu'il fût inattaquable dans toutes ses parties. On ne peut donc pas apprendre la philosophie à fond, parce qu'elle n'est pas encore donnée. » Kant 1800, p. 27.

²⁹⁵ Gayon 2009, In Kupiec 2009, p. 82 *et passim*. Bon nombre des informations qui sont présentées au début de cette section sont aussi discutées dans le chapitre IV de Kupiec *et al.* 2009. Nous suivons son choix au demeurant fort logique d'aller de Leibniz à Laplace puisque c'est ce que le texte de Laplace nous invite à faire, ainsi que de discuter de Popper et de Bernard. À noter que la pagination n'est plus la même dans la seconde édition augmentée de cet ouvrage.

Christian Von Wolff où il « désigne une doctrine de son maître Leibniz (1646-1716)²⁹⁶. » Si le mot est récent, les conceptions qu'il véhicule précèdent de loin les pensées du polymathe de Leipzig. On le trouvera sous une apparence ou une autre dans les spiritualités les plus anciennes – c'est notamment le Karma des religions venues de l'Inde, mais il pourra tout aussi bien être personnifié avec l'*Anankè* des Grecs²⁹⁷, et son équivalent romain *Fatum*. Ainsi, la mythologie propageait jadis dans la plèbe la forme confuse car prédiscursive du déterminisme ou plutôt de la nécessité. Comme en toutes choses, s'il est un mythe, il est des philosophes pour s'en emparer²⁹⁸. Nous mentionnerons ici le déterminisme des stoïciens que l'on oppose au règne de la fortune, à la *Tyché* des épicuriens²⁹⁹, et, pour suivre les pas de l'histoire allant de la Grèce jusqu'à Rome, nous aurons aussi une pensée pour Marc-Aurèle³⁰⁰.

Mais revenons à Leibniz. Celui-ci affirmait dans sa *Monadologie*³⁰¹, mais encore dans ses *Essais de Théodicée*, une thèse préfigurant dans un registre différent l'énoncé du déterminisme laplacien que nous découvrirons incessamment :

...le présent est gros de l'avenir, et que celui qui voit tout, voit dans ce qui est ce qui sera.
Qui plus est, j'ai établi de manière démonstrative que Dieu voit, dans chaque partie de l'Univers, l'Univers tout entier, à cause de la parfaite connexion des choses³⁰².

À la lecture de cet extrait, on comprend que le déterminisme leibnizien est solidaire d'une thèse sur l'interdépendance universelle³⁰³, à laquelle s'ajoute une prédictibilité totale du devenir qui s'offre à Dieu en vertu de son omniscience. Nous verrons d'ailleurs que cet attribut divin se révélera crucial pour fixer ce qu'il convient d'entendre derrière l'idée de « connexion des choses », car il faut bien admettre que l'interdépendance que nous avons évoquée pourrait être appréhendée de manière lâche, tout comme elle peut être reçue de manière stricte, ne laissant alors aucun degré de liberté aux « choses » qu'elle relie. En dehors de la référence à Dieu, la thèse de Leibniz s'appuie sur deux principes qu'il énonce après une discussion portant sur le caractère déterminé des futurs que l'on pense contingents :

²⁹⁶ Ibidem. Voir aussi p. 118 dans la deuxième édition, mais encore Gayon (1998b) sur le déterminisme.

²⁹⁷ On se souviendra que Platon en fait la mère des Moires au chapitre X de *La République*, il s'agit de Clotho qui tisse le fil de la vie, Lachésis qui le répartit, et Atropos qui le sectionne dans le récit d'Er de Pamphylie.

²⁹⁸ Pour Aristote (*Métaphysique*, 982b) : « C'est être philosophe que d'aimer les fables ».

²⁹⁹ Nous reviendrons sur le sens de ce mot avec les analyses de Merlin sur le hasard. Pour une description brève et non philosophique de l'opposition de ces deux écoles sur ce point, voir Cazes, p. 45-46.

³⁰⁰ « Les œuvres des Dieux sont pleines de providence ; celles de la Fortune ne se font pas sans la nature ou sans être filées et tissées avec les événements que dirige la Providence. Tout découle de là. De plus, tout ce qui arrive est nécessaire et utile au monde universel, dont tu fais partie. » *Pensées pour moi-même*. Livre II, p. 40.

³⁰¹ Leibniz 1720, § 24[3].

³⁰² Leibniz 1710, § 360, p. 329.

³⁰³ Sur ce point, voir aussi dans *La Monadologie* le paragraphe § 61.

Pour mieux entendre ce point, il faut considérer qu'il y a deux grands principes de nos raisonnements : l'un est le *principe de contradiction*, qui porte que de deux propositions contradictoires, l'une est vraie, l'autre fautive ; l'autre *principe* est celui de *raison déterminante* : c'est que jamais rien n'arrive, sans qu'il y ait une cause ou du moins une raison déterminante, c'est-à-dire quelque chose qui puisse servir à rendre raison *a priori*, pourquoi cela est existant plutôt que non existant, et pourquoi cela est ainsi plutôt que de tout autre façon. Ce grand principe a lieu dans tous les événements, et on ne donnera jamais un exemple contraire ; et quoique le plus souvent ces raisons déterminantes ne nous soient pas assez connues, nous ne laissons pas d'entrevoir qu'il y en a. Sans ce grand principe, nous ne pourrions jamais prouver l'existence de Dieu, et nous perdriions une infinité de raisonnements très justes et très utiles, dont il est le fondement ; et il ne souffre aucune exception, autrement sa force serait affaiblie³⁰⁴.

Il y a dans ce long extrait de Leibniz deux principes qui supportent de manière conjointe sa doctrine déterministe : le principe de contradiction – dont il nous faudra décider s'il est seulement un principe logique ou une loi qui encadre le monde, si ce n'est plus –, et enfin le principe de raison déterminante qui comprend l'idée de causalité³⁰⁵. Or, c'est justement après avoir rappelé cet axiome, dans le cadre d'une réflexion où Laplace récuse avec force « le hasard aveugle des épicuriens³⁰⁶ » et les caprices d'une volonté libre, que le savant français invoquera ce que la postérité nommera le démon ou encore le génie de Laplace. Parce qu'il nous servira dans la suite de notre exposé, nous allons à notre tour requérir sa présence. Pour ce faire, nul besoin de frotter une lampe, puisqu'il suffit de réécrire l'une des citations les plus recopiées de la philosophie des sciences, ce que nous sommes déterminé à faire :

Nous devons donc envisager l'état présent de l'univers, comme l'effet de l'état antérieur, et comme la cause de celui qui va suivre. Une intelligence qui pour un instant donné, connaîtrait toutes les forces dont la nature est animée, et la situation respective des êtres qui la composent, si d'ailleurs elle était assez vaste pour soumettre ces données à l'analyse, embrasserait dans la même formule, les mouvements des plus grands corps de l'univers et ceux du plus léger atome : rien ne serait incertain pour elle, et l'avenir comme le passé, serait présent à ses yeux. L'esprit humain offre dans la perfection qu'il a su donner à l'astronomie, une faible esquisse de cette intelligence³⁰⁷.

³⁰⁴ Leibniz 1710, § 44, p. 128-129. Pour une analyse postkantienne de ce principe, voir Schopenhauer (1813), et notamment ses quatre formes ou racines précisées au paragraphe 49. La première forme porte sur la nécessité logique, ce qui inclut la déduction, la deuxième sur la nécessité physique qui nous intéresse davantage, tandis que les troisième et quatrième se rapportent respectivement aux mathématiques et à la morale.

³⁰⁵ Celui-ci, ainsi que la série de causes et d'effets qui se succèdent dans l'histoire du monde sont entièrement décidés par la divinité, voir Leibniz 1710, p. 30, dans la préface.

³⁰⁶ Cf. Laplace 1814, p. 2. Laplace fait référence au problème philosophique de la liberté d'indifférence sur lequel nous reviendrons amplement puisqu'il nous servira à rejeter l'indéterminisme, qu'il s'exprime dans le monde physique ou dans une certaine conception de la liberté humaine. Voici la citation complète de l'extrait présenté : « Cet axiome, connu sous le nom de principe de la raison suffisante s'étend aux actions mêmes que l'on juge indifférentes. La volonté la plus libre ne peut sans un motif déterminant, leur donner naissance ; car si toutes les circonstances de deux positions étant exactement semblables, elle agissait dans l'une et s'abstenait d'agir dans l'autre, son choix serait un effet sans cause : elle serait alors, dit Leibniz, le hasard aveugle des épicuriens. L'opinion contraire est une illusion de l'esprit qui, perdant de vue les raisons fugitives du choix de la volonté dans les choses indifférentes, se persuade qu'elle s'est déterminée d'elle-même et sans motifs. »

³⁰⁷ Laplace 1814, p. 2-3.

Parce que cette intelligence nécessite des lois (ici « les forces ») et des données initiales (« la situation respective »), qu'elle peut projeter son regard dans le passé ou dans l'avenir avec la même aisance, nous saisissons les correspondances majeures qui révèlent une homologie entre les thèses de Hempel et la doctrine laplacienne. Certes, nous sommes en présence d'une exagération ; l'auteur en convient lui-même et des commentateurs l'ont aussi remarquée : Popper y discerne un « super-scientifique³⁰⁸ » ; même son de cloche chez Gayon qui en fait « une sorte de physicien idéaliste et hyperbolique³⁰⁹ ». En effet, tous deux notent que le démon de Laplace n'est pas un dieu, étant donné que son pouvoir nous est introduit avec une liste de conditions qu'il doit impérativement satisfaire pour l'exercer. Son omniscience n'est que latente, car elle n'est pas accompagnée du premier et du plus paradoxal des attributs divins : l'omnipotence. En effet, l'omnipotence peut surmonter toutes ces limitations et rendre effective l'omniscience comme elle peut s'y opposer³¹⁰. Quoiqu'il en soit, ce sont bien là des restrictions analogues à celles que nous avons présentées comme des éléments limitant l'expression d'un pouvoir prédictif dans de nombreux domaines théoriques. Il s'agissait de la possession de lois infaillibles (ici fusionnées en « la même formule »), le problème de l'information parfaite en lien avec la sensibilité aux conditions initiales, et enfin de la calculabilité (« pour soumettre ces données à l'analyse »). Cela étant dit, qu'on le compare à la promesse que semble porter en eux les ordinateurs³¹¹, ou qu'on y présente ce que pourrait être le savant ultime, l'hypothèse laplacienne pointe Dieu sans le nommer³¹². C'est pourquoi il est fondé de concevoir la conception déterministe comme un idéal³¹³, relevant certes d'une

³⁰⁸ Popper (1982, p. 26) : « L'intelligence de Laplace n'est nullement un Dieu omniscient, mais simplement un super-scientifique. [...] le Démon de Laplace n'est pas autre chose qu'un scientifique humain idéalisé. »

³⁰⁹ Gayon, in Kupiec *et al.* 2009, p. 85. Contre Gayon, nous ne reconnaissons pas que la « temporalité lui est essentielle ». Bien qu'elle soit inéliminable dans l'énoncé, sa situation dans l'espace et le temps ne semble pas décisive étant donné que cet esprit ne semble pas interagir causalement avec un univers qu'il domine par son intelligence, et qu'il n'est donc pas soumis au problème de l'autoprédiction qui constitue l'une des difficultés les plus redoutables associées à la prédiction pour un agent appartenant au système dont il tente d'anticiper l'évolution. Ce point est notamment discuté pour la mécanique quantique et de manière générale par Popper 1982, p. 266. Rescher (1998, p. 71) y voit l'un des « freins » (*spoilers*) à la prédiction avec le hasard et le chaos.

³¹⁰ L'omnipotence divine lui permet de limiter de manière transitoire son omniscience et placer un voile d'ignorance sur le destin des créatures qu'il aurait doté de la liberté par un décret de sa puissance. De plus, l'omnipotence divine rentre en contradiction avec l'omniscience divine – cf. le problème de l'autoprédiction –, si tant est que l'on pense libre le souverain de l'univers.

³¹¹ Voir Popper (1982, p. 59) qui déclare : « En même temps, l'on peut considérer la machine comme une parfaite incarnation physique de l'Intelligence de Laplace. »

³¹² Sur ce point, voir Popper 1982, p. 5. Le déterminisme scientifique y est décrit « comme le résultat de la substitution de l'idée de nature à celle de Dieu, et de l'idée de la loi naturelle à celle de loi divine. » Si l'on met de côté la phrase célèbre qu'il aurait prononcé dans son entrevue avec Napoléon (« Sire, je n'ai pas besoin de cette hypothèse »), et que l'on souscrit à l'idée d'un Laplace lui-même croyant, qui entendait démontrer par cela que son système ne requiert pas d'intervention divine pour qu'il persévère dans son mouvement, on pourra se demander si le démon de Laplace n'est pas en fait une simple manière d'introduire Dieu sans le nommer.

³¹³ C'est ce que considère Sober 1984, p. 145.

transcendance à jamais inaccessible, car toujours située dans un au-delà duquel nous nous rapprochons de manière asymptotique par nos efforts continués.

Devant le potentiel de ralliement et la force de séduction que présentent les thèses déterministes, on pourra toujours agiter un large éventail de critiques. À l'ère moderne, elles prendront principalement appui sur des interprétations réalistes du hasard qui semble se dévoiler en mécanique quantique. Mais ce serait oublier que Bohr a promu l'interprétation de Copenhague en proférant des déclarations d'allure instrumentaliste³¹⁴ et qu'il existe non seulement des manières de concilier la mécanique quantique avec le déterminisme, comme la thèse d'Hugh Everett³¹⁵, ou encore en faisant intervenir des variables cachées si tant est qu'elles soient non locales³¹⁶, mais bien davantage des raisons philosophiques de rejeter un indéterminisme qui logerait au cœur de la matière.

À contre-courant de cette tentative, on peut accepter à la fois le déterminisme métaphysique et sa réalisation éventuelle que nous laisse envisager – pour l'instant en rêve – le génie de Laplace, mais pour mieux en annuler la fécondité. Pour ce faire, l'on concevra une science arrivée à son faite, satisfaisant tous les prérequis énumérés par le savant français, et qui disposerait d'ordinateurs d'une puissance inconcevable. Ces machines pourraient fort bien réussir tous les calculs qu'on puisse leur soumettre, mais elles – ou leurs concepteurs – seraient incapables d'en saisir la portée, autrement dit de les interpréter. C'est ce que considérèrent deux auteurs fort éloignés, sans pour autant faire intervenir ces nouveaux *deus ex machina*. Il s'agit d'Elliott Sober³¹⁷ et de C.D. Broad avec son hypothèse de l'archange mathématicien³¹⁸. Dans la perspective antiréductionniste adoptée par ces deux penseurs, notre démon pourrait prédire tout ce qui se produit à une échelle supposément fondamentale, mais pas à une échelle supérieure. Pour Sober, il se révélera incapable de saisir ce que sont les

³¹⁴ Par exemple : « Il n'y a pas de monde quantique. Il n'y a qu'une description physique quantique abstraite. Il est faux de penser que la tâche de la physique est de savoir comment est la nature. La physique se concentre sur ce que nous pouvons dire de la nature. » Pais (2001, p. 24) citant Bohr. « L'ensemble du formalisme doit être considéré comme un outil permettant de dériver des prédictions ». Bohr 1948, p. 52.

³¹⁵ Voir la thèse de Hugh Everett 1957. Il s'agit de l'interprétation dites des mondes multiples.

³¹⁶ Nous pensons à Bohm 1952 et de Broglie 1952. Cependant, depuis les travaux de John Stewart Bell, et la faveur croissante que rencontre chez de nombreux physiciens l'abandon du principe de localité, seule une théorie admettant un ensemble de variables cachées non locales peut rendre la mécanique quantique déterministe sans pour autant faire intervenir une pluralité de mondes que beaucoup trouvent « épistémologiquement ruineux ». Nous empruntons cette belle formule à Huneman 2008a, p. 319. Enfin, Bitbol (1998, chapitre VIII) considère que les variables non locales « n'ouvrent à aucune extension de l'univers des phénomènes expérimentaux. » Ce serait donc des impasses heuristiques, mais il n'en récuse pas pour autant l'éventuelle validité.

³¹⁷ Cf. Sober 1984, p. 134, voir aussi p. 241.

³¹⁸ Broad 1925, p. 71. Broad imagine un archange mathématicien qui prédit toutes choses sur les atomes, mais pas sur les molécules en raison de l'émergence du monde chimique. Il prend notamment l'exemple du chlorure d'argent. Sur ce point, lire Kistler 2006b, mais aussi la thèse de Manafu (2011, p. 19-36) sur l'impossible réduction du chimique au physique chez Broad avec une discussion de l'hypothèse de l'archange mathématicien.

structures organiques dont il connaît pourtant les composants avec exactitude, tandis que pour Broad, il manquera les propriétés des molécules dont il connaît les atomes constitutifs et leur position dans l'espace. Nous aurions là d'une certaine façon la transposition de l'argument de Searle (1980), connu sous le nom de chambre chinoise, de la philosophie de l'esprit au problème de la prédiction. Cependant, il nous semble que les auteurs précités s'écartent de l'esprit du texte de Laplace puisqu'il indique justement que « les plus grands corps » comme « le plus léger atome » n'échappent pas à sa clairvoyance. Cette critique formulée, nous pouvons tout de même dire que leur intuition se révélera précieuse puisque nous comptons la mobiliser pour le problème de la modélisation informatique de l'évolution (cf. 3.3).

À la différence des deux positions que nous venons d'exposer, on peut tout aussi bien refuser le débat. C'est là une manière douce d'échapper à l'attraction irrésistible que semblent exercer les thèses déterministes. C'est apparemment le cas de Popper (1982, p. 67) quand il affirme : « Je ne cherche nullement à réfuter le déterminisme. Je le tiens d'ailleurs pour irréfutable. » La contingence ou le déterminisme du devenir serait ainsi une question insoluble devant laquelle il convient de faire preuve « d'agnosticisme métaphysique³¹⁹ » comme le font Millstein et Merlin dont nous saluons la prudence. En revanche, la position de Popper nous apparaît plus discutable. La première proposition de la citation précédente nous semble hypocrite dans le sens où elle dissimule ses véritables intentions. Certes, il admet que l'on peut décentement soutenir le déterminisme métaphysique (Popper 1982, p. 73), mais il ne faut pas s'y tromper : son plaidoyer pour l'indéterminisme est une tentative de réfutation, non pas au sens de l'épistémologie poppérienne, mais bien de celui qu'accepte toute la philosophie, ce qu'il admet par ailleurs³²⁰. Nous avons auparavant suggéré que Popper se montrait imprudent dans ses démonstrations, mais aussi incohérent à la différence de Millstein et Merlin. Il nous semble incohérent lorsqu'il prétend saper entièrement l'attrait de la conception déterministe, mais lui reconnaît en même temps une grande valeur heuristique³²¹. Bien qu'il y ait quelques éléments de sa démonstration qui nous paraissent robustes³²², il se montre imprudent en

³¹⁹ On rencontre les termes placés entre guillemets avec de légères variations chez Millstein 1997, p. 64 ; 2000a ; 2000b ; 2002, et chez Merlin 2009, p. 75 ; Merlin, in Kupiec *et al.* 2009, p. 165-166 ; Merlin 2013, p. 225.

³²⁰ « Je crois, pour ma part, que la doctrine de l'indéterminisme est vraie, et que la doctrine du déterminisme est entièrement dépourvue de fondement. » Popper 1982, p. 35.

³²¹ « Bien que, comme je l'ai démontré dans le corps de ce volume, nous devions être des indéterministes métaphysiques, il nous faut quand même chercher des lois causales ou déterministes – exceptés là où les problèmes à résoudre sont eux-mêmes de type probabilistes. » Ibidem, p. 124.

³²² Nous pensons notamment au problème redoutable que pose l'autoprédiction. Sur ce diagnostic nous le rejoignons en considérant sa difficulté, mais nous n'y décelons pas pour autant une « réelle contradiction » synonyme d'impossibilité. Cf. Popper 1982, p. 53. Lorsqu'il reconnaît que si l'on pense le futur contenu dans le passé, cela a pour répercussion fascinante de faire du temps une illusion. En cela, il nous rappelle les intuitions de Bergson à ce sujet (e.g. Bergson 1907, p. 370 ; 1934, p. 101).

affirmant l'existence d'un hasard absolu en mécanique quantique, niant donc les régularités des phénomènes quantiques et leurs interprétations déterministes, ou encore lorsqu'il avance que le monde présente de la créativité et une forme d'ouverture derrière lesquelles il perçoit « une conséquence du théorème de Gödel qui montre que l'arithmétique axiomatique n'est pas achevable³²³. » S'il est raisonnable de penser, contre la thèse de la symétrie et le déterminisme, que l'expérience nous livre un passé « clos » et un futur « ouvert³²⁴ », il est périlleux d'en chercher une justification qui ne soit pas épistémique comme le fait Popper. Aussi, il ajoute à la négligence argumentative des propos confus qu'il ne prend même pas la peine de développer. En voici un échantillon :

Nous vivons donc dans un univers ouvert. [...] Notre univers est partiellement causal, partiellement probabiliste et partiellement ouvert : il est émergent³²⁵.

Que faut-il entendre par ouvert ? Que nous aurions aimé trouver chez cet auteur la moindre indication sur la signification de ce partiellement ! Quoi qu'il en soit, il aurait tort à la vérité de répondre. Car s'il le faisait, il ferait mentir le titre de son ouvrage et manquerait de faire triompher comme il l'entendait la justesse d'un indéterminisme auquel on pourrait confronter de manière dichotomique son opposé. Quoi qu'il en soit, ce genre de déclaration ambiguë sur la part de déterminisme et de contingence est fréquent chez les évolutionnistes ou les philosophes. Prenons le cas de Bachelard lorsqu'il écrit que « tout déterminisme est partiel, particulier, régional » et qu'il faut fuir la tentation d'un « déterminisme illimité » ; celui-là même qui nous fait croire à l'interdépendance universelle que nous discutons plus tôt, et donc « que tout est dans tout, que tout agit sur tout³²⁶. » Ici, il faut noter que Bachelard transforme quelque peu les thèses qu'il combat pour en faciliter la réfutation. Du point de vue de la physique relativiste, l'univers apparaît causalement découpé de telle sorte que l'on puisse supporter un simulacre de régionalisme pour le déterminisme, mais en aucun cas affirmer que « tout agit sur tout ». En cela, il commet un sophisme. Mais la déclaration qui précède – qui aurait pu être empruntée à Pierre Dac³²⁷, est tout à fait admissible, ainsi que

³²³ Popper 1982, p. 107, voir aussi p. 135.

³²⁴ Ibidem, p. 47 et 50. Une telle asymétrie est notamment considérée par Cleland (2011) pour sa défense de la scientificité des sciences historiques avec son principe de surdétermination de la cause par ses effets. Il y a asymétrie dans la mesure où l'on peut déterminer une cause par ses effets, mais l'inverse est moins probable. Cleland admet qu'il s'agit là d'une position épistémique, et n'opère pas le glissement que commet Popper.

³²⁵ Popper 1982, p. 107.

³²⁶ Bachelard 1951, p. 217-218.

³²⁷ Le bon mot « tout est dans tout, et inversement/réciproquement » est tantôt attribué à Pierre Dac (humoriste), tantôt à Alfred Capus (journaliste et écrivain).

l'hypothèse d'un déterminisme illimité et donc universel, si l'on veut bien concevoir que dans l'atome primitif de Lemaître, l'état futur de toutes les particules était en quelque sorte fixé³²⁸.

Si nous avons repéré un homme de paille dans les écrits de l'épistémologue français, Popper n'est pas en reste. Au-delà du déterminisme métaphysique qu'il pense irréfutable, mais qu'il ne cesse tout de même d'attaquer indirectement, le père du réfutationnisme s'en prend à un déterminisme scientifique³²⁹ d'après lequel il faudrait être en mesure de tout prédire avec une précision extrême³³⁰ afin de supporter le concept métaphysique auquel il se rattache. Voici la définition qu'il en donne :

Le déterminisme « scientifique », à l'inverse, requiert que nous soyons en mesure de prédire tout dans le monde, avec n'importe quel degré de précision choisi, et ce de l'intérieur. Or, puisque nous sommes nous-même dans notre monde, cette doctrine est réfutée par l'impossibilité de l'autoprédiction³³¹.

Non seulement, il n'y a pas d'impossibilité de l'autoprédiction – le lecteur en conviendra en s'y essayant un tant soit peu –, sauf si elle nécessite également une exactitude totale, ce qui rendrait son argument circulaire, mais il nous semble que la stratégie rhétorique impliquée par son énoncé est viciée. En effet, elle ne peut que faire du déterminisme scientifique l'avatar du déterminisme métaphysique, dont les succès viendraient en conforter la puissance et ses échecs l'amoinrir. Cela a pour corollaire de renforcer la vue d'un univers que se disputent sans cesse le déterminisme et l'indéterminisme, ce qui va à l'encontre des objectifs de Popper. Certes, il n'est pas totalement insensé de prendre des phénomènes de ce monde et de les lier à une théorie métaphysique pour gagner l'assentiment de ceux qui nous écoutent. Ce faisant, l'on ne produit pas de démonstrations décisives et l'on doit se préparer à livrer une longue guerre d'attrition dans la droite ligne des logomachies pathétiques que Kant décrivait si bien³³². Toutefois, l'on pourra éviter cette issue sinistre en démontrant avec Huneman³³³ que

³²⁸ Un autre argument serait de dire qu'à penser un déterminisme sectoriel et une série de mondes indépendants, comme les univers-bulles de la physique contemporaine, on ne fait que renforcer la conception déterministe.

³²⁹ Voir Popper 1982, p. 66-67, mais aussi p. 44-45 pour le principe de responsabilité qu'il lie à cette conception du déterminisme scientifique.

³³⁰ Ce point est relevé par Jean Gayon (in Kupiec 2009, p. 88) qui discerne bien dans la manœuvre de Popper une « extrapolation aventureuse » ou encore une critique « frivole » qu'il a « beau jeu de commettre ».

³³¹ Popper 1982, p. 66. Ici, la traduction française officielle ne rend pas parfaitement l'extrême précision que requiert le déterminisme scientifique. Quoi qu'il en soit, il suffit de consulter les autres pages que nous avons indiquées pour découvrir des formules contenant moins d'équivoques.

³³² « Aussi des champions solides, qu'ils combattent pour la bonne ou la mauvaise cause, sont-ils sûrs de remporter la couronne du triomphe, s'ils ont soin de se ménager le privilège de faire la dernière attaque et s'ils ne sont pas obligés de soutenir un nouvel assaut de l'adversaire. » Kant 1781, p. 336.

³³³ Cf. Huneman 2011b, p. 83, voir aussi Huneman 2012a. Ici, l'on remarquera que Philippe Huneman se comporte en kantien dans la mesure où il proscrit un mélange de genre entre le niveau métaphysique et épistémique (ou transcendantal nous dirait Kant).

la prédictibilité est une question orthogonale à celle du déterminisme, autrement dit qu'elle ne situe pas sur un même plan.

Jusqu'ici, nous nous sommes montré très peu réceptifs envers les démonstrations de Popper. Il y a néanmoins chez ce philosophe une approche du problème du déterminisme qui nous semble remarquable par le puissant effet psychologique qu'elle imprime sur le lecteur, mais qui ne saurait en détruire la vérité. Pour Popper, la contemplation d'un déterminisme physique est comparable à un « cauchemar³³⁴ » qui dessine un monde dont nous sommes prisonniers – ou plutôt « un système fermé » – à l'intérieur duquel la liberté et la créativité ne sont que des « illusions ». Or, s'il existe toute une littérature philosophique qui tend à concilier le déterminisme et le libre arbitre³³⁵, il nous semble que seul l'incompatibilisme représente une position rigoureuse³³⁶, car il nous évite d'introduire dans la vie des hommes les actes immotivés que nous mentionnons avec Laplace, mais encore les étranges contorsions philosophiques auxquelles s'adonnèrent les penseurs qui entendaient définir la liberté³³⁷ ou faire en sorte que la connaissance des nécessités qui nous entourent et nous animent puisse d'une quelconque façon l'augmenter³³⁸. Si la critique par Popper du marxisme reste éminemment débattable³³⁹, ce qu'elle suggère sur les conséquences ultimes d'une *libido sciendi* enfin assouvie, reste significatif. Avec une connaissance parfaite du déterminisme universel, on

³³⁴ Popper 1972, p. 217. Pour les autres éléments mis entre guillemets dans cette phrase, voir pages 219 et 254.

³³⁵ Pour s'en convaincre, le lecteur pourra opposer les citations que nous avons fournies de Leibniz avec la déclaration qu'il découvrira en pages 132-133. Chez Kant, il conviendra d'examiner attentivement toutes les fois où il tente d'accorder la causalité dans les phénomènes avec la causalité libre qu'il prétend trouver dans les actions humaines (e.g. Kant 1781, p. 182 et p. 387). Voir aussi Kant 1788, p. 101-105.

³³⁶ Le lecteur intéressé pourra consulter à profit l'article suivant : Vihvelin 2003.

³³⁷ Chez Boutroux (1874, p. 149-157), la contingence et la liberté sont données par Dieu. Chez Sartre (1942), la liberté tient son pouvoir de la possible négation des phénomènes – des contraintes –, l'homme peut s'émanciper dans une certaine mesure de sa forme physique (et de son statut, il se désenglu) mais il ne peut s'affranchir de sa propre liberté. L'être et le néant est un essai d'ontologie phénoménologique, et pour mieux accéder à l'être, Sartre entend expurger de la philosophie le dualisme de la puissance et de l'acte pour le remplacer – de manière fautive à notre sens - par la distinction entre l'en-soi et le pour-soi.

³³⁸ Ce qui n'est pas tout à fait la même chose qu'une position professant un simple compatibilisme entre le déterminisme et le libre arbitre ou encore de dire que le savoir augmente les capacités d'action d'un individu. Le lecteur en trouvera un exemple fort parlant de ceci chez Bourdieu 1980, p. 77. C'est l'idée que la liberté progresse par la reconnaissance des contraintes qui pèsent sur l'individu. Voir aussi les interprétations de la scolie 35 du livre II de *L'Éthique*. Il y a chez tous ceux qui produisent ce type de déclaration une confusion manifeste entre une liberté métaphysique et l'idée plus physique de degré de liberté. Présenter plus de degré de libertés d'action ne signifie pas que l'on annule le déterminisme universel, mais seulement un déterminisme régional qui se rapporte à des contraintes particulières.

³³⁹ L'idée est que le marxisme, en tant que doctrine, serait inutile dans la mesure où les bouleversements qu'il prévoit vont fatalement se produire. Sur ce point, voir Popper 1945, tome 2, p. 62, mais aussi Michel-Bechet 2013, p. 139. On pourra bien entendu invoquer des interprétations du marxisme faisant droit à la contingence avec Althusser (1982), mais ici il nous semble plus pertinent d'opposer Popper contre Popper en faisant intervenir le problème de l'autoprédiction, soit la prédiction dans un système auquel on appartient. Ce point est aussi remarqué par Heidegger quand il discuta à l'occasion d'une interview télévisée de 1969 la dernière et onzième des thèses sur Feuerbach. Voici un lien qui permet de consulter la vidéo à laquelle nous faisons référence : <https://www.youtube.com/watch?v=pkNhVF3JmCM>

abolit le possible, de telle sorte que la connaissance devienne inutile, car redondante, étant donné que sa possession ne changerait rien à ce qui va nécessairement advenir. Il y a là un nœud borroméen pour l'épistémologie et un *ouroboros* pour la philosophie. C'est aussi une victoire à la Pyrrhus pour Karl Popper, car si le déterminisme métaphysique est vrai, son cauchemar ne deviendra réalité qu'à condition que le déterminisme scientifique accomplisse sa destinée, transformant l'Homme en ce démon qui tutoiera amèrement la divinité dont il enviait naguère le savoir absolu.

2.1.2. La contingence, le hasard et le possible

Avec le dernier mouvement de notre analyse des thèses de Popper, nous découvrons la vision étouffante d'un déterminisme qui séquestre l'individu et la matière dont il est composé comme le feraient des sables mouvants. Toutes les tentatives qui visaient à s'en défaire semblent renforcer son emprise. Pour nous délivrer de ce sol pesant, le discours philosophique s'agrippe à des notions comme la liberté, le hasard et le possible, ainsi qu'à la contingence. Dans cette section, nous allons étudier ces notions en traitant prioritairement de la dernière dans la mesure où elle nous semble recouvrir les trois autres.

Que l'on contemple le carré logique³⁴⁰ ou que l'on étudie les définitions tirées du *Vocabulaire technique et critique de la Philosophie*³⁴¹, et l'on saisira sûrement comment la contingence s'oppose au déterminisme. Avec la plus générale, qui enveloppe toutes les autres, on apprend que « Le mot s'oppose dans tous les sens à *nécessité* » et suivant la première définition particulière (notée A, sens général) : « est contingent tout ce qui peut être conçu comme pouvant être ou ne pas être, à quelque égard et sous quelque réserve que ce soit ». Afin de mieux comprendre la contingence, il convient de préciser ce que l'on entend par nécessité. Contre la définition générale de la contingence, est nécessaire, tout concept, entité ou phénomène qui ne peut pas ne pas être. Or, cette nécessité s'exprime d'au moins deux manières. On distingue la nécessité logique comme respect du principe de non-contradiction, d'une nécessité physique, plus obscure, sauf si on la définit négativement par l'inexistence d'objets ou de phénomènes qui contreviennent aux lois de la nature, puisqu'elle implique un accord de l'objet ou du phénomène pensé avec une ou plusieurs lois de la nature, mais aussi,

³⁴⁰ Son origine remonterait à Aristote (*De l'interprétation*) mais il sera mis en forme par Apulée. Voir la présentation qu'en donne Jules Vuillemin (1984, p. 78), mais aussi Kneale et Kneale 1962, p. 165.

³⁴¹ Les éléments de définition qui vont suivre proviennent de Lalande 1926, p. 181-183.

afin qu'on la distingue de leur simple possibilité, qu'ils s'insèrent de manière obligatoire dans un réseau causal comme le ferait la pièce manquante d'un puzzle. Ce sont là deux sous-catégories que nous retrouverons dans la suite de cette section. Mais revenons à la contingence. Avec la seconde définition (notée *B*, sens absolu), on se tourne vers le futur pour saisir un évènement contingent comme compossible avec une situation donnée en termes de « réalisation ou non-réalisation ». Nous l'examinerons davantage en section 2.1.2.2. Quant à la troisième définition (notée *C*, sens relatif), elle nous donne de saisir la contingence comme un rapport entre une loi générale et un fait particulier dont l'existence ne s'explique pas par la simple application de cette loi, bien que ce fait ne la contredise en rien. L'auteur ajoute que ce sens de la contingence suppose que la situation que nous avons en vue ne soit ni « constante, ni même générale ». C'est donc par cette définition que l'on saisit le lien entre contingence et sciences historiques, mais c'est aussi par elle que l'on comprend que le contingent ne semble pas pouvoir être prédit ou expliqué selon le modèle déductif-nomologique. Cependant, l'on pourra remarquer que l'auteur de ce texte aurait pu mentionner une autre interprétation de ce sens relatif. En méditant sur les deux types de prédictions avec Mayr, nous sous-entendions que l'on ne pouvait parler proprement de théorie pour des ensembles de propositions qui n'intègrent pas une ou plusieurs régularités. En outre, il est fréquent dans la littérature scientifique de voir la contingence s'énoncer pour un phénomène qui n'est justement pas expliqué par les lois que l'on trouve dans la théorie, mais bien par les lois d'une autre. La contingence exprime alors une « nécessité extérieure³⁴² » pour reprendre les mots de Hegel, ou pour le dire autrement, un en dehors de la théorie. Cette acception de la contingence se manifeste chez de nombreux auteurs, mais parfois c'est le mot de hasard qui la remplace³⁴³. Enfin, la quatrième définition (notée *D*, sens logique) nous indique que l'on regarde comme contingent tout objet qui ne peut être connu que par l'expérience. Cette définition nous semble présente de manière sous-jacente dans le sens général, puisqu'en l'absence de contradiction manifeste dans un objet de la pensée, il faut s'en remettre à notre connaissance des lois physiques et des situations compossibles, et si ces dernières opérations ne nous livrent pas les informations permettant de juger s'il peut exister ou non, alors c'est l'expérience qui devra se faire l'arbitre de sa réalité. Nous découvrirons notamment cette acception chez

³⁴² Hegel 1822-1830, p. 54.

³⁴³ Ballinger (2013) considère que l'extinction K/T est contingente d'un point de vue terrestre, et donc de la seule théorie de l'évolution, mais pas si l'on adopte une perspective externe, qui est ici celle de l'astronomie. On retrouve un argument similaire chez Jeffares 2007, p. 474-475. Gayon (2005b, p. 528) donne trois sens au mot hasard, dont l'un spécifie qu'il faut le comprendre comme une « contingence par rapport à un système théorique donné. » Pour des définitions similaires, voir notamment Montévil et Longo (in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 133), et enfin Orgogozo (2015) qui distingue ce sens du mot de l'absence de finalité, comme c'est le cas dans la conception aristotélicienne du hasard sur laquelle nous reviendrons.

Boutroux lors de sa définition des sciences dynamiques – comprenant notamment la biologie et l’histoire – qu’il différencie des sciences statiques. Aussi, elle nous sera précieuse puisque nous entendons la réinvestir lors de notre examen d’un prétendu caractère tautologique de la sélection et de la *fitness*. Pour finir cette présentation, nous aimerions mentionner que la critique du mot de contingence proposée par Lalande semble indiquer que celle-ci est en fait toujours relative à un ensemble de données et que cela se vérifie tout autant du mot de nécessité, de la possibilité et de son antonyme. Ainsi, ces concepts ne gagneraient leur signification que dans un contexte épistémique particulier ; c’est là une extension du sens relatif à toute la connaissance que peut mobiliser celui qui les manipule. Cependant, on aura tôt fait de remarquer que certains jugent que ces notions ne sont pas de simples sécrétions de leur pensée, puisqu’elles décrivent un ordre du monde qu’ils pensent avoir mis à jour. Nous évaluerons la validité de cette projection avec Kant, mais pour l’heure, ce commentaire nous invite à distinguer une contingence épistémique d’une contingence ontologique.

2.1.2.1. Le logos et la contingence : une question de contradiction ?

Nous venons de proposer un bref inventaire des principales définitions de la contingence et nous avons promis de les analyser davantage. Mais avant cela, nous tenons à préciser ce qui les rassemble au-delà des sens que nous avons exposés. Selon nous, le dénominateur commun de ces définitions tient en ce que le domaine de la contingence semble échapper au pouvoir de détermination de la raison : c’est une zone de résistance pour un *logos* qui se comprend tout à la fois comme un discours, une logique et la science, puisqu’il peut l’investir sans jamais le conquérir. Hormis les rares penseurs qui lui accordent leur faveur – ce sera le cas en histoire et en biologie avec Gould, il est ordinaire de rencontrer des conceptions négatives de la contingence qui la rapprochent de l’ignorance justement parce que cette dernière fait barrage à cette « passion pour la connaissance » que l’on découvrira battant plus ou moins dans le cœur de chacun, comme l’attestait Aristote dans un immortel *incipit*³⁴⁴.

Cette disqualification de la contingence atteint son acmé quand on en vient à lui dénier toute réalité. C’est le cas chez Spinoza quand il affirme que : « Dans la nature il n’existe rien de contingent ; mais tout est déterminé par la nécessité de la nature divine à exister et à agir

³⁴⁴ « L’homme a naturellement la passion de connaître ». Aristote, *La Métaphysique*, ouvrage cité.

selon une modalité particulière³⁴⁵. » Ce bannissement de la contingence est scellé par la proposition 33 : « Les choses n'ont pu être produites selon aucune modalité et aucun ordre que l'ordre et la modalité selon lesquels elles ont été produites³⁴⁶ ». Comme la nécessité résume la nature divine et donc la nature tout entière à en croire le philosophe-opticien, il n'y a plus qu'une seule réalité pour la contingence, qui est celle négative de l'ignorance, celle relative à notre entendement, ce que nous invite à penser la première scolie qui suit cette même proposition : « Mais une chose n'est dite contingente qu'en raison, exclusivement, de notre défaut de connaissance³⁴⁷. » Ainsi, il faut croire que la contingence s'oppose à un déterminisme porteur d'une valeur épistémique indiscutable³⁴⁸, ce que semble nous confirmer la lecture de ce fameux extrait de l'*Introduction à l'étude de la médecine expérimentale* :

Il faut admettre comme un axiome expérimental que chez les êtres vivants aussi bien que dans les corps bruts les conditions d'existence de tout phénomène sont déterminées d'une manière absolue. Ce qui veut dire en d'autres termes que la condition d'un phénomène doit se reproduire toujours et nécessairement, à la volonté de l'expérimentateur. La négation de cette proposition ne serait rien d'autre que la négation de la science même³⁴⁹.

En dépit de leurs différences, on pourrait presque substituer dans cette célèbre citation de Poincaré la contingence au hasard pour retrouver les mots de Spinoza :

Tout phénomène, si minime qu'il soit, a une cause, et un esprit infiniment puissant, infiniment bien informé des lois de la nature, aurait pu le prévoir dès le commencement des siècles. Si un pareil esprit existait, on ne pourrait jouer avec lui à aucun jeu de hasard, on perdrait toujours. Pour lui en effet le mot de hasard n'aurait pas de sens, ou plutôt il n'y aurait pas de hasard. C'est à cause de notre faiblesse et de notre ignorance qu'il y en aurait un pour nous. Et, même sans sortir de notre faible humanité, ce qui est hasard pour l'ignorant, n'est plus hasard pour le savant. Le hasard n'est que la mesure de notre ignorance³⁵⁰.

Ainsi, les explications qui font intervenir la contingence, le hasard ou encore la liberté – qu'elle appartienne aux hommes, au monde ou à Dieu³⁵¹, riment avec l'ignorance puisqu'elles ne nous éclairent pas véritablement sur l'origine des phénomènes et s'entendent comme des réponses sourdes pour les questions que l'on pose à leur sujet. Carl Hempel considère que

³⁴⁵ Spinoza 1677, livre I, proposition 29, p. 114.

³⁴⁶ Ibidem, p. 118.

³⁴⁷ Ibidem, p. 119. Dans les lignes qui précèdent, nous avons repris des formules issues de notre mémoire de Master 1, mais nous les avons tout de même largement modifiées.

³⁴⁸ Cependant, il convient de préciser que la raison déterminante implique des causes finales, ce qui diffère de la conception du déterminisme que nous défendons.

³⁴⁹ Bernard 1865, p. 109. Voir aussi p. 249 où Bernard reconnaît l'antagonisme entre l'indéterminisme (pour nous synonyme de contingence) et nos valeurs épistémiques, en ce que la raison refuserait « l'indéterminable » et qu'en l'acceptant, elle en viendrait à tolérer « le merveilleux, l'occulte ou le surnaturel ».

³⁵⁰ Poincaré 1908, p. 65.

³⁵¹ Boutroux fait dériver notre liberté et la contingence dans le monde de celle que l'on trouvera en Dieu, ce qui n'est pas satisfaisant, car l'explication de cette contingence est alors renvoyée en deçà du monde. De même chez Lucrèce, il semble que le *clinamen* apparaisse de manière inexplicée, mais qu'on puisse le relier à la liberté des hommes. Sur ce point, voir Lucrèce, *De la Nature*, livre 2, p. 58-60.

l'explication – et tout particulièrement dans les sciences historiques – n'est pas « une question de hasard » et qu'elle doit montrer qu'un événement « était attendu³⁵² ». Pour Humphreys, invoquer un pur hasard, c'est créer un « vide explicatif » comme l'exprime habilement Merlin à la lecture de ce dernier³⁵³.

Avec le concert d'opinions négatives auquel nous venons d'assister, l'on pourrait croire que la contingence – ou encore le hasard – est une notion clivante, mettant face à face ses contempteurs précités avec les laudateurs que nous ne tarderons pas à découvrir. Pourtant, il nous semble que Ballinger a tenu à ce propos un discours plus nuancé qu'il nous importe de restituer. Il considère que l'indéterminisme ontologique que nous recevons comme un synonyme du hasard ou de la contingence qui viendrait qualifier paradoxalement l'ordre de ce monde est effectivement une fin de non-recevoir, mais qu'il faut bien la distinguer de « la contingence épistémique » en ce qu'elle « ne nous mène pas dans une impasse explicative, mais plutôt au seuil d'une explication³⁵⁴. » Nous aimerions qu'il dise vrai, car cela signifierait que l'on puisse la surmonter comme s'il s'agissait d'un simple obstacle épistémologique suivant le mot de Bachelard (1938). Ainsi, Ballinger fait droit à une conception positive de la contingence qui mettrait en exergue les angles morts de nos théories comme de notre cognition, nous suggérant presque ce qu'il convient de réformer pour progresser. Nous aurons à cœur de mettre à l'épreuve cette interprétation dans ce même chapitre pour la biologie de l'évolution, mais il faut bien dire qu'elle n'effacera pas – quand bien même elle se montrerait productive – la négativité qui dominait notre présentation de la contingence.

S'il y a un mépris pour une contingence qui agresse nos valeurs épistémiques, si la philosophie, les religions, et les sciences se sont liguées contre elle et tentent de l'expurger comme le perçoit Monod³⁵⁵, il se peut que cette situation conflictuelle s'éclucide à l'aune de son rapport antagoniste avec le principe de non-contradiction. En effet, elle semble échapper à ce principe dont Aristote disait qu'il est « le plus incontestable de tous³⁵⁶ » et sans doute le plus indispensable pour la science en ce qu'elle présuppose la communication de ses résultats, car sans lui « il n'y a plus de langage possible. [...] il n'est plus possible aux humains de

³⁵² « L'explication historique, elle aussi, vise à montrer que l'événement en question n'était pas dû à 'un hasard', mais qu'il était prévisible compte tenu de certaines conditions antérieures ou simultanées. L'attente dont il est fait mention n'est pas une prophétie ou une divination, mais une anticipation scientifique rationnelle qui repose sur l'hypothèse de lois générales. » Hempel 1965, p. 235.

³⁵³ Merlin 2013, p. 228. Ainsi, on peut lire chez Humphreys (1989, p. 295) que « le hasard pur n'explique rien ».

³⁵⁴ Ballinger 2013, paragraphe 36. Voir aussi le paragraphe 35.

³⁵⁵ Cf. Monod 1970, p. 63.

³⁵⁶ Aristote, *La Métaphysique*, livre Γ, page 132.

s'entendre entre eux³⁵⁷. » Ce principe domine le *logos* tant et si bien que même Dieu doit s'y conformer, ce qu'exprime Wittgenstein avec la remarque 3.031 de son *Tractacus* :

On a dit que Dieu ne pouvait tout créer, sauf ce qui contredirait aux lois de la logique. – En effet, on ne pourrait pas dire à quoi ressemblerait un monde 'illogique'³⁵⁸.

Pour ceux qui s'interrogeraient sur la compétence théologique d'un homme qui a pourtant fait vœu de silence sur ces questions³⁵⁹, nous leur demanderons de ne pas douter davantage et de croire ce que l'on peut voir dans les écrits d'un autre Saint Thomas :

Quant aux objets qui impliquent la contradiction, ils ne sont pas compris dans la toute-puissance divine. » - Mais comme ils sont impossibles à créer, les entités contradictoires ne sont nullement comprises comme une limitation de la puissance divine que résume la parole de l'ange ou de Luc (1, 37) : « Rien n'est impossible à Dieu³⁶⁰. »

Certes, l'on pourra toujours penser que la matière est traversée de forces antagonistes, comme le conçoivent tant de savants et de poètes³⁶¹, mais aussi d'innombrables traditions religieuses, mystiques et philosophiques. Parmi ces dernières, les marxistes sont notoires pour leur analyse des contradictions qui structurent et expliquent l'ordre social ainsi que ses transformations, mais leur dilection pour la dialectique les conduit parfois à percevoir des contradictions jusque dans la nature. Ils commettent donc ingénument la projection que le plus célèbre d'entre eux a reproché au plus célèbre des biologistes³⁶². On trouvera bien d'autres exemples de cela chez Engels³⁶³, mais encore chez un auteur qui est tout à la fois un biologiste brillant et un marxiste convaincu. J.B.S. Haldane pensait de manière antithétique le rapport entre mutation et sélection³⁶⁴. C'est là une analyse discutable que nous aurons à cœur d'examiner en partie II, mais à l'instar des précédentes qui devinaient des puissances ennemies s'affrontant au sein de la matière, elle n'est en rien contradictoire selon le principe qui occupe notre attention. Pour cela, il faudrait que deux tendances de forces égales luttassent au même endroit et au même moment pour la réalisation ou non d'un phénomène

³⁵⁷ Ibidem, p. 135. On découvrira une intuition similaire, liant la non-contradiction et la possibilité du discours, et même l'ontologie, chez Gorgias. Du moins c'est ce que semble nous dire les doxographes à propos du *Traité du non-Être*. Cf. Dumont 1991, p. 701 *sqq.*

³⁵⁸ Wittgenstein 1921, remarque 3.031.

³⁵⁹ Voir l'aphorisme 7 de Wittgenstein 1921.

³⁶⁰ Saint Thomas d'Aquin. *La Somme Théologique*. Partie I, question 25 : La puissance divine, Article 3 : Dieu est-il tout puissant ?

³⁶¹ Pour les poètes, nous pensons tout particulièrement à Poe et aux chapitres V et VI de son *Euréka*. Il déclare notamment que « la matière n'existe que comme attraction et répulsion. » Poe 1848, p. 78.

³⁶² Voir la fameuse lettre de Marx à Engels du 10 juin 1862. Sur les errements de la lecture de Darwin par Marx, il nous a été profitable de lire Robert-Devillers 1999 et Naccache 1980.

³⁶³ Notamment dans *L'anti-Dühring* (Engels 1878) ou encore *la dialectique de la nature* (Engels 1883).

³⁶⁴ Cf. Haldane 1937b, p. 478. Sur les travaux de Haldane, nous conseillons vivement au lecteur la remarquable thèse écrite par le regretté Simon Gouz. Il y dissèque la « vision marxiste du monde de Haldane » en produisant une documentation monumentale et une clarté d'analyse exemplaire. Sur cette position particulière de Haldane, voir Gouz 2010, p. 309 ; 2013, p. 279.

donné, de telle sorte qu'une indécision l'enserme et plane à son sujet. Or, c'est justement ce que considère Haldane pour le principe d'incertitude (Heisenberg 1927) :

La théorie selon laquelle l'esprit profite du principe d'incertitude est simplement une forme de vitalisme. Car l'essence du principe d'incertitude est que certains événements ont autant de chance de se produire. Si l'esprit rend un événement plus probable qu'un autre, les lois de la physique sont transgressées dans cette mesure³⁶⁵.

Ici, nous sommes en présence de deux thèses. La première nous apprend qu'il est faux de considérer que l'esprit utilise le monde quantique à son avantage, ce qui pourrait notamment expliquer sa liberté. Nous y reviendrons. Pour l'heure, il nous faut discuter de la seconde, qui est vulgaire sans être triviale : la mécanique quantique semble échapper au principe de non-contradiction³⁶⁶. Nous disions qu'elle est commune, car la superposition se pense bien souvent comme une contradiction larvée dans l'infiniment petit et que l'un des plus grands spécialistes de cette discipline avait choisi pour blason le *Taijitu*³⁶⁷. Pourtant, il existe des raisons de penser que cette superposition et la contradiction qui l'accompagne ne sont que suspectées à partir de l'imprédictibilité fine des phénomènes quantiques. Schrödinger nous invite à le concevoir quand il commente sa propre équation qui intègre justement ces étrangetés de la nouvelle physique : « Il n'y a pas de fonction ψ dans la vie³⁶⁸. » Qui plus est, avec des probabilités égales comme dans la citation de Haldane, on retrouve le problème du principe d'indifférence que la philosophie avait jadis manipulé pour traiter la question du libre arbitre, et que l'on retrouvera ridiculisé par Laplace en amont de son fameux énoncé³⁶⁹. Choisissons au hasard un isotope radioactif. Soit un échantillon de Bohrium 271 : la théorie prévoit qu'à l'instant où vous lisez cette phrase, la moitié s'est déjà désintégrée. Les théories physiques peuvent désormais nous expliquer pourquoi sa période n'est que de 1.2 seconde et pas égale à 311.040 milliards d'années, soit la très longue vie de *Brahmâ*. Seulement, elle suppose aussi que pour un atome particulier, il y a équiprobabilité à chaque instant entre sa

³⁶⁵ Cf. Haldane 1934. Nous empruntons sa traduction à Gouz 2010, p. 818.

³⁶⁶ Comme au principe de raison suffisante. Cf. Bitbol 1998, chapitre VIII. L'auteur reconnaît que la mécanique quantique ne saurait prouver un indéterminisme ontologique, mais il avance que le lien entre un phénomène et ses conditions de productions – sa contextualité en lien avec le problème de l'autoprédiction – constitue tout à la fois une limite pour la prédictibilité-explicabilité de ces phénomènes et le principe de raison suffisante.

³⁶⁷ Soit le symbole du fait suprême. Il est entouré du collier de l'ordre danois de l'éléphant et on peut y lire en latin : *contraria sunt complementa* (les contraires sont complémentaires). Or, il n'est pas inepte de dire que cet adage s'applique à la définition de la contingence, vu que la contradiction est gravée au cœur de ce concept.

³⁶⁸ Schrödinger 1936, p. 13. D'ailleurs le physicien autrichien rejette que l'on puisse expliquer le libre arbitre en faisant appel à l'indéterminisme supposé du monde quantique.

³⁶⁹ « Cet axiome, connu sous le nom de principe de la raison suffisante, s'étend aux actions mêmes que l'on juge indifférentes. La volonté la plus libre ne peut sans un motif déterminant, leur donner naissance ; car si toutes les circonstances de deux positions étant exactement semblables, elle agissait dans l'une et s'abstenait d'agir dans l'autre, son choix serait un effet sans cause : elle serait [...] le hasard aveugle des épicuriens. L'opinion contraire est une illusion de l'esprit qui, perdant de vue les raisons fugitives du choix de la volonté dans les choses indifférentes, se persuade qu'elle s'est déterminée d'elle-même et sans motifs. » Laplace 1814, p. 2.

désintégration ou sa non-désintégration. En cela, il est comparable à l'âne de Buridan³⁷⁰, si l'on veut bien remplacer l'avoine et l'eau par les deux possibilités susmentionnées. Ici, même un penseur qui considère que la contingence n'est en rien une « illusion » pourra nous rappeler que s'il « n'y a pas de raison pour qu'un contraire se réalise plutôt que l'autre, il ne se produit rien³⁷¹. » Dès lors, on ne voit pas pourquoi il y aurait de la désintégration selon la théorie physique, à moins d'admettre qu'elle ignore justement certaines variables, et l'on ne voit pas non plus pourquoi dans un protocole avec des fentes de Young ou avec un interféromètre de Mach-Zehnder, le temps ne suspend pas son vol à chaque expérience³⁷². Ainsi vient notre argument : étant donné que toute la matière est constituée par des particules décrites par la physique quantique, nous affirmons que la contingence pure n'est pas dans le monde, car si c'était le cas, il ne s'y passerait rien³⁷³. Nous l'avons dit : il y a des interprétations déterministes de la mécanique quantique, et l'on peut même penser qu'elle le serait davantage que la physique du chaos³⁷⁴. En nous appuyant sur ce qui précède, nous pouvons annoncer qu'à la différence de mesdames Merlin et Millstein, nous ne professons pas d'agnosticisme pour ce problème particulier.

2.1.2.2. La contingence et le possible

Pour bien débiter cette section, nous comptons rappeler que dans le carré logique le possible est un subcontraire du contingent, ce qui signifie que pour deux propositions non universelles partageant les mêmes prédicats, l'une affirme tandis que l'autre nie. Autrement dit, le contraire d'un phénomène ou d'une entité contingente est possible. Ce qui fait qu'on peut les confondre dans la mesure où ces qualifications sont interchangeables. Cela étant dit, nous pouvons reprendre la définition *B* donnée par Lalande sur le contingent. Souvenons-nous qu'elle portait sur les futurs contingents ou possibles. Un problème que la philosophie a depuis longtemps étudié puisqu'il fut au cœur d'une antique aporie que Diodore (mort en 284

³⁷⁰ Il semble que ce dilemme n'apparaît pas dans les écrits de Jean Buridan, mais plutôt d'Aristote. Aussi, il n'est pas improbable que l'analogie que nous allons présenter a été tentée par d'autres auteurs avant nous.

³⁷¹ Pour reprendre la célèbre formule que l'on peut lire dans le *Lac* de Lamartine (1820). Malheureusement, il s'agit d'un plagiat d'Antoine-Léonard Thomas et son *Ode sur le temps*.

³⁷² Boutroux 1874, p. 56.

³⁷³ Nous retournons en quelque sorte l'argument bergsonien sur l'efficace du temps.

³⁷⁴ Weinberg (1992, p. 44) considère que l'équation de Schrödinger (1926) est déterministe dans la mesure où les conditions initiales pilotent strictement l'évolution du système considéré (voir aussi Schlosshauer 2004 sur ce point), et que les solutions des équations de la mécanique quantique, à défaut d'être linéaires (donc peu affectées par le problème de la sensibilité aux conditions initiales), sont non chaotiques (Ibidem, p. 79-88). Pour une discussion plus technique des interprétations alternatives de la mécanique quantique, lire Le Bihan 2008.

avant J.C.) pensa résoudre avec son argument dominateur³⁷⁵. Nous allons le présenter en utilisant une formulation simplifiée que nous empruntons à Vuillemin :

L'aporie consiste à démontrer l'incompatibilité de quatre prémisses principales et généralement acceptées :

A. Le passé est irrévocable.

B. De l'impossible au possible la conséquence n'est pas bonne.

C. Il y a des possibles qui ne se réaliseront jamais.

D. NC. (Principe de nécessité conditionnelle). Ce qui est ne peut pas ne pas être pendant qu'il est³⁷⁶.

Si l'on confond la nécessité avec l'irrévocabilité et que l'on relie les arguments *A* et *D*, il nous suffira d'une extrapolation pour déclarer avec la proposition *B* qu'il est impossible qu'un événement qui s'est réalisé pouvait se produire autrement qu'il ne l'a été. Pour le formuler autrement, on concevra qu'en progressant dans la série temporelle, on regarde un futur comme contingent avec *C* qui deviendra présent, faisant que la nécessité conditionnelle *D* s'applique, puis devient passé et donc irrévocable selon *A*. La prémisse *B* sert de trait d'union entre *A* et *D* : elle nous permet de saisir que l'impression de contingence que nous entretenons envers un état du monde est entièrement dépendante de sa place dans la série temporelle. Ici, le lecteur pourrait remarquer que tout le poids de la démonstration semble porté par la nature du temps. Soit elle est finie et il y aura bien une fois la série temporelle close, un ensemble de possibles d'un point de vue logique et physique qui ne se seront pas réalisés ; soit elle est infinie et tous les événements pourront se produire, faisant que le domaine du possible se confond avec celui du réel.

Que dire de la prémisse *A* ? Les discussions ou les fictions portant sur la possibilité et les conséquences des voyages dans le temps permettent de la réfuter hypothétiquement. Interrogeant une telle éventualité, David Lewis remarque que l'idée même de possibilité est équivoque, car l'on peut très bien imaginer qu'une personne remonte le cours du temps pour y changer quelque événement sans grande importance, sans que l'on n'y trouve rien à redire. C'est pourquoi il convient de lui préférer la compossibilité que nous rencontrons déjà dans les définitions de Lalande³⁷⁷. Revenons à Lewis. Progressant dans sa réflexion, il se donne alors pour objectif d'éprouver le plus célèbre des paradoxes posés par le voyage dans le

³⁷⁵ Elle fut aussi étudiée par Aristote et Épictète.

³⁷⁶ Vuillemin 1984, p. 7. Dans les lignes qui suivent, nous choisissons cependant de présenter à notre manière la résolution de cette aporie, ce n'est donc pas exactement celle que le lecteur découvrira chez Vuillemin.

³⁷⁷ Cf. Lewis 1976, p. 150.

temps³⁷⁸. Il considère que si Tim remonte le temps pour tenter de tuer son grand-père avant qu'il n'ait engendré le père de Tim, il s'agit d'un acte irréalisable dans la mesure où il y a une impossibilité de sa réalisation avec l'existence de Tim que présuppose cet acte criminel. Il y a donc effectivement une contradiction et le seul moyen d'y échapper c'est d'admettre que l'univers se divise en des branches différentes, ce qui n'est pas satisfaisant³⁷⁹. Dans ce cas, l'impossibilité est manifeste, mais qu'en est-il pour les petites modifications du premier cas ? On imaginera bien que si notre voyageur se déplace dans le temps, mais aussi dans un lieu fort éloigné, la segmentation causale qu'envisage la relativité interdira que cette altération du tissu causal puisse affecter sa propre existence. Mais que dire d'une petite modification dans le passé et dans un lieu proche de celui où il vivra ? Pourrait-elle par ricochets successifs annuler le voyage dans le temps et donc créer une contradiction ? Cela, nous ne saurions le dire. Comme le considère Huneman à la lecture de Leibniz, seul un être omniscient pourrait répondre à ces questions, et ce quels que soient les changements que nous pouvons envisager :

Comment distinguer un événement réellement possible et non réalisé, d'un événement réellement impossible, parce que comportant envers le monde une incompatibilité jamais décelée ? Si nous ne le pouvons pas, alors notre définition de la possibilité réelle par les mondes possibles et l'impossibilité s'effondre. Mais nous ne le pouvons qu'à une condition : poser qu'il y a une pensée pour laquelle les contradictions cachées sont décelées, car sans cela, la notion de contradiction cachée, jamais décelée et que l'on ne décelera jamais, n'a aucun sens. Leibniz remplit cette condition, parce qu'il pose un entendement divin qui voit toutes les relations entre les possibles logiques ; sans cet entendement divin, sa solution au problème du possible ne tient plus³⁸⁰.

Nous n'avons pas l'omniscience, mais à mesure que nous progressons en connaissance, nous découvrons chaque jour davantage de contradictions cachées, des impossibles et des compossibles. Si en regard des lois de la physique-chimie, le domaine du possible en biologie excèdera toujours le réel, ainsi que notre capacité à anticiper l'infinité de formes organiques qui sont compatibles avec ces mêmes lois³⁸¹, il est faux d'affirmer, en s'appuyant sur les

³⁷⁸ Il semble apparaître dans la littérature de science-fiction des années 30, et bien sûr dans *Le voyageur imprudent* de Barjavel (1944).

³⁷⁹ Cf. Lewis, p. 151-152. Il n'évoque pas de théories particulières comme les mondes parallèles que l'on se plaît à lire dans la thèse de Everett. D'ailleurs, il faut noter que Russell (1912, p. 206) considère précisément l'impossibilité du voyage dans le temps comme une « simple application » du principe de non-contradiction.

³⁸⁰ Huneman 2008a, p. 388. Sur la notion de compossibilité chez Leibniz et de possibilité chez Kant comme accord avec les conditions de l'expérience, voir aussi p. 384 *et passim*. Seulement, il nous faut dire que la solution kantienne, en ce qu'elle disqualifie la contingence ontologique et confond la contingence empirique avec le changement dans le temps, ne résout pas non plus la difficulté qu'Huneman vient d'indiquer, puisque la compossibilité dans un même temps de deux états n'est jamais affirmée par l'expérience, et la compossibilité à deux instants différents exclut manifestement le problème des contradictions cachées.

³⁸¹ Ce que Jacob (1970, p. 307) reconnaît volontiers en considérant l'indénombrabilité des séquences nucléotidiques et peptidiques que la nature pourrait produire.

propos de Bergson, que l'on ne peut se représenter celles qui vont advenir³⁸². Contre la philosophie qui court éternellement le risque de produire un discours aussi creux que vague sur le possible et qu'on en viendrait à qualifier parfois de « pitoyable » avec Kant (1781, p. 210), la biologie réhabilite ce langage, car elle sait le borner et penser avec toujours plus de finesse des compossibilités et des incompossibilités. Comme nous le découvrirons dans les parties suivantes, elle réussit cette prouesse par deux grandes voies : en pensant les multiples contraintes propres à la constitution des organismes, et en considérant celles imposées par leurs environnements physique et sélectif.

2.1.2.3. Le hasard, la chance et le probable

Si le mot de chance renvoie étymologiquement à une chute³⁸³ et donc un événement difficilement prédictible en ce qu'il est inattendu dans la vie de tous les jours, son lien avec le hasard nous est de même suggéré par une analyse similaire : les latins utilisaient le mot *cadentia* pour désigner le résultat d'un jeu d'osselet, ce qui nous permet de le rapprocher du hasard³⁸⁴ (*az-zahr*) des Arabes qui désignaient ainsi un jeu de dés. Le hasard est encore affaire de jeu quand on tente de le domestiquer pour produire des suites de nombres aléatoires dans les jeux d'argent ou les jeux vidéo et tant d'autres applications. Mais ici, il faut dire que l'on ne crée pas de véritable hasard qui soit totalement imprédictible, même si l'on peut toujours se rapprocher de cet objectif. Pour ce faire, on utilise soit des algorithmes, dont la célèbre fonction *rand*³⁸⁵ et les fonctions semblables, soit des processus physiques imprédictibles du

³⁸² « Au fond des doctrines qui méconnaissent la nouveauté radicale de chaque moment de l'évolution il y a bien des malentendus, bien des erreurs. Mais il y a surtout l'idée que le possible est moins que le réel, et que, pour cette raison, la possibilité des choses précède leur existence. Elles seraient ainsi représentables par avance : elles pourraient être pensées avant d'être réalisées. Mais c'est l'inverse qui est la vérité. Si nous laissons de côté les systèmes clos, soumis à des lois purement mathématiques, isolables parce que la durée ne mord pas sur eux, si nous considérons l'ensemble de la réalité concrète ou tout simplement le monde de la vie, et à plus forte raison celui de la conscience, nous trouvons qu'il y a plus, et non pas moins, dans la possibilité de chacun des états. » Bergson 1934, p. 61-62, nous citons l'édition de 1969. Pour une discussion sur l'infini du possible, voir le chapitre 1 de Boutroux 1874.

³⁸³ Cf. Ceccarelli *et al.* 2018, p. 30 pour des précisions sur l'étymologie de ce mot.

³⁸⁴ Nous tenons ces deux dernières précisions étymologiques du CNRTL.

³⁸⁵ La comparaison avec le hasard qui se dévoile en biologie, Millstein (2002b) remarque qu'elle n'est nullement aléatoire et fonctionne de manière déterministe. On part le plus souvent de l'horloge de l'ordinateur ou toute autre mesure du temps (Millstein cite d'ailleurs le temps entre deux pressions sur le clavier), les valeurs obtenues sont injectées dans une équation plus ou moins complexe qui en tirera la valeur apparemment aléatoire qui sera utilisée dans une application donnée.

fait de leur comportement chaotique ou encore de leur lien avec le monde quantique³⁸⁶. On peut en outre mélanger ces deux approches pour produire une suite de chiffres qui sera en apparence aléatoire. L'aléatoire ou le hasard est ici synonyme de complexité et l'on pourrait un tant soit peu le rapprocher, quoiqu'imparfaitement, des conceptions de Cournot que nous étudierons davantage par la suite. Il y a effectivement la rencontre de séries causalement indépendantes³⁸⁷ entre l'horloge d'un ordinateur pour la fonction *rand* et un algorithme, et nous pouvons en dire de même pour des générateurs plus complexes qui vont, pour ainsi dire, brancher plusieurs séries de chaînes causales indépendantes de manière à brouiller leurs structures et rendre leur résultat final imprédictible.

Aussi, nous avons déjà rapproché le hasard du mot de contingence en le substituant à ce dernier dans une citation de Poincaré afin de signaler qu'ils contrecarraient tous deux notre quête d'explication. Cependant, l'on peut tout de même le distinguer de la contingence avec Meillassoux qui discerne dans le hasard une « logique structurée de la contingence » par le jeu des probabilités. La contingence se laisse mieux dire de phénomènes nouveaux et uniques – nous verrons que pour Meillassoux elle s'applique à l'émergence de la vie et des espèces, tandis que le hasard s'entend comme un tirage « dans une classe de cas déjà dénombrés³⁸⁸ ». Il évoque donc moins la surprise et davantage la répétition. De ce fait, on ne peut dire de lui qu'il est « l'antithèse de toute lois³⁸⁹ » comme le questionnait Poincaré à des fins rhétoriques. Il semble donc que l'on peut capturer les régularités qu'exhibe le hasard par des lois probabilistes. Il n'est d'ailleurs pas rare de penser les probabilités comme des mesures de la possibilité d'un type d'événement, tout comme le fait Karl Popper avec sa conception propensionniste que nous allons examiner à l'aide des analyses développées par Isabelle Drouet dans sa thèse³⁹⁰. Cela nous servira puisqu'il existe en biologie une conception propensionniste de la *fitness*. Popper envisage de manière objective³⁹¹ les probabilités comme l'évaluation quantitative de la possibilité de survenue d'un événement dans une situation particulière. Les propensions ainsi conçues présenteraient une ressemblance avec la notion de force newtonienne³⁹² ; elles sont en cela inobservables autrement que par les effets qu'on leur

³⁸⁶ On pourra invoquer des interprétations déterministes de la mécanique quantique pour nier que cet aléatoire soit parfait. Même Deutsch (1985, p. 113-114) examine dans le cadre de la théorie de Everett la possibilité de produire une série de chiffres pouvant servir en cryptographie avec un ordinateur quantique.

³⁸⁷ Cournot 1843, p. 73.

³⁸⁸ Les deux citations précédentes proviennent de la thèse de Quentin Meillassoux 1997, p. 15-16.

³⁸⁹ Poincaré 1908, p. 64.

³⁹⁰³⁹⁰ Drouet 2007, voir tout particulièrement les pages 194-195.

³⁹¹ Pour une typologie des raisonnements probabilistes séparant une classe objective et une classe subjective, voir Martin, in Kupiec *et al.* 2009, p. 50.

³⁹² Drouet 2007, p. 191.

associe, ce qui constitue une fragilité de l'analyse poppérienne, comme ne manque pas de le relever Drouet³⁹³. Dans les chapitres V et VIII, nous concevrons la génétique des populations comme une théorie analogue à la mécanique classique, faisant intervenir un ensemble de forces et une loi générale permettant de les conjuguer pour obtenir leur résultante. On trouve justement chez Popper une déclaration éclairant la signification d'une telle combinaison de forces dans l'économie de sa théorie propensionniste :

Lorsque la propension est inférieure à 1, on peut interpréter cela comme dénotant l'existence de forces concurrentes, "tirant" en quelque sorte le phénomène dans des directions opposées, mais sans encore produire ou contrôler un processus effectif. Les propensions et les forces n'apparaissent plus alors comme des entités du même type : les forces se combinent en propensions ; une propension est une résultante de forces³⁹⁴.

Si l'on s'autorise à commuer la propension en probabilité, alors on s'apercevra que le raisonnement poppérien ne peut nous être d'aucune utilité pour comprendre la réalisation de phénomènes physiques simples dont le devenir est piloté par un ensemble de « forces » antagonistes, mais dont l'une finit fatalement par l'emporter, ce qui est bien évidemment le cas de la chute des corps. Il ne semble donc pouvoir s'appliquer qu'à des situations où l'on observe la coalescence d'un grand nombre de « forces » dont aucune n'est capable à elle seule de toujours l'emporter, ce qui traduit selon nous la présence d'une complexité épistémique qui distingue ces situations de celle que nous avons précédemment envisagée. Aussi, et du point de vue de la répétabilité, on aura du mal à concevoir comment le propensionnisme peut rendre compte de l'actualisation d'un événement considéré dans son unicité, si tant est qu'il fût contraint par des tendances physiques dont certaines retardaient sa survenue quand d'autres la favorisaient³⁹⁵. On ne voit pas non plus comment le propensionnisme se distingue du fréquentisme quand on veut l'appliquer à des situations qui se répètent sur le long terme³⁹⁶.

C'est pour toutes ces raisons que nous préférons au propensionnisme une interprétation subjective des probabilités, puisque la conception de Popper dépend ultimement de notre connaissance précise des tendances présentes, ainsi que de notre capacité à calculer le produit de leur conjonction, mais qu'il décide d'ignorer cette complexité en jugeant que son propensionnisme ne se rapporte pas au degré d'informations dont disposent les agents épistémiques³⁹⁷ pour invoquer des entités métaphysiques qui ne trouvent selon nous et Drouet

³⁹³ Ibidem, p. 217 *sq.*

³⁹⁴ Popper 1990, p. 34. In Drouet 2007, p. 192.

³⁹⁵ Drouet (2007, p. 233) montre bien en quoi le problème de l'actualisation des événements singuliers n'est pas « central » pour Popper.

³⁹⁶ Sur ce point, voir Drouet 2007, p. 208.

³⁹⁷ Cf. Drouet 2007, p. 238.

leur justification que dans son inclination pour l'indéterminisme³⁹⁸. Certes, l'on pourra tolérer que l'on qualifie les probabilités d'objectives en les pensant comme le résultat d'un accord intersubjectif avec Gillies³⁹⁹ ou en raison de leur robustesse avec Merlin⁴⁰⁰. Nous n'avons rien contre cette appellation tant qu'elle ne prétend pas signifier autre chose qu'un trait d'union entre la complexité des phénomènes et nos limitations cognitives⁴⁰¹. Il nous semble que l'on peut toutefois sauver partiellement la théorie de Popper en considérant que le raisonnement probabiliste s'applique bien à des situations où des *forces* nombreuses et potentiellement antagonistes pourront agir de manière répétée, c'est pour nous le signe d'une « structure causale commune⁴⁰² » comme le concevait Merlin lors de ses considérations sur la robustesse des résultats obtenus par différents modèles probabilistes. Nous serions presque tenté de suivre les options d'un Finetti et proclamer que « la probabilité n'existe pas⁴⁰³ » (en dehors de notre esprit), mais nous discernons à travers son subjectivisme des régularités une impasse épistémique, en ce qu'il se révèle solidaire d'une classification dichotomique de la légalité, avec d'une part des lois déterministes et d'autre part des lois probabilistes, ce qui revient selon nous à reculer pour mieux sauter. Néanmoins, les probabilités nous seront précieuses toutes les fois où nous rencontrerons des situations qui se répètent en biologie.

2.2. Une brève analyse des sciences historiques

Dans cette section, nous allons proposer une courte analyse des sciences historiques. Bien souvent il sera question d'histoire humaine ; elle nous servira de modèle pour penser les spécificités des sciences historiques dont nous avons déjà repéré quelques particularités saillantes. Toutes ces disciplines envisagent habituellement les phénomènes qu'elles prennent pour objet dans leur singularité, que celle-ci se rapporte à des propriétés originales de ces

³⁹⁸ Sur ce point, voir Drouet 2007, p. 237.

³⁹⁹ Cf. Drouet 2007, p. 202-204.

⁴⁰⁰ La robustesse renvoie à l'indépendance d'un résultat vis-à-vis des spécificités de différents modèles.

⁴⁰¹ De même Cournot pense les possibilités de manière objective et les probabilités de manière subjective en considérant, dans la droite ligne de la fiction laplacienne, que rien n'interdit à une intelligence supérieure de produire des raisonnements probabilistes si fins qu'ils en finissent par être certains (cf. Cournot 1843, p. 82). Une telle intelligence ne serait nullement exposée à l'indépendance des causes qui lui a servi à définir le hasard dans ce même ouvrage. Aussi, nous supportons l'interprétation de Hoefler (2016, p. 41) pour qui il n'est pas bon de faire d'un hasard objectif, primitif et donc inéliminable, la meilleure explication à même de soutenir une interprétation objective des probabilités dans la mesure où nous serions conduits à admettre de nouveaux phénomènes « primitifs » (*primitives* dans le texte, ce qui désigne quelque chose de primordial dont on ne peut expliquer l'existence) dans « notre image scientifique du monde », ce que ne requiert pas le déterminisme.

⁴⁰² Merlin, in Kupiec *et al.* 2009, p. 169.

⁴⁰³ Cf. Drouet 2007, p. 222.

phénomènes ou leur situation dans l'espace et le temps. À toutes fins utiles, il convient de préciser que nous ne discuterons pas en profondeur des méthodologies propres à chacune de ces sciences. Nous procéderons comme il suit. Dans un premier temps, nous allons restituer l'ambivalence caractéristique du discours sur l'histoire : on l'encense comme il sied à un savoir vénérable ; elle serait même la plus estimable des sciences, quand elle n'est pas sévèrement rejetée dans les limbes de la non-science. Pour étayer ces appréciations positives, nous étudierons les homologues qui unissent les sciences historiques, en excluant autant que faire se peut leurs rapports aux régularités nomiques, puisque nous comptons les aborder dans un second temps. Il s'agira alors d'examiner succinctement le caractère prédictif et explicatif des lois, ainsi que leur place dans les sciences historiques. Pour finir, nous adopterons la perspective de l'histoire cosmique afin de réévaluer les problèmes que nous aurons discutés et d'en tirer les conséquences qui profiteront au bon développement de notre recherche.

2.2.1. L'histoire entre science et non-science

L'histoire est d'emblée obscure quand on tente de la saisir par son étymologie : évoquant l'énigme et le mystère, elle est véritablement une *enquête* sur le sens et la cause des événements avec Hérodote. Mais que l'on fasse un bond dans les siècles pour consulter la définition laconique qu'en donne un digne successeur du père de l'histoire, et l'on n'aura pas davantage dissipé l'opacité que nous évoquions. Ainsi, pour Marc Bloch, elle est tout bonnement la « science du changement⁴⁰⁴. » Son ambition épistémique porte en elle la marque de l'*hubris*, puisqu'elle tente de couvrir d'un discours signifiant ce qu'il y a de plus grand, ce « Monde [qui] est changement⁴⁰⁵. » Parce qu'elle embrasse une infinité d'objets et qu'elle peut intégrer tous les savoirs, l'histoire devrait occuper légitimement la place la plus haute dans la hiérarchie des sciences. Chez Boutroux, elle atteint ce statut grandiose, puisqu'il considère que l'histoire, et non la nature des choses, « doit être l'objet suprême de notre recherche scientifique⁴⁰⁶. » Avec moins d'outrance dans le choix des mots, Foucault reconnaît

⁴⁰⁴ Bloch 1946, p. 137. C'est là une qualification ample qui pourrait s'appliquer à toutes les sciences historiques, et que l'on retrouve d'une certaine manière chez Boutroux (1874, p. 144) qui considère l'existence d'un principe « de changement contingent » à l'œuvre dans les sciences dynamiques (il faut lire historiques).

⁴⁰⁵ Marc-Aurèle, *Pensées pour moi-même*, Livre IV, p. 61

⁴⁰⁶ Boutroux 1874, p. 145. On ne trouve pas à notre connaissance dans *La science nouvelle* de Vico (1725) de tels superlatifs, mais elle est une science, en ce qu'elle se fonde sur des axiomes et des déductions (cf. le chapitre II de ce même ouvrage). Si chez Comte, la sociologie ou « la physique sociale » occupe la place sommitale dans

dans la chose historique « la première et comme la mère de toutes les sciences de l'homme⁴⁰⁷ ». Pour Ibn Khaldoun, l'histoire est assurément une science puisque l'on doit faire preuve de méthode et d'intelligence critique face aux sources qui permettront d'en reconstituer le fil, de saisir les causes de l'essor et du déclin des civilisations, ou encore les motifs de ses acteurs⁴⁰⁸. Le savant de Tunis proclame d'ailleurs son « excellence » en raison de « la noblesse de son objet⁴⁰⁹ ». Son objet est certes noble, mais il est aussi gigantesque comme nous l'avons fait remarquer. Selon nous, cette démesure la condamne paradoxalement à n'occuper qu'une place subalterne dans l'ordre des savoirs, comme elle explique en grande partie les qualifications négatives qu'elle reçut ici et là. Cela nous semble transparaître dans la sentence de Valéry : « L'histoire justifie ce que l'on veut. Elle n'enseigne rigoureusement rien, car elle contient tout et donne des exemples de tout⁴¹⁰. » Les mots de Valéry font écho à ceux d'un autre poète s'exprimant par la bouche d'un Macbeth consumé par la folie :

C'est un récit, plein de bruit et de fureur, raconté par un idiot, et qui ne signifie rien⁴¹¹.

On pourrait croire que ces féroces critiques ne se limitassent qu'à un petit nombre de plumes marquées par le souci des belles lettres, et que cela expliquerait les excès dans le choix de leurs mots, mais il n'en est rien. Un érudit, qui ne goûtait que peu les fioritures en matière d'écriture, considérait que l'histoire n'est pas à proprement parler une science. Pour Paul Veyne, l'histoire est non-science justement parce qu'elle est inclusive au point de ne plus pouvoir distinguer ce qu'il convient de considérer comme important de ce que l'on doit rejeter comme anecdotique⁴¹². C'est pourquoi il affirme que « Tout est historique, donc l'histoire n'existe pas⁴¹³. » Ainsi s'annonce une autre critique : si l'histoire mêle l'anecdotique et le superbe, qu'elle est « le royaume de la juxtaposition⁴¹⁴ », c'est qu'elle – ou son objet – ne serait pas suffisamment structurée. Nonobstant les qualités méthodologiques évidentes qu'elle

sa classification des sciences, on observera que Littré tend à remplacer ce mot par celui d'histoire contre l'avis du père du positivisme. Cf. Petit 1992, p. 26.

⁴⁰⁷ Foucault 1966, p. 378.

⁴⁰⁸ Ibn Khaldoun 1377. Voir p. 4-14.

⁴⁰⁹ Ibidem, p. 10 et 13, pour trouver ces deux expressions.

⁴¹⁰ Valéry 1931, p. 19. L'infécondité apparente des recherches historiques est aussi notée par Khaldoun (1377, p. 79) qui remarque qu'il s'agit là d'une discipline qui n'offre que peu de gains. Certes, il est convenu de penser que l'étude de l'histoire ne débouche pas sur des applications pratiques certaines, quoique cela soit discutable pour la politique, et l'on voudrait fort bien en faire une science presque contemplative, ou encore théorique pour reprendre un terme qui à notre avis lui sied, mais qu'Aristote ne lui appliquait pas. Enfin Husserl (1911, p. 67) soutient une thèse similaire, mais plus modeste : l'histoire n'a jamais su prouver ou discréditer une doctrine philosophique ou une métaphysique particulière. Elle n'enseignerait donc rien de décisif à ce sujet.

⁴¹¹ Shakespeare 1623, Acte V, scène V, verset 28. Toutefois, Macbeth, venant d'apprendre la mort de sa femme, parlait de la vie, mais nous nous sommes autorisé avec Morange (2011b) à confondre la vie avec l'histoire.

⁴¹² Cf. Veyne (1971, p. 33) pour l'opposition entre « la vie d'un paysan nivernais » et les biographies des majestés avec l'exemple de Louis XIV.

⁴¹³ Ibidem, p. 29.

⁴¹⁴ Ibidem, p. 35.

requiert, c'est parce qu'elle semble n'être qu'une compilation de faits divers plus ou moins importants que le grand public la classe parmi les sciences molles, à défaut de la bannir du domaine scientifique. Comme nous le verrons plus loin, ce statut inférieur s'éclaire en grande partie par son absence de lois, mais aussi par d'autres carences, comme sa maigre productivité que nous avons déjà signalée, sa faible mathématisation⁴¹⁵, l'impossibilité d'y produire des expériences que l'on peut exactement répéter, etc. Quand on parle de sciences dures et de sciences molles, il n'est pas rare d'entendre cette citation apocryphe de Rutherford⁴¹⁶ : « La science, c'est soit de la physique, soit de la philatélie ». Toute fausse qu'elle puisse être, elle capture l'idée que se font tant de gens de la hiérarchie des savoirs. Comment ne pas y voir un rapprochement insidieux entre le vieil historien et ses mille anecdotes, le naturaliste et sa pléthore de créatures, plantes et pierres, avec ces originaux affectés d'une syllogomanie non pathologique, mais pour le moins pittoresque ? Avec cette caricature, les sciences historiques donnent au profane une impression semblable à celle que procuraient les cabinets de curiosité du XIX^e siècle : un amoncellement d'objets sans grande logique pour les ordonner.

Ainsi, les sciences historiques appartiendraient à un ordre subalterne de scientificité parce qu'elles seraient carencées en de nombreux points essentiels. Quant à la plus exemplaire d'entre elles, elle serait trop vaste et inclusive, ce qui en positif lui vaut bien des éloges, et, en négatif, explique qu'elle puisse sembler mal délimitée, mais encore mal structurée. Il y a donc une ambivalence qui rôde autour du statut de l'histoire, et nous allons montrer qu'elle se double d'une antinomie portant conjointement sur son sens, sa prédictibilité et donc sa scientificité. Voici comment Christophe Bouton la présente :

Résumons la structure de cette antinomie. Quatre conceptions opposées de l'histoire donnent lieu à quatre discours possibles sur l'histoire. À la thèse que l'histoire a un sens (un but et une signification globale) s'oppose la thèse contraire qui rejette toute tentative de trouver un sens à l'histoire. La thèse se décompose elle-même en deux parties : ou bien

⁴¹⁵ On a longtemps déprécié la biologie en considérant d'une part qu'elle était peu ou pas mathématisée et en admettant d'autre part l'indispensabilité des mathématiques dans la définition de la scientificité (e.g. Kant 1786, p. 11-12). Cette indispensabilité est aussi portée de manière implicite par la célèbre citation de Galilée sur ce livre de la nature, véritable métaphore de la science, qui serait écrit avec des symboles mathématiques (Galilée 1623, in Chauviré 1980, p. 141). Cependant, on pouvait également penser que de nombreux outils de cette discipline s'appliquent mal en biologie en raison de la complexité de organismes (cf. Buffon, *Œuvres complètes*, T.1, p. 32-33), ce qui laisserait croire que les mathématiques ne sont pas nécessaires à leur étude. Sur la place des mathématiques dans la pensée de Buffon, voir Hoquet 2002, chapitre I.2, mais encore p. 577. Mayr (1982, p. 52-53) a d'ailleurs effectivement reconnu que dans de nombreux cas leur contribution était faible en biologie. Mais comme nous le suggérons, et nous le montrerons davantage, les mathématiques sont désormais incontournables en biologie, et mieux, les progrès de cette science permirent le développement d'objets mathématiques dont la fécondité dépasse leur champ d'application d'origine (e.g. la variance). Sur l'indispensabilité des mathématiques en sciences et en biologie, voir enfin Huneman et Dutreuil 2014.

⁴¹⁶ Après moult recherches, nous n'avons pas pu trouver la preuve qu'il l'ait soit écrite, soit prononcée. Nous la jugeons donc apocryphe jusqu'à preuve du contraire.

on considère que l'histoire échappe à l'action des hommes (conception providentialiste ou naturaliste), ou bien on attribue son origine aux individus et aux peuples (conception pratique et rationaliste). Cette bipartition se retrouve dans l'antithèse, car c'est une chose de penser l'histoire comme un chaos livré au hasard ou au Fatum (conception fataliste), c'en est une autre d'attribuer aux hommes la responsabilité de l'absurdité de l'histoire, identifiée au déclin de l'humanité (conception pessimiste). L'antinomie de l'histoire est l'impensé de l'histoire. Car elle est présente à l'horizon de toutes les réflexions sur l'histoire sans jamais être formulée explicitement et dans toutes ses ramifications⁴¹⁷.

Du côté de la thèse et dans sa version providentialiste, nous pouvons ranger la plupart des philosophies de l'histoire qui s'appuient sur les religions dites révélées, comme Saint Augustin dans *La cité de Dieu*⁴¹⁸. À la version naturaliste de la thèse, nous pourrions accorder les conceptions développées par Kant (1784) dans son *Idée d'une histoire universelle du point de vue cosmopolite* en ce qu'elles éclipsent la notion de liberté pour nous amener à déceler dans « l'histoire de l'espèce humaine [...] comme l'exécution d'un plan caché de la nature⁴¹⁹ ». La finalité et le progrès dominent le tableau de cette philosophie de l'histoire : l'Homme n'est pas un simple jeu de la nature ; elle ne fait rien de superflu (cf. proposition III) ; elle vise le plein développement de ses dispositions (propositions I et II). Elle tire d'ailleurs profit des antagonismes et des guerres pour parvenir à cette fin (propositions IV et VII), il y aurait là une ruse de la nature comme on trouve une ruse de la raison chez Hegel. Toujours du côté de la thèse, mais cette fois-ci dans ses versions rationaliste et pratique, nous pourrions ranger la perspective eudémoniste que développe Kant (1798) dans *Le conflit des facultés* : par ses efforts le genre humain peut atteindre un développement moral complet et le bonheur son maximum. C'est dans cette même catégorie que nous incorporons les doctrines marxistes :

En fait, le royaume de la liberté commence seulement là où l'on cesse de travailler par nécessité et opportunité imposée de l'extérieur ; il se situe donc, par nature, au-delà de la sphère de production matérielle proprement dite. [...] Mais cette activité constituera toujours le royaume de la nécessité. C'est au-delà que commence le développement des forces humaines comme fin en soi, le véritable royaume de la liberté qui ne peut s'épanouir qu'en se fondant sur l'autre royaume, sur l'autre base, celle de la nécessité. La condition essentielle de cet épanouissement est la réduction de la journée de travail⁴²⁰.

⁴¹⁷ Bouton 2004, p. 22.

⁴¹⁸ Cela n'est qu'en partie vrai si l'on considère que Saint Augustin [1854] récusait que les hommes soient les esclaves du destin et notamment des influences astrales (cf. le livre V), mais il s'agit davantage d'une critique des croyances des romains qu'une réfutation de l'idée selon laquelle l'histoire humaine est guidée, et même contrôlée, par une force supraterrrestre. En effet, il cite *La Bible* pour affirmer que « C'est par moi [Dieu] que les rois règnent, c'est par moi que les tyrans dominent sur la Terre. » (Ibidem, p. 288), ce qu'il confirme ainsi : « N'attribuons donc la puissance de disposer des sceptres et des empires qu'au vrai Dieu » (Ibidem, p. 290). Sur les conceptions de Saint Augustin, voir Löwith (1949, p. 200 *sqq.*) qui examine également les thèses de Bossuet (1681) et qu'il confronte à la philosophie de l'histoire portée par Voltaire (1753, p. 10) dont on se souviendra qu'il a forgé le syntagme. Cf. Löwith 1949, p. 143 et 175 et les pages qui suivent celles indiquées.

⁴¹⁹ Cf. Kant 1784, VIII^e proposition.

⁴²⁰ Marx 1894, p. 742. Ou Sartre 1960, p. 36 : « Aussitôt qu'il existera une marge de liberté réelle au-delà de la production de vie, le marxisme aura vécu, une philosophie de la liberté prendra sa place » et Hegel 1830, p. 334 : « Le but de l'histoire universelle est précisément que l'Esprit se développe jusqu'à constituer une (nouvelle)

Du côté de l'antithèse dans sa version fataliste, Christophe Bouton ne nous indique pas de références particulières, mais l'on peut y attacher quelques conceptions antiques, comme celle d'un Héraclite qui pense le monde animé par le feu et périssant par le feu pour un beau jour renaître⁴²¹, ou encore Sénèque dans ses *Questions naturelles*⁴²². C'est en quelque sorte la perspective de l'éternel retour à l'échelle mondaine. Pour la version pessimiste de l'antithèse, Bouton invoque d'une part Rousseau et d'autre part les conceptions terroriste et abdéritique envisagées par Kant (1798). Avec la première, nous devrions être terrorisés par la perspective de notre régression sans fin, quant à la seconde, elle évoque les crises cycliques qui frappèrent la ville d'Abdère et correspond à l'oscillation ou la stagnation de notre espèce. À cette occasion, Kant compare l'humanité à Sisyphe roulant son rocher dans les enfers, puni pour avoir osé menotter la mort. Ici, l'éternel retour ne s'explique pas par la mise en branle d'un rouage cosmique, mais bien par l'imperfection d'une humanité libre mais inconstante.

Au-delà de la diversité des opinions que l'on peut concevoir sur le devenir historique et l'ambivalence que nous avons mentionnée, il nous faut dire en quoi cette présentation servira à la fois la bonne intelligence de cette section et de notre thèse en général. Mais avant, nous sommes obligé d'adresser quelques critiques à son auteur. Christophe Bouton dit de son antinomie qu'elle est « l'impensé de l'histoire⁴²³ », mais l'a-t-il lui-même suffisamment pensée ? Jugez-en vous-même en effectuant un bond du début à la fin de son ouvrage :

Car le propre de l'antinomie de l'histoire est de présenter une alternative qui ne peut pas être tranchée de façon unilatérale, une alternative dont les deux branches ont une part de vérité, qu'il faudra déterminer⁴²⁴.

L'antinomie de l'histoire continuera sans doute sa carrière dans le domaine des idées, telle une illusion irréductible qui se réforme toujours, mais nous savons désormais que le véritable terrain où elle trouve ses solutions est celui de l'action⁴²⁵.

Le tétralemmes s'est donc envolé, puisque nous sommes désormais laissés avec l'affirmation, soit dans la thèse, soit dans l'antithèse, de l'importance primordiale du « principe de faisabilité de l'histoire⁴²⁶ » : c'est une humanité libre qui est responsable de la bonne marche de l'histoire ou de sa déroute. Cette pseudo-résolution de l'antinomie présente de nombreux défauts. Elle confère un statut d'exception à l'être humain, lui faisant peser toute la charge de

nature, un monde qui lui soit adéquat, en sorte que le sujet trouve son concept de l'Esprit dans cette seconde nature, et possède dans cette objectivité la conscience de sa liberté et de sa rationalité subjectives. C'est en cela que consiste le progrès de l'Idée en général et cette situation représente pour nous le dernier mot de l'histoire. »

⁴²¹ Cf. Dumont 1991, p. 56.

⁴²² Cf. Sénèque, *Questions naturelles*, livre 3, § 28-7 et 29-9, cité dans Cazes 1986, page 46.

⁴²³ Bouton 2004, p. 22.

⁴²⁴ Ibidem, p. 27

⁴²⁵ Ibidem, p. 315

⁴²⁶ Voir page 16 et au-delà.

l'histoire, l'installe définitivement comme sujet de l'histoire aux dépens d'une nature qui l'a enfanté et le dépasse manifestement. Aussi, ce statut d'exception procuré par la notion mal définie de « liberté » vient lui-même corrompre ce qui restait de l'antinomie en s'opposant à l'intelligibilité de l'histoire. D'une part, l'on peinera à rendre compte de son apparition du fait de son incompatibilité avec le déterminisme, mais d'autre part, on introduit une sorte de béance explicative dans le moindre de ses dénouements, ce qui n'est pas satisfaisant. Nous retrouvons ainsi le problème de l'opposition entre la contingence, ici sous le nom de liberté, et les valeurs épistémiques, soit la possibilité d'une narration scientifique qui, nous le verrons bientôt, constitue l'un des invariants de la méthode des différentes sciences historiques⁴²⁷. D'ailleurs, Bouton en convient lui-même quand il cite avec bienveillance la conception de Schelling pour qui la liberté interdit l'apparition d'un « Newton de l'histoire⁴²⁸ », ce par quoi il faut comprendre qu'elle ne puisse accéder à un haut degré de scientificité. Mais revenons à notre première critique : faire de l'Homme le sujet de l'histoire, cela revient à s'empêcher de penser sa propre disparition, alors qu'il s'agit déjà d'un impensé chez les philosophes du XVIII^e et XIX^e siècles⁴²⁹. En conséquence, nous admettons que la scientificité des disciplines historiques et la philosophie de l'histoire sont deux sujets qui s'entrecroisent. Une philosophie de l'histoire revivifiée pourrait même redorer leur scientificité pourvu qu'elle inscrive intégralement l'histoire humaine dans celles plus larges de la nature et du cosmos (cf. 2.2.3.), en pensant conjointement leur passé et leur devenir, et qu'elle fuie à grand pas les notions floues de contingence et de liberté, tout en ne niant pas l'importance de nos actes et l'humilité qu'il convient d'adopter devant la formidable complexité du processus évolutif global. Dans ce sens, il y a beaucoup à faire. Cette thèse, qui porte, il faut bien l'avouer, sur la philosophie de l'histoire, se propose d'en faire un peu⁴³⁰. Mais si nous l'écrivons c'est dans l'espoir de convaincre d'autres de faire plus. La philosophie de l'histoire doit entamer sa mutation : elle ne peut plus s'identifier à cet oiseau qui s'envole dans le jour qui s'achève pour ne contempler que la vie endormie⁴³¹. Elle doit aussi partir à l'aube et porter son regard au-delà de l'aurore.

⁴²⁷ Nous avons déjà évoqué quelques-uns de ces invariants qui venaient fonder l'unité des sciences historiques et le modèle prototypique des sciences historiques de Cleland 2010 ; 2011. Il s'agissait entre autres de rechercher des causes et de tester des hypothèses à leur sujet. Sur cette question, voir aussi Jeffares 2007.

⁴²⁸ Sur ce point, voir Bouton 2004, p. 54-55.

⁴²⁹ E.g. Kant (1784) avec la troisième proposition ou encore Schopenhauer (1859, p. 351) sur l'immortalité des espèces et donc la nôtre, mais aussi Hegel et Marx.

⁴³⁰ Cf. le chapitre X et la conclusion générale de cette thèse.

⁴³¹ Nous faisons référence à la conclusion de la magnifique préface (c'est là une constante hégélienne) des *Principes de la philosophie du droit* : « Pour dire encore un mot sur la prétention d'enseigner comment doit être le monde, nous remarquons qu'en tout cas, la philosophie vient toujours trop tard. En tant que pensée du monde, elle apparaît seulement lorsque la réalité a accompli et terminé son processus de formation. [...]. Ce n'est qu'au début du crépuscule que la chouette de Minerve prend son vol. » Hegel 1820, p. 45.

Nous venons d'affirmer que l'élaboration d'une certaine philosophie de l'histoire et la narration scientifique qui l'accompagne traçaient le chemin vers la résolution de l'antinomie de l'histoire que nous soumettait Christophe Bouton. Nous critiquions alors la contingence et la liberté dans lesquelles nous discernons des ruptures qui viennent briser les chaînes de continuité que tente d'assembler et donc restituer une narration historique. En évoquant Paul Veyne à dessein, nous suggérons prudemment le caractère incontournable de la dimension narrative des sciences historiques, puisqu'il dit de l'histoire qu'elle est « un roman vrai⁴³² ». Il est temps de préciser l'importance et les limitations de cette narration scientifique, ainsi que le souci de continuité qu'elle suppose⁴³³. La narration, comme chacun pourra le comprendre en lisant Hérodote, Ibn Khaldoun, mais aussi Ricœur⁴³⁴, est une explication contextuelle, impliquant des choix sur les détails des scènes qu'elle reproduit dans le discours, redonnant les mobiles et la psychologie de ceux qui ont participé à l'action considérée⁴³⁵. Cette contextualité doit s'appréhender comme une mise en intrigue facilitant la compréhension de celui qui découvre une histoire donnée. Or, nous disions que cela suppose des choix, voire que l'on utilise des artifices rhétoriques pour faciliter la compréhension, quitte à s'éloigner de la réalité historique qu'on s'était donné de ressusciter. Il en résulte une compression du réel dans le langage du narrateur-historien ; une réduction de la quantité d'informations qui est utile en ce qu'elle permet de saisir rétrospectivement le déroulement des événements, mais qui ne suffit pas pour prédire leur suite, comme le présente admirablement Gallie :

En général, la possibilité de prédire est présente dans toute histoire comme elle l'est par les spéculations que l'on forme dans notre vie de tous les jours [...] Ici, il faut remarquer que dans les récits, la relation de prédictibilité entre événements n'est sans doute pas aussi importante que la relation inverse qui nous permet de voir, non pas qu'un événement antérieur en a appelé un autre qui le suit de manière nécessaire, mais qu'un événement particulier requerrait des événements antérieurs comme condition nécessaire de son apparition. Cette relation, plutôt que la prédictibilité de certains événements, étant donné l'occurrence d'autres, est le principal lien de continuité logique dans toute histoire⁴³⁶.

⁴³² Veyne 1971, p. x. Pour mieux saisir ce qu'il entend par cette expression, qui a de quoi surprendre et agacer comme il le reconnaît lui-même, il convient de considérer notamment son traitement de la différence qu'il perçoit entre les vérités historiques et les vérités scientifiques (Ibidem, p. 345-346). Il faut noter que cette expression est déjà employée par Raymond Aron dans la troisième leçon de son cours intitulé « Philosophie et histoire », diffusée par Radio Sorbonne le 16 décembre 1963. Lien du cours :

<https://www.franceculture.fr/emissions/les-conferences-du-soir/raymond-aron-35>

⁴³³ Cela est tout à fait manifeste dans les écrits de Foucault 1966.

⁴³⁴ Ricœur 1991. Les conceptions de Ricœur sont mobilisées dans leurs thèses respectives par Huneman (2000, p. 708-709) pour la biologie de l'évolution en général, mais aussi par Coreau (2009, p. 98-99) pour supporter sa tentative d'exploration par la narration des futurs possibles en écologie, et Federau (2016, p. 203) pour le récit de l'Anthropocène et des bouleversements qu'il intègre. Quant à la thèse de Pierre de Jouvancourt (2022) proposant une archéologie réflexive du concept d'Anthropocène, la dimension narrative et son analyse y tiennent une place centrale, mais l'on ne peut pas en dire autant des travaux de Ricœur qui ne sont mentionnés qu'une fois.

⁴³⁵ Sur ce point, voir notamment Dray 1957.

⁴³⁶ Gallie 1964, p. 26. Voir aussi Beatty 2006.

Avec Cleland, nous rencontrons une telle analyse, mais entourée de justifications théoriques différentes, dans l'exposé de sa conception prototypique des sciences historiques. En effet, elle prévoit que les effets surdéterminent leur cause, tandis que l'inverse n'est pas vrai. De ce point de vue, la compression, et donc l'incomplétude qu'engendre la narration historique telle que nous l'a présentée Gallie, brise l'idéal de symétrie porté par les thèses hempéliennes.

La narration historique est certes une tentative pour surmonter la complexité propre à l'objet des sciences historiques. Audrey Coreau la pense même nécessaire non seulement pour l'explication, mais aussi pour la prédiction. Elle considère que les approches réductionnistes nous mènent fatalement à « une explosion combinatoire⁴³⁷ » qui paralyse les chercheurs et les empêchent de s'essayer à la futurologie en écologie. Toutefois, la plupart des commentateurs qui ont remarqué l'importance de la démarche narrative dans les sciences historiques ont également accepté que celle-ci pouvait être conciliable avec ce que l'on considère être des pratiques scientifiques plus rigoureuses, comme la production d'expériences, de lois, et de modèles mathématiques des phénomènes. C'est ce que semble nous dire Philippe Huneman qui conçoit néanmoins avec Paul Ricœur « l'irréductibilité de la dimension narrative dans toute histoire⁴³⁸ ». Il illustre cela par des explications qui font intervenir la sélection naturelle :

Former une explication sélective, c'est en quelque sorte raconter une histoire. La compréhension exigée ressemble à la compréhension des motivations des personnages, en d'autres termes elle est fondamentalement *narrative*. La question n'est pas d'une sorte de rudimentarité de la biologie, face à la formulation extrême des sciences physico-chimiques. On peut tout-à-fait produire des modèles extrêmement mathématisés, comme la génétique des populations l'a fait depuis Fisher, mais l'histoire au sens propre en est tout aussi capable, que ce soient des modèles en démographie ou en économie. Reste que la *narrativité* est une forme essentielle de la compréhension historique, et que tout modèle formel ne prend sa pertinence que replacé sur un tel fond de compréhension⁴³⁹.

Stephen Jay Gould ne dirait pas mieux⁴⁴⁰. Que faut-il conclure de tout cela ? D'une part, la narration scientifique semble indispensable pour contourner les difficultés d'une approche

⁴³⁷ « J'espère avoir réussi à montrer que s'il est nécessaire d'abandonner l'idée de connaître et prédire le futur dans sa totalité pour pouvoir avancer dans notre étude des futurs écologiques, ce n'est pas pour plonger dans l'explosion combinatoire ou dans un scepticisme contre-productif. Au contraire, cette fermeture n'est qu'une ouverture vers des méthodes et des concepts plus larges que ceux qui sont actuellement mobilisés et dont la complémentarité apporte, comme nous proposons tout au long de cette thèse, des perspectives prometteuses. » Coreau 2009, p. 158. Sur l'explosion combinatoire comme conséquence de l'approche réductionniste et de la complexité des objets que traite l'écologie, voir p. 77 et p. 97.

⁴³⁸ Huneman 2000, p. 709n.

⁴³⁹ Ibidem, p. 709.

⁴⁴⁰ « Toutes ces démarches sont puissantes mais ne permettent pas d'appréhender tous les aspects de la nature. Comment les scientifiques vont-ils s'y prendre pour expliquer les résultats de l'histoire, ces événements excessivement complexes qui peuvent ne se présenter qu'une fois dans leur état pleinement réalisé ? Dans de nombreux domaines – la cosmologie, la géologie, et l'évolution, entre autres –, les phénomènes naturels ne peuvent être élucidés qu'avec les outils de l'histoire. Les méthodes appropriées relèvent dans ce cas de la narration, et non pas de l'expérimentation. La traditionnelle « méthode scientifique » ne peut venir à bout des

réductionniste certes fidèle, mais infiniment compliquée, et d'autre part cette narration peut accueillir une multitude de discours scientifiques compatibles avec cette même approche. Le dilemme n'est-il que pratique ? Assurément, nous désirons une narration complète, mais qui reste hors d'atteinte, et nous ne savons produire qu'une narration incomplète ayant le mérite de nous ouvrir aux « futurs possibles » comme le considère Coreau. Mais il n'y aura qu'un seul avenir et si l'on s'autorise à penser ainsi l'activité prédictive, on court le risque de la dévaluer en abandonnant *volens nolens* son ambition originelle, puisqu'on pave la route du renouveau de la futurologie scientifique, tout en l'acheminant ultimement vers une impasse contreproductive en raison de la multiplication des conjectures qui se refusent à incarner de véritables prédictions⁴⁴¹, et la dispersion des forces heuristiques qui auraient pu profiter à la constitution d'une authentique théorie prédictive. Nous aurons ces considérations à l'esprit lorsque nous envisagerons les rapports entre l'activité de modélisation et l'amélioration de la théorie scientifique à laquelle ils sont attachés (cf. 2.4).

Avec la citation de Gallie, nous notons que c'est précisément la compression – ou la perte d'informations – propre à l'explication narrative qui déterminait son inconvertibilité en prédiction. À ce sujet, Hempel s'est toujours expliqué avec la clarté et la concision qui le rendent si appréciable. Pour les sciences humaines et les sciences historiques – ce qui inclut la biologie de l'évolution⁴⁴² –, Hempel considère que son modèle est applicable en principe, mais comme l'on ne parvient que rarement à rendre compte des phénomènes qu'elles étudient en mobilisant toutes les lois et les faits susceptibles de les expliquer ou prédire, ces sciences

phénomènes historiques. [...] Mais les procédés de la « méthode scientifique » ont leur limite, et ne peuvent atteindre le cœur de cet événement singulier qui concerna des organismes depuis longtemps disparus, habitant une Terre aux climats et aux continents très différents de ceux d'aujourd'hui. Pour comprendre l'histoire, il est nécessaire de reconstruire les événements du passé eux-mêmes, dans leurs propres termes, c'est-à-dire en relatant les phénomènes uniques en leur genre qui les ont constitués. » Gould 1989, p. 307-308. Nous avons supprimé entre crochets un bref exposé d'éléments que l'on associe aux sciences dites dures (prédiction, expérimentation, vérification, réduction, etc.). Pour l'importance de la narration dans les explications historiques, voir dans ce même ouvrage à la page 314.

⁴⁴¹ Cette tendance s'est manifestée pendant la crise du COVID. Nous en voulons pour preuve cette déclaration du SAGE (Scientific Advisory Group for Emergencies) où l'on apprend que ses membres se refusent à traiter les résultats des modèles utilisés comme des prédictions ou des prévisions et qu'ils préfèrent un mot plus faible, celui de projections : « Les projections représentent ce que la trajectoire pourrait être si l'épidémie continuait à suivre les tendances observées au cours des dernières données disponibles jusqu'au 6 septembre. Ce ne sont ni des prévisions ni des prédictions et cela peut manquer de refléter pleinement les changements récents dans la transmission qui n'ont pas encore été identifiés à l'aide des données de surveillance. » EMG, SPI-M and SPI-B: Considerations in implementing long-term 'baseline' NPIs; SAGE 87 22nd April 2021. https://assets.publishing.service.gov.uk/government/uploads/system/uploads/attachment_data/file/1017129/S137_6_SPI-M-O_Consensus_Statement.pdf Voir la section 21.

⁴⁴² Il faut lire cet extrait et ses alentours : « L'histoire de l'évolution, en tant qu'hypothèse sur le développement progressif des divers types d'organismes et sur l'extinction ultérieure de bon nombre d'entre eux, a le caractère d'un récit historique hypothétique décrivant les étapes putatives du processus évolutif, c'est la théorie associée qui fournit les informations explicatives que nous avons sur le processus. » Hempel 1965, p. 370.

ne produisent selon lui que des ébauches ou des « esquisses d'explication⁴⁴³ ». Ainsi donc, le jugement de Hempel vient confirmer notre impression : les sciences historiques ne répondent pas positivement à la thèse de la symétrie en raison de la forme incomplète de la narration, autrement dit parce que l'on s'évertue à résumer l'histoire. Cela, les philosophes de l'histoire, à l'image de Hegel⁴⁴⁴, et les historiens l'ont accepté comme une nécessité inhérente à leur objet d'étude. C'est le cas de Jacques Bainville qui déclare :

Les éléments d'un tel livre se trouvent partout. On demandera seulement s'il est possible, en cinq cents pages, de raconter, d'une manière à peu près complète, deux mille ans d'histoire de France. Nous répondons hardiment : oui. La tâche de l'historien consiste essentiellement à abréger. S'il n'abrégait pas, - et la remarque n'est pas nouvelle, - il faudrait autant de temps pour raconter l'histoire qu'elle en a mis à se faire⁴⁴⁵.

Mais n'est-ce pas la tâche de la science tout entière que de résumer l'expérience par des propositions synthétiques⁴⁴⁶, autrement dit des lois ? Si l'on en convient, alors nous revenons à notre point de départ, en admettant une classification dichotomique des sciences dont les deux branches sont capables de se conformer théoriquement à la théorie hempélienne, mais dont l'une – réunissant les sciences historiques – échoue régulièrement parce qu'elle ne peut compresser efficacement l'information. C'est là une perspective réductionniste forte et il nous faut remarquer que certains concepts mobilisés dans les narrations historiques – nous pensons aux mobiles, intentions et valeurs – lui échappent, si bien que la connexion du récit historique avec des phénomènes physiques d'arrière-plan est rendue délicate, si ce n'est impossible. Pourtant il est indéniable que ces mêmes notions portent en elles une valeur explicative, voire une valeur prédictive minimale : cela n'est que trop évident pour le concept d'intention comme de tant d'autres. La biologie de l'évolution n'intègre-t-elle pas aussi des concepts qui brouillent la connexion qu'il nous faut rétablir ? C'est une piste que nous devons explorer.

Précédemment, nous avons reconnu que le discours historique tenait pour essentielle la recherche des causes des événements du passé. Cela se vérifiait dans les écrits d'historiens comme de naturalistes⁴⁴⁷, mais aussi de philosophes. Et c'est l'un d'entre eux – déjà cité dans cette thèse – qui entreprit de définir les sciences historiques par le type particulier de causes qu'elles étudient. Il s'agit de nul autre que Whewell. Pour cela, il lui fallait au préalable distinguer deux catégories de causes, étant donné que leur étude générale, qui définit pour lui

⁴⁴³ Ibidem, p. 238.

⁴⁴⁴ Hegel 1822-1830, p. 37-38. Il y discute la nécessité de résumer l'histoire par des abstractions pour saisir la fin universelle puisque les détails d'une séquence historique donnée entravent notre capacité à l'embrasser.

⁴⁴⁵ Bainville 1924, p. 6.

⁴⁴⁶ Sur ce point, voir tout particulièrement Brandon 1996, p. 44.

⁴⁴⁷ Voir par exemple chez Mayr 1982, p. 80. Le récit historique en biologie tente de dévoiler l'influence de causes passées, soit la dépendance d'un point de vue causal entre un événement et un autre qui le précède.

les sciences étiologiques, constitue l'objectif commun de la grande majorité des disciplines – à l'exception bien sûr des sciences formelles et des sciences purement classificatoires. C'est ainsi qu'il reconnaît des sciences qui s'intéressent principalement à ce qu'il appelle une « causalité permanente⁴⁴⁸ », c'est notamment le cas de la mécanique. Contre cette dernière, il regroupe, en prenant la géologie et la paléontologie pour modèles, des sciences qui traitent de manière « rigoureuse et systématique⁴⁴⁹ » de causes à la fois transitoires, passées et contingentes. Ce sont les « sciences palétiologiques⁴⁵⁰ ». En voici une présentation succincte qui nous servira dans la suite de cette section :

Si les hommes se révèlent un jour capables de concevoir une science des changements passés par lesquels l'univers a été amené à son état présent, cette science sera correctement décrite comme la *palétiologie cosmique*. Ces sciences palétiologiques pourraient à bon droit être appelées *historiques*, si ce terme était suffisamment précis : car elles ne diffèrent pas en nature de l'histoire, puisqu'elles s'occupent de la succession des événements ; et la partie de l'histoire [ici l'histoire humaine, NDA] qui traite des causes passées des événements est, en fait, une palétiologie morale⁴⁵¹.

Sa conception influencera fortement un autre philosophe des sciences : Cournot⁴⁵². À la différence de Whewell qui tient les disciplines palétiologiques pour d'authentiques sciences, le savant français se montre indécis, oscillant entre leur disqualification pure et simple et une sorte de compromis par lequel elles acquièrent un statut hybride signalant le mélange qui les caractérise entre l'accumulation de faits et la science véritable car déductive⁴⁵³.

Avec la narration historique, nous avons établi la recherche des causes du passé comme un objectif distinguant les sciences historiques. Quant aux retombées d'une telle définition dans une perspective hempélienne, Gallie et Cleland nous ont permis de saisir que les causes révélées par l'enquête des praticiens des sciences historiques semblent suffisantes d'un point de vue explicatif pour rendre intelligible leurs conséquences, mais qu'elles ne sont que nécessaires si l'on veut prédire ces mêmes conséquences⁴⁵⁴. Pour justifier cela, on invoquera d'une part le caractère elliptique des explications historiques qui fournissent le compte-rendu d'une séquence d'événements que beaucoup d'interlocuteurs jugeront suffisant, mais qui ne saurait l'être pour compléter ce qui la suit. Bien souvent, le discours causal tente de neutraliser, voire de forclure ce qui n'appartient pas au système considéré, tout comme au

⁴⁴⁸ Whewell 1837[1847], vol. III, p. 527.

⁴⁴⁹ Ibidem, p. 534.

⁴⁵⁰ Ibidem, p. 527.

⁴⁵¹ Ibidem, p. 532. Sur les conceptions de Whewell, voir Bailhache 2005, p. 13-14.

⁴⁵² Pour mieux cerner les positions respectives de Whewell et de Cournot sur la chaîne de transmission causale que l'on tente de reconstruire dans les sciences historiques, voir Gayon 2005a et Gohau 2012.

⁴⁵³ Voir cela chez Bailhache 2005, p. 11-12.

⁴⁵⁴ Nous reprenons à notre compte l'analyse de la causalité développée par Mackie 1965.

théâtre on exclut de la scène les acteurs (donc les causes du drame) selon les besoins de l'action. Cela étant dit, il nous semble qu'il y a une spécificité des sciences historiques que nous avons passée sous silence, et il convient de réparer cela. Avec Whewell nous distinguons entre des causes permanentes et d'autres que nous qualifions de transitoires. Or, il est utile de préciser que certaines de ces causes passées peuvent avoir selon leur intensité des effets qui persistent et qui affecteront une plus ou moins grande aire d'influence. Cette longévité est telle qu'on pourrait croire qu'elles sont mises en mémoire de telle sorte qu'elles instancient une catégorie intermédiaire entre une causalité éphémère et celle que l'on pense immuable. Cette appréciation nous la rencontrerons sous diverses formes dans cette thèse⁴⁵⁵, mais elle nous semble adroitement capturée par les propos du professeur Frederick George Donnan. Schrödinger rapporte que ce dernier définissait un système historique comme un ensemble de constituants « dont les réactions à un moment donné ne sont pas déterminées uniquement par ce qui l'environne et son état présent, mais aussi par ce qu'il lui est arrivé dans son passé⁴⁵⁶. » En écoutant cela, une personne acquise aux thèses de Hempel pourrait se demander comment il faut traduire du point de vue des lois universelles que ne manque pas de respecter un système historique ces causes du passé qui continuent de produire leurs effets. Cette causalité persistante doit engendrer des régularités à travers ces mêmes lois, et il semble qu'il y ait là une piste à la fois prometteuse pour concilier le modèle déductif-nomologique et les sciences historiques. Mais pour y parvenir, nous devons tout d'abord réexaminer le statut des lois et leur rôle dans le champ de l'histoire.

2.2.2. L'histoire et la loi : deux mondes que tout oppose ?

2.2.2.1. Éléments de définition et de typologie des lois

Il n'est pas difficile de montrer que notre conception du rapport entre la prédiction et l'explication est solidaire de notre définition de la légalité et de la manière dont celle-ci peut organiser le savoir. Si Protagoras prétendait que tout énoncé présente deux versants⁴⁵⁷, nous nous proposons de faire de même en parlant des lois. Que l'on regarde n'importe quelle définition de ce terme et l'on vérifiera cette intuition. Voici d'ailleurs un extrait du centre national de ressources textuelles et linguistiques pour l'entrée loi qui fera écho à la sagacité

⁴⁵⁵ Ce sera notamment la question de l'hérédité, ou encore des systèmes dits transformationnels que Lewontin (in Levins et Lewontin 1985) oppose aux systèmes variationnels.

⁴⁵⁶ Schrödinger 1936, p. 14.

⁴⁵⁷ Voir par exemple Dumont 1991, p. 681.

du sophiste : « I. – Règle générale impérative. [...] II. – Régularité générale constatable. » Quand on parle de lois de la nature, on décrit donc un « rapport nécessaire et constant entre des phénomènes naturels observés de façon répétée et énoncé sous forme de proposition ou de règle générale non impérative, mais sans possibilité pour l'homme de les modifier ou de s'y imposer par un acte de sa volonté⁴⁵⁸. » Une loi est ainsi descriptive ou explicative en ce qu'elle sera suivie totalement ou partiellement par les entités qui doivent la respecter et elle sera prédictive dans la mesure où l'on peut inférer de sa seule connaissance le comportement de ces mêmes entités. En ce que la loi exprime d'impératif, on tirera d'elle des prédictions négatives et des prédictions positives. Si cette double potentialité des énoncés nomiques nous semble certaine, l'on pourra préciser quelles sont les entités tenues d'obéir à ces lois et ainsi attester de leur puissance de couverture ou encore de leur extension spatio-temporelle. À ce titre, les lois des hommes sont les moins puissantes et les moins certaines ; elles exprimeront leur versant explicatif lorsque l'on rendra compte de leur respect par telle ou telle personne, mais se montreront maigrement prédictives en raison de la dissociation toujours possible entre le devoir et l'agir. Mais qu'en est-il des lois suprahumaines ? Peut-on s'imaginer les voir souffrir des mêmes limitations ? Non, et l'on comprendra facilement que les lois de la nature respectent la thèse de l'identité d'autant mieux qu'elles ne peuvent être violées. Ainsi, tout ce qu'elles peuvent prescrire se produit d'une manière ou d'une autre et tout ce qu'elles proscrivent ne pourra se réaliser. La déférence envers ces lois organiques du cosmos est si forte que des traditions philosophiques et religieuses conçoivent même que les dieux s'y soumettent, alors qu'on se les représente comme des législateurs édictant ces mêmes lois auxquelles la création entière se doit d'obéir. Elles seraient l'expression d'une volonté ordinatrice à l'œuvre dans le monde⁴⁵⁹. C'est bien l'opinion de Galilée qui déclare ceci :

La nature [...] se conforme inexorablement et immuablement aux lois qui lui sont imposées sans en franchir jamais les limites et ne se préoccupe pas de savoir si ses raisons cachées et ses manières d'opérer sont à la portée de nos capacités humaines⁴⁶⁰.

Même un célèbre physicien qui ne s'en remettait pas à un dieu personnel, et serait devenu athée⁴⁶¹, considère que la découverte de ces lois occupe la cime de l'activité scientifique : « La tâche suprême du physicien est d'arriver à ces lois élémentaires universelles à partir

⁴⁵⁸ D'après le CNRTL. On retrouve ces éléments de définition chez de nombreux savants. L'idée de rapport nécessaire et constant se découvre aussi chez Dretske 1977. Suivant sa conception, il faut comprendre les lois comme des relations entre des propriétés universellement présentes (e.g. la masse, la vitesse).

⁴⁵⁹ Une recherche sur l'étymologie grecque de ce terme nous apprend qu'il dérive du radical *νόμος* [lire *nomos*] qui signifie diviser, partager, trier, mettre à part. On a donc implicitement l'idée de mise en ordre du monde.

⁴⁶⁰ Galilée 1615, p. 343.

⁴⁶¹ À en croire une lettre adressée à Gutkind, Einstein aurait abandonné ses convictions déistes au soir de sa vie.

desquelles le cosmos peut être construit par pure déduction⁴⁶². » Or, ce sont bien des lois « strictement universelles » établissant des « connexions systémiques » entre des propriétés mesurables que requiert Hempel pour son modèle déductif-nomologique⁴⁶³. De fait, les lois universelles décrivent parfaitement et donc prédisent les propriétés des entités qui tombent sous leur coupe : le plus souvent des particules, atomes et regroupement d'atomes qu'étudient la physique et la chimie. Mais qu'en est-il du comportement d'entités plus complexes faites d'un grand nombre de constituants plus simples qui obéissent incontestablement à ces lois ? Parce que les lois universelles sont prohibitrices, ces entités complexes ne feront rien qui puissent les nier, mais leur comportement particulier ne sera pas pour autant immédiatement déductible de leur simple analyse, bien qu'il puisse l'être en théorie. C'est pourquoi il est tentant de définir une loi physique comme ce qui dessine un « cadre de possibilités⁴⁶⁴ ». Cette définition, aussi large que consensuelle, nous permet d'envisager des types de régularités à l'intérieur de ce cadre et qui ne sont justement pas les lois universelles de la physique. On y distinguera les généralisations accidentelles des épistémologues. Reichenbach nous propose de les considérer en comparant les deux propositions suivantes :

1. Tous les corps en Uranium enrichi ont un volume de moins de 1 km.
2. Tous les corps en or pur font moins de 1 km de rayon⁴⁶⁵.

La proposition 2 est une « généralisation accidentelle » car en l'état, rien n'interdit dans la nature qu'on produise un corps en or présentant ces dimensions⁴⁶⁶. Le cadre de possibilités que concevait Bohm est donc respecté, mais l'on voudra davantage savoir pourquoi une telle régularité survient. Pour cela, il faut disposer d'autres informations et il nous semble que des processus physiques fondamentaux se rapportant notamment à la nucléosynthèse, qu'elle soit primordiale ou stellaire, pourront rendre compte de cela, sans toutefois commuer cette régularité en une loi stricte, c'est-à-dire interdictrice. En revanche, la proposition 1 est une loi

⁴⁶² Einstein 1918. Sur la nécessité des lois physiques et de leur usage en sciences, voir tout particulièrement Kant 1781 ; Huneman 2008a, p. 253 ; Kistler 1999, 2006a, p. 40 ; Giere 1999.

⁴⁶³ Les éléments placés entre guillemets sont tirés de Hempel 1958, p. 39 et 40. Conformément à cette définition, Sober (1997) présente les lois comme des généralisations qualitatives dégagées de tout temps et de tout lieu.

⁴⁶⁴ Nous empruntons là une définition de Bohm 1957, cité dans Ceccarelli et Frezza 2018. Il faut aussi remarquer qu'il s'agit de l'un des sens relatifs de la contingence que nous avons découverts avec Lalande.

⁴⁶⁵ Reichenbach 1947, p. 368. Voici quelques exemples supplémentaires de généralisations accidentelles : toutes les montagnes sur Terre font moins de 10 km de haut (Ayer 1956, exemple critiquable si l'on pense au Mauna Kea et sa hauteur totale depuis sa base de plus 10.200 mètres). Toutes les pièces que j'ai dans ma poche sont en argent (Goodman 1954).

⁴⁶⁶ Cela représenterait à peu près 80.8 milliards de tonnes d'or pour une sphère de 1 km de rayon, ce qui est moins que la quantité d'or que l'on pense présente dans la croûte, avec une concentration de 1 à 5 ppb selon les estimations, et donc moins que la totalité de l'or que recèle la Terre, puisque cet élément est plus concentré dans le noyau, et *a fortiori* que la quantité d'or présente dans tout l'univers. Il n'est donc pas impossible de constituer un tel volume d'or. On trouve une variante de cet exemple chez Hempel 1966a, p. 55-57. Le bloc d'or y est alors caractérisé par une masse de 100.000 kg. Voir aussi Hempel 1966b, pour les thèses de l'auteur en français.

de la nature ou du moins en dérive, car la masse critique de l'isotope 235 de l'uranium – qui est fissile – est d'environ 50 kg. Autrement dit, au-delà de cette masse une réaction en chaîne se produirait, transformant avec elle l'uranium présent, comme ce fut le cas pour la bombe d'Hiroshima⁴⁶⁷. Le type de généralisation que l'on qualifierait à bon droit de loi de la nature implique une relation forte entre les propriétés qu'elle relie. On retrouve alors la connexion systématique entre des propriétés observables que nous envisagions avec Dretske, et, comme le précise Huneman, cette relation est sensible à l'analyse contrefactuelle⁴⁶⁸, ce qui n'est pas le cas des généralisations accidentelles. De là, Huneman affirme que ces dernières ne peuvent servir pour un « usage prédictif⁴⁶⁹ », ce que ne démentirait pas Carl Hempel⁴⁷⁰.

Aussi, on pourra distinguer des lois probabilistes. Nous ne nous attarderons pas sur ces dernières, vu que nous les avons déjà analysées. Cependant, il convient de dire que la perspective propensionniste, telle que nous l'avons présentée, et à condition de la dépouiller de l'habillage métaphysique que lui fit revêtir Popper, nous semble pertinente pour les analyser. Rappelons qu'il s'agissait de penser les régularités probabilistes comme le résultat de processus physiques antagonistes, ce qui explique que des résultats contradictoires puissent régulièrement survenir. Avant d'aborder un autre type de régularités, nous allons préciser ce qu'ont en commun les lois probabilistes et les généralisations accidentelles. Elles établissent des relations contingentes du point de vue des lois physiques entre des propriétés observables et les entités exhibant ces régularités ne sont pas liées entre elles par une sorte de continuité.

Enfin, nous distinguons un dernier type de régularités qui, comme les deux précédents, établit des relations non nécessaires du point de vue des lois de la physique-chimie, mais que l'on différenciera par le fait que les entités présentant ces régularités sont susceptibles de les transmettre, si bien qu'elles se répètent de manière *continue ou quasi-continue* dans le temps mais aussi dans l'espace. Ce dernier type de régularité peut être rapproché de la causalité persistante des sciences paléontologiques, et il aura pour notre enquête une importance capitale dans la mesure où il permet de saisir comment des causes passées produisent des effets

⁴⁶⁷ Little Boy contenait plus de 60 kg de cet isotope. Cependant, il existe peut-être des conditions physiques qui peuvent modifier cette masse critique. Tout ce que nous apprend cette généralisation, c'est que dans des conditions courantes, cette masse ne peut se maintenir inchangée.

⁴⁶⁸ Cf. Huneman 2015a.

⁴⁶⁹ Ibidem. Toutefois, Huneman laisse sous-entendre que les généralisations accidentelles sont en fait moins explicatives que les lois de la nature, et qui plus est, leur pouvoir prédictif se révèle bien maigre.

⁴⁷⁰ Cf. Hempel 1966a, p. 66-67. Il constate que les généralisations accidentelles ne supportent pas l'analyse contrefactuelle à la suite de Goodman et ne se conforment pas à la thèse de la symétrie.

durables de telle sorte qu'elles contraignent presque *continûment* – mais non infiniment – le devenir de certains systèmes physiques et en particulier celui des systèmes historiques⁴⁷¹.

2.2.2.2. Critique des vertus prédictive et explicative des lois

Dans ce qui suit, nous allons présenter les critiques qui nous semblent abîmer de manière significative le caractère explicatif, mais encore prédictif des lois. L'objectif principal de cette revue sera de déceler les limites de ces lois afin d'en retirer quelques pistes qui permettront d'optimiser leur emploi dans les sciences historiques. Nous commencerons par traiter du problème le plus décisif, puis des difficultés que nous jugeons secondaires.

On peut découvrir chez certains présocratiques une attention toute particulière pour ce qui perdure dans le cosmos et sous-tend son ordre. Parmi ces derniers, on se souviendra de Parménide comme le promoteur exemplaire d'une philosophie accordant la primauté à ce qui est immuable et ignore le temps⁴⁷². Platon peut être compris comme un continuateur de l'Éléate, puisqu'il octroie la précellence à l'inchangé contre ce qui est corruptible :

Or il y a lieu, à mon sens, de commencer par faire cette distinction : qu'est-ce qui est toujours, sans jamais devenir, et qu'est-ce qui devient – toujours – sans jamais être ? De toute évidence, peut être appréhendé par l'intellect et faire l'objet d'une explication naturelle, ce qui toujours reste identique. En revanche, peut devenir objet d'opinion au terme d'une perception sensible rebelle à toute explication rationnelle, ce qui naît et se corrompt, ce qui n'est jamais réellement⁴⁷³.

L'idéalisme platonicien instaure de ce fait une coupure radicale dans l'ordre du monde, une brisure si forte qu'elle se ressent chez des auteurs modernes, à tel point que l'on pourrait prendre au mot le trait d'esprit d'un Whitehead qui ne voyait dans la philosophie occidentale qu'une série de notes en bas de page sur l'œuvre de Platon⁴⁷⁴. En outre, il est un auteur qui nous semble avoir illustrer remarquablement dans sa classification des sciences l'antagonisme crucial entre des lois « sans devenir » par opposition à ce qui « naît et se corrompt ». Cette antinomie entre des savoirs qui s'occupent du général et d'autres du particulier informera la dichotomie des sciences de Windelband en ce qu'elle sépare les sciences nomothétiques des sciences idiographiques. Voici la conclusion de son allocution au rectorat de Strasbourg :

⁴⁷¹ Cf. la présentation des thèses de Donnan que nous avons restituées avec Schrödinger.

⁴⁷² Voir notamment Dumont 1991, p. 330-335.

⁴⁷³ Platon *Timée*, 27d5-28b2. Platon fait de nombreuses références élogieuses aux thèses de Parménide dans ce même ouvrage, voir par exemple en 181a.

⁴⁷⁴ Whitehead 1929, p. 63. Comment pourrions-nous faire mentir Whitehead alors que nous nous apprêtons à contredire Platon, ce qui revient encore à le commenter ?

La loi et l'événement restent les entités ultimes et incommensurables de notre représentation du monde. C'est l'une des conditions limites dans lesquelles l'investigation scientifique ne peut que définir des problèmes et ne pose que des problèmes en sachant clairement qu'elle ne pourra jamais les résoudre complètement⁴⁷⁵.

Ce dualisme serait à proprement parler vicié, et pour Windelband l'explication de cette aporie relève à la fois de l'impossible conciliation de ces deux catégories du point de vue de la temporalité, mais aussi de la causalité. À ce sujet, il écrivit ceci :

Les lois générales n'établissent pas un état ultime à partir duquel les conditions spécifiques de la chaîne causale pourraient finalement être dérivées. Il s'ensuit que toute subsomption sous les lois générales est inutile dans l'analyse des causes ou fondements ultimes des phénomènes uniques, temporellement donnés⁴⁷⁶.

C'est donc bien la faiblesse principale des lois universelles et atemporelles que d'être incapables d'intégrer ces nouveautés qui jaillissent dans le temps, que d'être aveugles aux origines et aux fins des systèmes naturels, alors qu'elles se comprennent justement comme des mises en relation. Mais ce que remarque Windelband n'est pas neuf. La critique de lois prétendument universelles et atemporelles est déjà présente en germe chez Aristote lorsqu'il s'en prend à son ancien maître comme aux autres partisans de la théorie des Idées. Bien entendu, on ne peut appliquer sa pensée à notre conception moderne des lois sans commettre une sorte d'anachronisme, mais si l'on remplace les Idées par les lois dans l'extrait qui va suivre, on ressentira toute la faiblesse des théories qui entendent fonder la qualité d'une science sur ces seules lois :

La critique la plus grave à élever contre la théorie des Idées, c'est de rechercher en quoi les Idées peuvent servir à expliquer les choses sensibles, soit dans ce que ces choses ont d'éternel, soit dans ce qu'elles ont de passager et de périssable. Ainsi, les Idées ne peuvent jamais être pour les choses, ni causes d'un mouvement, ni causes d'un changement quelconque⁴⁷⁷.

En effet, il est difficile, si ce n'est impossible, d'expliquer comment des entités atemporelles et universelles soustraites au devenir, comme le sont les lois physiques les plus fondamentales ou les Idées de Platon, peuvent communiquer leur influence aux phénomènes et commander leurs changements. Cette critique est si forte qu'on la retrouvera chez de nombreux auteurs,

⁴⁷⁵ Windelband 1894, p. 185.

⁴⁷⁶ Ibidem, p. 184. Mais nous aurions pu tout aussi bien produire cet autre extrait : « L'ensemble des phénomènes donnés dans leur temporalité semble être indépendant des lois nomologiques génériques selon lesquelles les phénomènes se produisent. Le contenu du processus cosmique ne peut être compris comme une conséquence de ses formes. Ibidem, page 185.

⁴⁷⁷ Aristote. *La Métaphysique*. Livre A, chapitre VII, 991a.

comme Boutroux⁴⁷⁸, ou encore chez Arthur Lovejoy dans un ouvrage admirable en raison non seulement de son sujet, mais aussi de la quasi-perfection de son traitement :

Un monde gouverné par le temps et le changement [...] est un monde qui ne peut être ni déduit ni concilié avec le postulat que l'existence est l'expression et la conséquence d'un système de vérités 'éternelles' et 'nécessaires' inhérent à la logique même de l'être. Puisqu'un tel système ne pourrait se manifester que dans un monde statique et constant, et comme la réalité empirique n'est ni statique ni constante, 'l'image' (comme l'appelait Platon) ne correspond pas au 'modèle' [...] et ne peut pas être expliquée par celui-ci⁴⁷⁹.

Néanmoins chez Platon, le passage d'un monde à l'autre, ou pour nous de la loi à l'événement, est assuré par le démiurge, un artifice qui redouble la difficulté qu'il se proposait de résoudre⁴⁸⁰. Avec ce qui précède, on serait tenté d'admettre que la loi, comme l'exprimait Boutroux pour la plus importante d'entre toutes, à savoir le principe de conservation, « ne gouverne même pas les choses⁴⁸¹ ». Les lois ne seraient en fait que purement descriptives, et se rapprochent ainsi des corrélations que nous avons introduites à l'occasion de notre courte discussion sur l'instrumentalisme. Or, c'est justement l'un des théoriciens de cette doctrine qui pensa découvrir ce que cachait la recherche d'uniformité soutenant le recours aux lois dans les sciences naturelles. Pour Ernst Mach, la production de lois répond à un impératif psychologique, celui de moindre « dépense intellectuelle⁴⁸² ». Dans cette perspective, toute l'activité scientifique doit être appréhendée comme une tentative « [d']économie de la pensée⁴⁸³ » ; une entreprise pour comprendre à moindre frais ce tohu-bohu qu'est le monde phénoménal, et donc simplifier l'écrasante complexité du réel :

Pour l'ouvrier et encore plus pour le chercheur, la plus courte, la plus simple connaissance d'une classe déterminée de phénomènes naturels, celle que l'on peut atteindre avec le minimum d'efforts intellectuels, devient elle-même un but économique ; dans celui-ci, bien qu'il ne soit pas originairement qu'un moyen d'arriver à un but déterminé. [...] Ainsi donc la science de la nature se propose de rechercher ce qu'il y a de

⁴⁷⁸ Boutroux (1874, p. 4) entrevoit le caractère doublement paradoxal de l'explication par les lois, en ce qu'elles opèrent une réduction du multiple à l'un, mais aussi du changement à l'inchangé.

⁴⁷⁹ Lovejoy 1936, p. 329-330. Il fait référence à la théorie exposée dans le *Timée* par le personnage éponyme.

⁴⁸⁰ Platon dans le *Timée* (27c) admet que le créateur, le démiurge ou le dieu, conçoit le monde et les créatures qu'il contient à partir d'un modèle éternel. Dans ce modèle éternel, on ne saurait figurer l'idée de création ou de changement, la causalité y est donc introduite de manière artificielle.

⁴⁸¹ Boutroux 1874, p. 47. Le principe de conservation est un exemple tout à fait approprié pour le problème que nous avons en vue étant donné que ce principe, que l'on retrouve dans la première loi de la thermodynamique, exprime la permanence de manière paradigmatique. C'est pourquoi Boutroux, de manière tout aussi fautive à notre sens que Platon et son démiurge, lui opposera un « principe de changement contingent » comme nous l'avons déjà évoqué dans une précédente note.

⁴⁸² Mach 1883, p. 397.

⁴⁸³ On peut lire ce syntagme à diverses reprises dans son *magnum opus*, et notamment dans cette citation adaptée à notre propos, puisqu'il est question du statut des lois : « Toutes les idées de conservation ainsi que le concept de substance ont leur fondement véritable dans l'économie de la pensée. » Ibidem, p. 473.

constant dans les phénomènes, les éléments de ceux-ci, le mode de leur assemblage et leur dépendance mutuelle⁴⁸⁴.

Le besoin de simplification qui résumait la conception de la science selon Mach est aussi celui qui contraint la définition des lois que donnera Lewis. Il prévoit que celles-ci réalisent « la meilleure combinaison de simplicité et de force⁴⁸⁵. » De là, on serait tenté de conclure avec Wittgenstein que « Toute la vision moderne du monde repose sur l'illusion que les prétendues lois de la nature sont des explications des phénomènes de la nature⁴⁸⁶. »

Ainsi, les forces combinées du pragmatisme et de l'instrumentalisme semblent achever la déchéance de ces lois qui bénéficiaient pourtant de la révérence des plus grands savants. Mais au-delà de ces critiques, des penseurs et des philosophes des sciences contemporains ont tenté de montrer que les lois n'étaient vraies qu'en tant qu'idéalisations et qu'elles ne pouvaient servir pour prédire le devenir d'un système qu'en étant accompagnées de clauses *ceteris paribus*. On pourrait même croire qu'il existe en physique une tendance à sauver les lois et non les phénomènes par la production de ces clauses toujours plus nombreuses dans la description d'un système quelconque. C'est pourquoi nous aimerions présenter brièvement la critique des lois produite par Nancy Cartwright, une philosophe des sciences américaine. Elle développe une forme d'antiréalisme à l'égard des lois de la nature, considérant que celles-ci sont construites par idéalisation, soit une forme de mensonge comme le proclame avec éclat le titre de son ouvrage (*How the laws of physics lie*). Elles ne seraient vraies que toutes choses égales par ailleurs, c'est-à-dire à condition d'omettre de nombreux phénomènes, comme la résistance de l'air pour la chute d'un corps sur Terre. Elle déclare à ce propos que :

(1) Le pouvoir explicatif manifeste des lois fondamentales n'est pas un argument en faveur de leur vérité. (2) En fait, c'est bien la manière dont on les utilise dans nos explications qui argumente de leur fausseté. Nous expliquons [les phénomènes] par des lois *ceteris paribus*, en composant des causes, et par des approximations [...]. Dans tous ces cas, les lois fondamentales ne sont manifestement pas en accord avec les faits. (3) L'apparence de vérité [la verisimilitude des lois] provient d'un modèle défaillant de l'explication, un modèle qui lie les lois directement à la réalité⁴⁸⁷.

Cependant, il faut noter que l'antiréalisme dont fait preuve Cartwright ne s'applique qu'aux lois et non aux entités théoriques – comme les électrons par exemple – qui constituent bien à l'en croire les causes réelles des phénomènes que nous devrions mobiliser dans nos

⁴⁸⁴ Ibidem, p. 12-13.

⁴⁸⁵ Lewis 1973, p. 73. Il convient de compléter le mot force par « explicative » ou encore « prédictive ».

⁴⁸⁶ Wittgenstein 1921, remarque 6.372.

⁴⁸⁷ Cartwright 1983, p. 3-4.

explications⁴⁸⁸. En cela, la position de Cartwright ne fait qu'intégrer la déconnexion que nous avons à maintes reprises considérée entre une approche causale et légaliste des phénomènes. Néanmoins, il nous semble que sa conception nous amène certainement à repenser la manière dont on construit des lois pour représenter des phénomènes complexes, mais pas à l'abandon des lois. Car admettre un réalisme pour des entités comme les particules fondamentales de la physique, c'est accepter que ces mêmes entités soient décrites par les propriétés en vertu desquelles on les connaît et que l'on tentera fatalement de les rassembler en une gamme de comportement possibles, autrement dit des lois. Or, c'est justement par une telle interprétation qu'Armstrong supporte sa conception des lois : des lois existent en dehors de notre esprit si elles sont instanciées par des entités⁴⁸⁹. Et comme les particules fondamentales répondent à certaines forces ou qu'elles en sont les vecteurs⁴⁹⁰, et donc leurs causes, on retrouvera les lois que l'on pensait avoir chassées.

Une dernière faille du discours scientifique qui s'appuie sur des lois est de les considérer comme données de toute éternité, et donc inexplicable. Cela, nous l'avons affirmé lorsque nous considérons qu'il ne suffisait pas de relier les phénomènes entre eux, mais mieux les lois entre elles, afin qu'elles puissent être déduites ou prédites à partir de celles que l'on connaît déjà. Un même raisonnement s'applique également à leur disparition. Or, il nous semble que la théorie hempélienne reconnaît explicitement que des lois universelles respectent négativement la thèse de la symétrie : on ne peut les prédire, donc on ne peut les expliquer⁴⁹¹. C'est là un autre défaut qu'il nous faudra amender dans la perspective d'une réconciliation entre le discours nomothétique et les particularités des sciences historiques ; il se rapporte à la première difficulté que nous entrevîmes dans cette section, à savoir la jonction des lois à la causalité. En somme, nous aimerions une conception des lois qui les rende dans une certaine mesure explicables et donc prédictibles⁴⁹² ; qui les accorde davantage avec la temporalité et la causalité, sans éluder la réalité de nos limitations cognitives et des

⁴⁸⁸ Voir par exemple cet extrait : « Ce qui est spécial dans l'explication par l'entité théorique, c'est qu'il s'agit d'une explication causale et que l'existence est une caractéristique interne des revendications causales. Il n'y a rien de semblable pour les lois théoriques. Van Fraassen ne croit pas aux causes. » Ibidem, p. 93. Pour découvrir un soutien aux positions de Cartwright, voir Mitchell 1992. L'auteur remarque qu'il y a toujours de telles clauses dans l'explication des cas concrets et se montre réceptive à une science qui se conçoit davantage par l'activité de modélisation que la recherche et l'affinement par tests successifs de lois scientifiques. Pour une approche définitionnelle permettant de contourner le problème des clauses *ceteris paribus*, voir Woodward 2002. Enfin, pour une critique des positions de Cartwright, voir Kistler 2006a, p. 46. La solution de Kistler consiste à penser les lois comme décrivant des propriétés dispositionnelles des systèmes auxquels elles s'appliquent.

⁴⁸⁹ Cf. Armstrong 1983.

⁴⁹⁰ Nous pensons aux bosons de jauge qu'on appelle également bosons vecteurs.

⁴⁹¹ Cf. Hempel 1965, p. 385. Voir aussi Leconte 2017, section 1.3.4, mais encore la discussion des prédictions extraordinaires chez Michel-Bechet 2013, p. 231 *sqq.*

⁴⁹² Cependant, cette explication pourrait bien conduire à une régression à l'infini.

préférences épistémiques qui conditionnent la manière dont on abstrait d'un ensemble de phénomènes complexes des relations simples, aisément manipulables par le calcul.

2.2.2.3. Des rapports ambigus de l'histoire et des lois

En restituant par un jeu de citations l'indécision portant sur la scientificité des sciences historiques, nous avons sciemment omis d'évoquer leur rapport aux lois. Or, ce n'est point un mystère que la science se conçoit depuis l'antiquité jusqu'au XX^e siècle par la référence à ces mêmes lois, ce qui se vérifie si l'on interroge tout un chacun à ce sujet ou des philosophes. Nous en voulons pour preuve l'opinion d'Aristote selon laquelle le savoir le plus estimable est aussi le plus général⁴⁹³, ou encore Kant qui conçoit le rôle de notre faculté de juger comme la mise en relation du particulier avec le général⁴⁹⁴. Partant de là, on ne sera pas surpris de découvrir que cette ligne de démarcation informelle, séparant le savoir particulier et vulgaire du savoir admirable car global, s'intégrera au critère de démarcation effectif promu par Popper. Il ne peut y avoir de science des phénomènes uniques et particuliers, car l'on ne peut pas les confronter au pouvoir discriminant de la réfutation poppérienne :

Nous ne pouvons espérer tester une hypothèse universelle ni découvrir une loi naturelle acceptable pour la science si nous sommes à jamais réduits à l'observation d'un seul et unique processus⁴⁹⁵.

C'est l'une des raisons qui explique, avec celles que nous découvrons dans son *Plaidoyer pour l'indéterminisme*, mais aussi son rejet viscéral du matérialisme dialectique, que l'histoire ne puisse accéder au statut de science véritable, car elle ne possède pas de lois à partir desquelles on peut prédire le devenir sans pour autant faire acte de prophétie :

...je ne crois *pas* que la *prédiction historique*, c'est-à-dire une prédiction qui ait le caractère d'une prophétie historique, soit l'une des tâches de la science⁴⁹⁶.

⁴⁹³ « Quant à la première, celle qui suppose que le sage peut savoir toutes choses, il est clair que cette supériorité appartient surtout à celui qui possède le plus complètement la science générale ; car, à cette condition, on sait, en une certaine mesure, tous les cas particuliers sous cette généralité. » Aristote, *La Métaphysique*, livre A, chapitre II. Ce qui a pour corollaire d'exclure de la science les disciplines qui se consacrent à l'étude de cas particuliers, comme nous l'avons annoncé avec Aristote et Canguilhem à propos de la médecine dans une note précédente.

⁴⁹⁴ Voir Kant 1790, §4. Cette liaison peut s'effectuer selon deux voies que nous discuterons prochainement : le jugement réfléchissant et le jugement déterminant. Sur la tâche que remplit non pas notre faculté de juger, mais notre entendement chez le penseur de Königsberg, voir aussi Kant 1790, § XXXIV. Voir Huneman (2008a, p. 250-253) qui nous donne de comprendre comment dans la conception kantienne notre entendement « garantit *a priori* la législation de la nature », sans pouvoir s'assurer pour autant de la nécessité des lois de la nature.

⁴⁹⁵ Popper 1956, p. 137. Lire aussi cet extrait de *La logique de la découverte scientifique* : « Les événements non reproductibles n'ont pas de signification pour la science. Aussi quelques énoncés de base isolés en contradiction avec une théorie, ne nous déciderons guère à rejeter cette théorie comme falsifiée. Nous la considérons comme falsifiée que si nous découvrons un effet reproductible qui la réfute. » Popper 1934, p. 85.

Mais à moins d'accepter avec Popper une liberté qui invalide la plupart des tentatives de prédictions dans le champ de l'histoire – ce que nous discutons avec Bouton et son antinomie –, on doit bien admettre que les sciences historiques ne peuvent se définir par une absence totale de lois, que leur objet ne séjourne pas à vrai dire dans une sphère absolument chaotique, qui serait celle du « monde sublunaire⁴⁹⁷ ». Mieux, elles seraient paradoxalement les sciences qui contiennent le plus de lois, puisqu'elles intègrent potentiellement toutes les régularités des niveaux inférieurs d'organisation de la matière. Cela, Popper en convient, puisqu'il reconnaît le caractère accueillant de l'histoire en tant que science idiographique vis-à-vis des propositions nomothétiques provenant des autres disciplines :

Tandis que les sciences théoriques se préoccupent principalement de découvrir et de tester les lois universelles, les sciences historiques admettent tous les types de lois universelles et se préoccupent exclusivement de découvrir et de tester des énoncés singuliers⁴⁹⁸.

On peut ainsi produire une classification des sciences allant de la physique en passant par la chimie et la biologie jusqu'à l'histoire humaine, dans laquelle au fur et à mesure que l'on s'élève dans la hiérarchie de complexité compositionnelle, les disciplines présentent une proportion toujours plus grande de régularités nomiques qui ne leur appartiennent pas en propres⁴⁹⁹. En suivant ce raisonnement et en acceptant une posture réductionniste, on fait alors droit à la conception hempélienne de l'explication historique qui considère que les lois sont des « instruments indispensables⁵⁰⁰ » dans le domaine de l'histoire et qu'elles permettent comme dans toute autre discipline de « connecter des motifs qui se répètent⁵⁰¹ », ce qui sert à la fois pour la prédiction et l'explication. D'ailleurs cet élément de la conception hempélienne est souvent négligé sous prétexte que les lois de la physique ne sont pas pertinentes dans

⁴⁹⁶ Popper 1956, p. 18. Pour une comparaison par Popper du marxisme avec les prophéties de l'ancien testament, voir aussi Popper 1963, p. 492. Il déclare que : « Le type de prédictions que propose le marxisme sont plus apparentées, du point de vue logique à celles de l'Ancien Testament qu'aux prédictions formulées en physique moderne. » Cette citation nous a été remise en mémoire par la lecture de la thèse de Jacques Michel-Bechet. Aussi, il faut bien noter que pour Popper le marxisme pourrait devenir une théorie scientifique, mais ne l'est pas dans sa « forme actuelle », car son critère de démarcation la rejette comme une théorie métaphysique. Cf. Popper 1974b, p. 984, voir aussi Michel-Bechet 2013, p. 24.

⁴⁹⁷ Cette expression provient de la *Physique* d'Aristote (livre III) ou *Le traité du ciel* (chapitre III). Veyne (1971, p. 46-47) l'emploie et considère que « l'histoire se déroule dans le monde sublunaire », mais nous devons signaler ici son ambivalence à propos d'une conception qu'il juge tout aussi « commode » que limitée.

⁴⁹⁸ Popper 1956, p.180. C'est ce qu'admet aussi Simpson (1963, p. 87) pour les sciences du vivant : « [les sciences du vivant] exigent et embrassent les données et *tous* les principes explicatifs des sciences physiques, mais vont bien au-delà parce qu'elles intègrent de nombreuses autres données et principes explicatifs supplémentaires qui ne sont pas moins scientifiques – mais qui le sont dans un certain sens davantage. »

⁴⁹⁹ On retrouve un tel modèle chez Comte. Sur ce point voir Bailhache 2005, p. 22-24. On observe dans la série de savoirs qui structure la classification comtienne des sciences une progression vers plus de complexité, moins de lois propres à chaque étage, mais la présence croissante de lois venant des niveaux inférieurs.

⁵⁰⁰ Hempel 1965, p. 231.

⁵⁰¹ Ibidem, p. 235.

l'explication spécifique des événements historiques. Cependant, on objectera que les lois de couverture dont fait état Dray (1957 ; 1963) sont toujours essentielles en tant que régularités sur lesquelles on se repose implicitement pour produire une narration à visée explicative⁵⁰². On pourrait d'ailleurs modifier la gravitation universelle ou encore annuler la première loi de la thermodynamique dans n'importe quel récit pour mettre en exergue leur importance, mais tout ce que l'on obtiendrait c'est d'entendre les critiques de Hempel s'agacer, maugréant que l'on n'a pas expliqué pour autant ce qui importait. Ici encore, l'omniprésence des lois devrait nous permettre de les réfuter, sans toutefois nier la vérité que leur mécontentement pouvait porter.

Il serait infondé de distinguer des prédictions scientifiques des prédictions historiques comme le fit Popper⁵⁰³ et l'on doit alors se replier sur la position hempélienne. Car que nous reste-t-il si on se refuse à la rejoindre ? Popper et la liberté ? Boutroux et sa contingence qui l'amène par des voies différentes à concevoir qu'il « est chimérique, [qu']il est faux de prétendre ramener l'histoire à une déduction pure et simple⁵⁰⁴. » ? Cependant, la position de Hempel scelle notre impuissance prédictive sans la recouvrir à notre sens de justifications indues. Hormis des événements historiques simples, il déplore que l'on ne parvienne jamais à rassembler tous les *explanantia* nécessaires⁵⁰⁵ à la description complète d'une séquence historique donnée et que l'on ne dispose pas en histoire de lois propres qui viendraient pour ainsi dire porter la charge principale de l'opération prédictive afin d'en simplifier l'exécution. Il nous semble qu'en l'absence d'une théorie à même de coordonner judicieusement les régularités des niveaux inférieurs pour la production d'une prédiction historique donnée, il faut se résoudre à admettre qu'un tel exercice restera à jamais hors de notre portée.

Une première solution consistera à séparer la part des événements directement éligibles à une description simple et effective par des lois pour tenter ensuite de rendre compte par des concepts non réductibles des phénomènes se produisant à l'intérieur d'un système historique. En procédant ainsi, on risque de produire un découpage tout aussi artificiel que celui proposé par Cournot afin de distinguer la science d'une histoire qu'il dévalue féroce, ne voyant dans la narration historique qu'un « art » proche de la poésie, et dont les représentants sont en

⁵⁰² Nous suivons là l'opinion exprimée par Jeffares 2007, p. 474.

⁵⁰³ Hempel 1965, p. 234.

⁵⁰⁴ Boutroux 1874, p. 145.

⁵⁰⁵ Prenant pour exemples le tremblement de terre de San Francisco 1906 et l'assassinat de Jules César, Hempel (1965, p. 233) reconnaît que la description physique complète de ces événements « ne sera jamais accomplie. »

quelque sorte malhonnêtes, puisqu'ils tentent « d'usurper le nom de science⁵⁰⁶ » pour offrir à leur discipline une dignité qu'elle ne mériterait pas. En effet, il définit la science comme :

La description d'un phénomène dont toutes les phases se succèdent et s'enchaînent nécessairement selon des lois que font connaître le raisonnement ou l'expérience, est du domaine de la science et non de l'histoire⁵⁰⁷.

L'adjectif historique qualifie l'ensemble des phénomènes venant perturber de l'extérieur comme de manière « irrégulière » et « fortuite » un système gouverné par des lois. On retrouve cette « nécessité extérieure » dont nous entretenait le philosophe ami de la révolution française, mais encore le sens relatif de la contingence que nous avons tenté d'exprimer en parlant d'un en dehors de la théorie. Quoi qu'il en soit, nous disions que cette coupure pouvait être factice. Car qu'en est-il de la totalité ? Cournot nous affirme que même la « théorie la plus parfaite exigerait encore le concours d'une donnée historique⁵⁰⁸ » et que la distinction entre sciences et faits historiques n'est pas épistémique dans la mesure où :

Une intelligence qui remonterait bien plus haut que nous dans la série des phases que le système planétaire a traversées, rencontrerait comme nous des faits primordiaux, arbitraires et contingents (en ce sens que la théorie n'en rend pas raison), et qu'il lui faudrait accepter à titre de données historiques, c'est-à-dire comme les résultats du concours accidentel de causes qui ont agi dans des temps encore plus reculés⁵⁰⁹.

Ainsi, le domaine de l'histoire en viendrait à tout englober, y compris celui des sciences particulières, annulant du même coup leur pure scientificité ! Cournot se serait-il montré inconséquent ? Car à imaginer une théorie du tout, que deviennent les phénomènes qui le perturbent de l'extérieur ? Ils n'existent plus logiquement, pas plus que dans cette perspective ne subsiste sa conception du hasard dont il nous dit qu'elle n'est pas « relative à la faiblesse de l'esprit » étant donné « qu'elle a son fondement dans la nature⁵¹⁰ ». Certes, il restera bien quelques données « arbitraires » pour notre démon laplacien qui vient encore une fois de s'inviter dans notre exposé. Mais dans une telle perspective, ni l'indépendance des séries causales, ni la séparation stricte entre la science et l'histoire – à moins de restreindre de manière illégitime son domaine – ne peuvent subsister. De deux choses l'une : ou l'histoire de l'univers est l'objet même de la science et Cournot n'ose pas aller au bout de son

⁵⁰⁶ Cette citation et celle qui la précède sont respectivement issues des pages 211 et 208 de Cournot 1851.

⁵⁰⁷ Ibidem, p. 200-201.

⁵⁰⁸ Ibidem, p. 201.

⁵⁰⁹ Ibidem, p. 200.

⁵¹⁰ Ibidem, p. 200.

raisonnement ou il parle pour ne rien dire⁵¹¹. Nous choisissons d'explorer cette première option, car la deuxième nous est inconcevable.

2.2.3. Le projet cosmogonique de la science moderne et la réévaluation conjointe du statut des lois et des sciences historiques

Avec notre dernière citation de Cournot et la « palétiologie cosmique » de Whewell, nous effleurions une perspective qui présente selon nous le double mérite de modifier notre appréhension des lois tout en rehaussant l'image des savoirs qui s'occupent d'événements singuliers. Elle nous donne de considérer que presque toutes les disciplines scientifiques⁵¹² incluent désormais une part de narration historique en se référant à des phénomènes qui ne se répèteront pas. Ce nouveau paradigme est remarqué par Michael Scriven (1959, p. 477) ou encore le mathématicien et cosmologiste Hermann Bondi :

⁵¹¹ Pour une critique de la philosophie de l'histoire de Cournot, voir Aron 1938 et notamment le chapitre I. Les conceptions de Raymond Aron nous semblent discutables. Il consacre une « hétérogénéité des règnes » (p. 46) et une discontinuité radicale entre l'histoire naturelle et l'histoire humaine, mais accepte que la dernière succède à la première (Ibidem, p. 40). La « succession ne signifie pas la continuité » qui présumerait la réductibilité de l'histoire humaine à l'histoire biologique. Cependant, il ne peut produire d'argument décisif contre cette réductibilité : il en appelle à notre méconnaissance de l'évolution dont le mécanisme « reste mystérieux » ; il embarrasse son lecteur de formules que l'on retrouvera chez les émergentistes au chapitre III : il y a des « sauts » dans l'évolution ; « l'intelligence ne pourrait naître de la non-intelligence que par un surgissement brusque » et l'on peut en dire autant de la conscience, ce qui fait que l'ordre spirituel est « transcendant ». Ibidem, p. 41-45. Enfin, il récite en partie que l'on puisse parler d'histoire de la nature pour l'évolution. Les organismes, sont interchangeable et donc « non historiques » puisqu'ils n'ont « rien créé les uns pour les autres ». Autrement dit, ils n'ont pas connu de changements significatifs : « Les générations de vivants se succèdent sans se distinguer » (p. 43). Comme d'autres auteurs, il est obligé de conférer un statut d'exception à notre espèce : « Seul l'homme a une histoire parce que son histoire fait partie de sa nature, ou mieux, est sa nature » (p.44). Il y a là plusieurs difficultés. Outre les positions émergentistes qui peuvent à tout moment être conquises par les avancées de la science, le fait de consacrer une prétendue « hétérogénéité des règnes » est une déclaration au mieux poétique et imprécise, au pis vide de sens, étant donné que d'un point de vue causal, cette hétérogénéité est démentie à chaque instant : l'histoire de la nature agit sur l'histoire humaine par des catastrophes et notamment des épidémies, mais l'inverse est aussi vrai. Choisir l'irréductibilité comme le fait Aron, c'est condamner l'histoire humaine et la philosophie de l'histoire à n'être que des discours préscientifiques, c'est-à-dire sur lesquels on peut s'autoriser toutes les interprétations, ce que lui-même reconnaît (p. 41) : « la vision historique n'impose, ni n'implique aucune conséquence philosophique. Chacun a le droit d'interpréter le passé dont nous recueillons les traces ». La porte est ouverte à toutes les mythologies sur la place de l'Homme dans le monde, ce qui n'est pas satisfaisant. Tout aussi préoccupante est son idée que seul l'Homme a une histoire, et par histoire, il faut comprendre qu'il y a de la nouveauté qui distingue les générations qui se sont succédé (cf. supra). Comment peut-il affirmer que l'histoire est la nature de l'Homme, alors qu'il est fatalement contraint au regard de sa conception d'exclure de l'histoire de nombreux peuples dits primitifs ou tout simplement nos ancêtres qui précèdent de loin l'apparition de l'écriture et de la « civilisation ». Cette gradation des hommes n'est pas proprement nouvelle puisqu'on la trouve en substance chez Hegel (1822-1830), mais elle n'est pas assumée par Aron. D'ailleurs, s'il l'assumait il serait obligé d'invalider son discours creux sur l'hétérogénéité radicale.

⁵¹² Les sciences formelles faisant exception.

...les théories sur l'origine du système solaire, sur l'origine de la vie sur la Terre, sur l'origine de l'Univers, ont un caractère exceptionnel (par rapport aux théories habituelles en physique) en ce qu'elles tentent de décrire un événement qui, en un sens, est singulier⁵¹³.

Une première option est de reconnaître que le paradigme d'une science qui devient idiographique de bord à bord a mis un certain temps à s'imposer. Nous dirons simplement que cette science dont l'objectif remarquable est la narration de l'histoire du cosmos existait à l'état de spéculation avant de gagner progressivement en légitimité et en influence dans la sphère publique. Quiconque étudie ce projet cosmogonique de la science moderne lui découvrira en fait une longue histoire⁵¹⁴ que nous n'avons pas les moyens de restituer fidèlement dans le cadre de cette thèse. En revanche, nous pouvons néanmoins fixer certaines publications qui nous semblent le porter de manière exemplaire, ainsi que les dénominations qu'il a pu recevoir. Il est tout à fait visible dans le titre d'un célèbre ouvrage de Haeckel qui entend retracer « l'histoire de la création », ainsi que le « développement de la Terre et de ses habitants⁵¹⁵ ». Ici, le mot de création est utilisé davantage pour sa charge sémantique, car les convictions matérialiste et moniste de Haeckel sont bien documentées⁵¹⁶. En France et toujours au XIX^e siècle, Perrier a produit un article célèbre⁵¹⁷, que l'on peut lire avec Laurent Loison comme le « texte fondateur du néolamarckisme français⁵¹⁸ », mais qui nous intéresse essentiellement en ce qu'il inscrit le transformisme biologique dans le transformisme dit universel. D'ailleurs, un néolamarckien, cette fois-ci américain, connu pour ses faits d'armes dans « la guerre des os », décrira l'évolution cosmique, qu'il appelle préférentiellement la « théorie générale de l'évolution », comme une « grande synthèse » visant à reconstruire « l'histoire du processus de la création de l'univers⁵¹⁹ ». Il s'agit d'Edward D. Cope qui

⁵¹³ Bondi 1977, p. 6. Nous empruntons la présente traduction à Mayr 1982, p. 80.

⁵¹⁴ Nous pensons notamment à Kant 1755 et Laplace 1796 pour l'hypothèse de la nébuleuse, dont le lecteur découvrira une tentative de réfutation chez Whewell 1853.

⁵¹⁵ Haeckel 1868. Une telle synthèse, regroupant la narration de l'histoire du monde avant l'Homme et de l'Homme dans le monde, se découvre dans l'ouvrage populaire de Wells 1920 : *The Outline of History*.

⁵¹⁶ Voir Haeckel (1902) pour un exposé de ses convictions.

⁵¹⁷ Perrier 1879. Sur le transformisme universel de Perrier et le projet d'une histoire synthétique du cosmos, voir aussi l'ouvrage suivant et tout particulièrement son introduction générale : Perrier 1920.

⁵¹⁸ Loison 2008, p. 22. Voir aussi Loison 2010. Dans ces deux ouvrages – le second étant un condensé du premier –, Laurent Loison montre bien « l'héritage de la physiologie bernardienne » qui anime les acteurs de ce courant, et leur soutien au déterminisme (l'expression entre guillemets est tirée de la préface écrite par Morange, in Loison 2010, p. 2). Il y a donc continuité entre le déterminisme du transformisme non biologique et celui qui s'applique aux êtres vivants. En d'autres mots : l'évolution obéit bien aux lois de la physique et représente un « moment » (Loison 2008 ; 2010) d'une évolution plus générale qui l'intègre, et mieux la pilote.

⁵¹⁹ Hormis l'évocation de la guerre des os qui l'opposa au non moins célèbre paléontologue, Othniel Charles Marsh, tous les termes précédents qui sont placés entre guillemets proviennent de Cope 1887, p. 1. Nous avons rendu la « *broad theory of evolution* » de Cope par une traduction critiquable, peut-être que « la théorie de l'évolution générale » s'appliquerait mieux. Pour une déclaration similaire, voir Morgan 1923, p. 1.

conçoit d'ailleurs cette histoire à la manière d'un développement⁵²⁰. Aussi, c'est une même loi de développement, ou plutôt de différenciation, qui gouverne les mutations de l'univers, allant de la matière inanimée jusqu'au vivant et aux sociétés, si l'on en croit Herbert Spencer. Voici d'ailleurs un extrait fameux de son article sur la loi du progrès :

Le passage du simple au complexe, par un processus de différenciations successives, s'observe également dans les premiers temps de l'Univers [...] cela se voit dans l'évolution géologique et climatique de la Terre et de chaque organisme à sa surface ; on le voit dans l'évolution de l'Humanité, qu'on la contemple dans l'individu civilisé, ou dans l'agrégation des races ; on le voit dans l'évolution de la Société dans le respect de ses organisations politiques, religieuses et économiques⁵²¹ [...].

Comme l'ont noté de nombreux commentateurs, le philosophe anglais a produit là « une loi de l'univers⁵²² » et de son évolution. Quittons l'Europe et l'Amérique pour l'Afrique afin d'y suivre la piste de l'évolution cosmique. Nous la découvrirons dans les écrits du penseur, Premier ministre et Maréchal, Jan Smuts. L'homme qui forgea le mot d'holisme et la doctrine émergentiste qui l'accompagne l'applique aussi bien aux organismes qu'à l'univers tout entier⁵²³. Utiliser le mot d'évolution pour les seuls domaines culturel, civilisationnel ou encore biologique ne serait en rien justifié, il s'agirait là d'une restriction « gratuite⁵²⁴ » comme en convenait Dobzhansky. Dans la deuxième moitié du XX^e siècle, l'idée d'évolution cosmique sera popularisée par une série télévisée d'excellente facture. Son présentateur, Carl Sagan, en tirera un livre qui connaîtra un grand succès, ce qui permettra de diffuser cette appellation auprès du grand public vu qu'elle était notamment présente dans le sous-titre de cet ouvrage⁵²⁵. C'est en cette même année 1980 que paraîtra une œuvre plus confidentielle, mais plus riche sur le plan théorique. Il s'agit du livre de Jantsch⁵²⁶ qui tenta de systématiser les modalités d'apparition de l'ordre à différentes échelles dans l'univers. Au crépuscule du siècle dernier, Adams et Laughlin (1999, p. xiii et x) se proposèrent d'écrire une histoire du cosmos qui raconte « la biographie de l'univers, du début à la fin. »

Notre siècle prolonge cette aventure avec les écrits de David Christian et ses collègues qui définirent la Grande Histoire (*Big History*) comme nous concevons l'évolution cosmique,

⁵²⁰ Sur la caractérisation de l'évolution cosmique comme développement, il convient de rappeler avec Delisle (2009) que cette perspective animait aussi les travaux de nombreux piliers de la synthèse moderne, dont Rensch.

⁵²¹ Spencer 1857, p. 465.

⁵²² Lalande 1898, p. 5, voir aussi p. 26, mais encore Lalande 1930, p. 8-9. L'épistémologue français s'affirme comme un critique redoutable de Spencer, mais il lui est redevable dans la mesure où sa thèse de 1898 et la version remaniée de 1930 n'auraient pu exister telles quelles sans l'œuvre de ce dernier. Pour l'évolution comme transformisme universel chez Spencer, voir enfin Gilson 1971.

⁵²³ Voir tout particulièrement Smuts 1926, p. 326.

⁵²⁴ Dobzhansky 1937, p. 116.

⁵²⁵ Sagan 1980[1983]. Le livre s'intitule : *Cosmos. The Story of Cosmic Evolution, Science and Civilisation*.

⁵²⁶ Jantsch 1980. L'ouvrage porte le titre évocateur de *The Self-Organizing Universe*.

puisqu'ils proposent une « reconstruction de la totalité du temps » (Christian *et al.* 2014, p. 3 ; Christian 2018). Pour finir, nous évoquerions le nom de Chaisson dont nous discuterons prochainement les travaux. Il fut chargé d'écrire l'introduction d'une publication-chorale sur l'évolution cosmique dans laquelle il définit ainsi ce projet de la science moderne :

L'évolution cosmique est l'étude des nombreux changements développementaux et générationnels dans l'assemblage et la composition du rayonnement, de la matière et de la vie dans tout l'espace et à travers le temps. Ce sont les changements qui ont produit notre galaxie, notre Soleil, notre Terre et nous-mêmes. Le résultat est une *grande synthèse évolutive* reliant une grande variété de spécialités scientifiques - physique, astronomie, géologie, chimie, biologie et anthropologie, entre autres - un véritable récit aux proportions épiques s'étendant du tout début des temps à nos jours, du Big Bang à l'humanité⁵²⁷.

Ainsi, l'idée d'évolution cosmique a cheminé d'année en année, passant des spéculations philosophiques encore timides aux publications avalisées par les institutions de production et de diffusion de la connaissance. Cette progression allait de pair avec le recul des paradigmes fixistes face à l'avancée de l'évolutionnisme, cosmique ou biologique, et l'accumulation de travaux scientifiques qui vinrent le renforcer. Il faut saluer tous ceux qui, venant de l'ancien monde plein de ces lois bonnes à faire tourner un univers fixe, abonné à une sorte d'éternel retour, ont su prendre la mesure de cette nouvelle *Weltanschauung*. Popper compte parmi ceux-là. C'est pourquoi nous choisissons de citer à nouveau ce philosophe qui n'hésitait pas à réviser son jugement comme nous l'avons vu pour la sélection naturelle, et ce faisant nous comptons l'honorer. Le transformisme universel bouleverse effectivement notre vision de la nature car « on doit introduire une idée entièrement nouvelle, une idée quelque peu étrangère à la théorie physique : l'idée d'évolution, de l'histoire de l'univers, ou de la cosmogonie⁵²⁸. »

Nous avons donc fixé le nom de la cosmogonie contemporaine – l'évolution cosmique, et présenté quelques-unes de ses figures-clés. Mais ce n'est pas tout ce que nous pouvons retirer de la courte introduction qui précède. Il y a bien entendu dans cette évolution globale toute l'énormité d'une histoire qui s'enfle pour égaler le monde qu'elle entend représenter. En cela, elle ressemble à la grenouille de La Fontaine et risque à tout moment d'éclater⁵²⁹. Contre ce sort apparemment inéluctable et qui ne s'écarte pas de ce que nous avons dit sur l'*hubris* de l'histoire, notre présentation de l'évolution cosmique semblait dévoiler une tendance contraire, portée par le mot de « synthèse » que nous avons repéré à diverses reprises. Derrière l'idée de synthèse se cache la recherche d'invariants et donc se profile la quête pour

⁵²⁷ Chaisson 2009a, p. 3-4, nous soulignons.

⁵²⁸ Popper 1982, p. 118.

⁵²⁹ « Une Grenouille vit un Bœuf [...] s'enfla si bien qu'elle en creva. » La Fontaine 1688. Livre I. Cette référence est aussi employée par Delisle 2011 pour moquer le caractère accueillant du paradigme darwinien.

des lois plus générales, si ce n'est ultimes. Cependant, nous avons affirmé que la perspective de l'histoire du cosmos contenait en elle les germes d'une dissolution de la dichotomie d'airain avancée par Windelband, et il semble que nous soyons revenus à notre point de départ. C'est ici qu'il faut questionner avec attention cet adjectif majestueux : « ultime ». Quand nous parlons de lois ultimes, il nous vient immédiatement en mémoire « la formule » de Laplace ou encore les décrets divins qui sont contingents en ceci que l'on ne peut entièrement les expliquer. Mais que disent les savants de la théorie ultime qui contiendrait ces mêmes lois ? Pour Einstein, Podolsky et Rosen, nous rappelions qu'une théorie complète⁵³⁰ – mais nous lirons ultime – doit représenter toutes les entités physiques et pouvoir prédire leur devenir par des lois, mais il n'est question ici que d'entités physiques fondamentales et nous pouvons alors retrouver l'agnosie partielle du démon de Laplace que nous entrevîmes avec Broad et Sober. C'est encore un physicien de renom, Steve Weinberg, qui déclare que la théorie ultime, cette théorie du tout qu'il introduit comme un rêve, ne contiendra effectivement que les « principes⁵³¹ » que l'on ne peut expliquer, mais qui peuvent expliquer tout ce qui est physique sans pour autant signer l'arrêt de la recherche scientifique dans d'autres domaines. Ainsi, il manque quelque chose à « cette étoffe dont sont fait les rêves » des physiciens⁵³², et si l'on nous autorise cette analogie, nous dirions qu'elle est un modèle *nec plus ultra* du sac de Mary Poppins dans lequel on peut fourrer tout « le mobilier du monde⁵³³ », mais qui ne s'y trouve pas déjà bien rangé. C'est là une métaphore que nous pensons justifiée par les conceptions de Jacques Monod :

Nous pouvons, je crois, affirmer aujourd'hui qu'une théorie universelle, si entiers que seraient ses succès par ailleurs, ne pourrait jamais contenir la biosphère, sa structure, son évolution en tant que phénomènes déductibles des premiers principes. [...] Pourvu que certaines conditions initiales puissent être formulées, elle contiendrait également une cosmologie qui prévoirait l'évolution générale de l'Univers. [...] mais elle ne pourrait en aucun cas déduire de ses principes l'existence nécessaire de tel objet, de tel événement [...]. D'une manière générale, la théorie prévoirait l'existence, les propriétés, les relations de certaines classes d'objets ou d'événements, mais ne pourrait évidemment prévoir l'existence, ni les caractères distinctifs d'aucun objet, d'aucun événement particulier. [...]

⁵³⁰ Voir notre note sur Einstein, Podolsky et Rosen 1935, p. 777.

⁵³¹ « Une théorie fondamentale ultime ne le sera qu'en un sens : elle mettra fin à un certain type de science, la veille quête de ces principes qui ne peuvent être expliqués par d'autres principes plus profonds. » Weinberg 1992, p. 28. L'auteur est un partisan d'un réductionnisme fort (voir le chapitre III de ce même ouvrage), mais il semble fixer ici une limite : tout s'expliquerait potentiellement par cette théorie et pourtant elle n'épuiserait pas l'*impetus* de la recherche scientifique dans d'autres disciplines, et notamment celles portant sur la psyché humaine. Ici encore l'auteur nous semble reculer pour mieux sauter. Car une théorie ultime, telle qu'il la conçoit, pourrait avoir pour conséquence inattendue de figer la science, voire de la détruire. Non pas qu'il ne puisse y avoir après cette découverte superbe des progrès dans d'autres disciplines ou dans l'articulation des savoirs, mais il semble que « le rêve d'une théorie ultime » imprime une dynamique sans égale à la recherche tout entière.

⁵³² Pour citer Sam Spade (Humphrey Bogart) à la fin du *Faucon Maltais* (1941) ou encore Shakespeare dans *La Tempête*, Acte IV, scène I.

⁵³³ Pour reprendre cette belle formule du physicien et philosophe argentin Mario Bunge.

En disant que les êtres vivants, en tant que classe, sont non prévisibles à partir des premiers principes, je n'entends nullement suggérer qu'ils ne sont pas explicables selon ces principes, qu'ils les transcendent en quelque manière, et que d'autres principes, à eux seuls applicables, fussent être invoqués. La biosphère est à mes yeux imprévisible au même titre, ni plus ni moins, que la configuration particulière d'atomes qui constituent ce caillou que je tiens dans ma main. Nul ne reprocherait à une théorie universelle de ne pas affirmer et prévoir l'existence de cette configuration particulière d'atomes ; il nous suffit que cet objet actuel, unique et réel, soit compatible avec la théorie. Cet objet n'a pas, selon la théorie, le devoir d'exister, mais il en a le droit⁵³⁴.

Il était nécessaire de produire cette longue citation, car elle caractérise adéquatement ce qu'est la théorie ultime pour les auteurs précédents. C'est une théorie du possible et non une théorie de l'histoire ; une consécration pour la contingence comme la séparation entre les faits et les lois à laquelle elle est si justement associée. Néanmoins, une telle représentation du monde présente un défaut majeur. Elle suppose que la *théorie ultime* nous attend tel un trésor au bout d'une fantastique quête prenant la forme d'une régression qui aboutirait sur les premiers principes. Ce faisant, elle suppose que cette régression puisse prendre fin ; qu'il existe un point de départ pour ces lois, une configuration primordiale de l'Être et que derrière tout cela, on pourra placer au choix Dieu, la contingence ou le silence comme point butoir de la science. C'est là une conception viciée comme nous allons le démontrer. Premièrement, si l'on identifie ce commencement au verbe de Dieu – celui des religions monothéistes qui a créé librement le monde –, on admet la contingence dans les premiers principes comme le fit Boutroux⁵³⁵ et l'on anéantit de ce fait la possibilité d'une narration scientifique totale de l'histoire⁵³⁶. Deuxièmement, qu'on invoque la divinité ou que l'on suppose un jaillissement véritablement *ex nihilo* de l'univers, il faudra accepter que la configuration initiale des constituants du cosmos ne soit pas séparable des lois dans la mesure où l'on peut imaginer des mondes possibles à l'intérieur desquels les lois que nous connaissons ne seraient jamais actualisées. Imaginons l'un de ces mondes. Chaque grain de matière y serait infiniment éloigné de tout autre et par conséquent aucune des interactions fondamentales connues ne s'appliquerait. Il nous faut donc développer une conception pour laquelle les lois existent et sont déterminées par des conditions qui sont celles qui leur ont permis d'apparaître et de s'actualiser. Il pourrait s'agir de l'hypothèse du darwinisme cosmique d'un Smolin avec ses suites d'univers qui naissent et produisent une large descendance et d'autres qui sont moins

⁵³⁴ Monod 1970, p. 61-62. Voir aussi cette citation : « La thèse que je présenterai ici, c'est que la biosphère ne contient pas une classe prévisible d'objet ou de phénomènes, mais constitue un événement particulier, compatible certes avec les premiers principes, mais non déductibles de ces principes. Monod 1970, p. 62.

⁵³⁵ Boutroux 1874, p. 156.

⁵³⁶ Non qu'une telle perspective soit impossible, mais en l'absence d'une intervention irréfragable de Dieu dans ce monde, elle est proprement anti-scientifique pour des raisons de testabilité, mais aussi pour des motifs philosophiques que nous avons avancés lors de notre critique de la contingence.

fertiles, voire stériles⁵³⁷. Une telle conception permet de penser la genèse, la productivité, et enfin la mort des lois, d'expliquer par des particularités de l'univers-parent pourquoi il en est ainsi et pas autrement, mais elle ne résoudra pas toutes les questions. Elle ne nous dira pas si le réel se confond avec le possible, pas plus qu'elle ne résoudra les questions sur la nature de l'énergie, son infinité et celle de ses transformations. Nous suspectons que ces perspectives sont liées, mais notre intelligence ne nous permet pas d'en dire davantage. Ce sont là des spéculations que nous allons délaissier, car nous devons progresser et justifier notre parti pris et son intérêt pour la prédiction de l'évolution.

Récapitulons notre conception avant de lui donner les prolongements qui lui siéront. Avec la forme particulière du paradigme de l'évolution cosmique que nous venons d'adopter, on en vient à penser concurremment l'émergence de nouvelles entités et de lois qui les décrivent. En remontant le temps, ces lois tendent à se fondre les unes dans les autres, ce qui est cohérent avec les travaux portant sur l'unification des interactions fondamentales. Si la convergence de la force faible introduite par Fermi pour rendre compte des phénomènes de désintégration β et la force électromagnétique aux « premiers instants » de l'univers semble admise⁵³⁸, il reste encore un long chemin à parcourir avant qu'une théorie – si jamais nous y parvenons – ralliant la force forte et l'interaction électrofaible ne soit connue⁵³⁹, et davantage pour concilier la gravité avec ces trois dernières⁵⁴⁰. Quoi qu'il en soit, la perspective d'une histoire des lois nous permet de soutenir que ces dernières sont d'une certaine manière inséparables des entités qui les portent d'une part et celles qu'elles affectent d'autre part⁵⁴¹. Cependant, cette conception ne nous permet pas de réfuter que les lois préexistaient de manière virtuelle avant leur instanciation effective, et qu'il existe une ou plusieurs lois dont

⁵³⁷ Smolin 1992. Voir notamment p. 174 où l'auteur explique qu'à moins d'admettre des causes finales, il nous faut penser des mécanismes rendant compte de l'apparition des lois prétendument universelles et invariables. Au centre de chaque trou noir d'un univers, la singularité peut engendrer un autre univers avec d'autres constantes physiques, d'autres lois particulières. Plus un univers peut faire naître de trous noirs, et plus il aura de descendance, c'est une sorte de *fitness* (valeur sélective) – l'auteur n'emploie pas ce terme, mais parle bien de sélection appliquée à l'échelle des univers (Ibidem, p. 176-177). Il établit par ailleurs une relation entre largeur-longévité d'un univers et productivité en matière de trous noirs et donc fécondité pour ce qui est des univers-fils (Ibidem, p. 180). Sur l'apparition d'univers à l'intérieur d'un trou noir, voir Thorne (1994, p. 512), mais encore Luminet (2017) pour un exposé accessible de la théorie des univers trous noirs. Cependant, il convient de noter qu'il existe d'autres théories du multivers prévoyant la naissance d'univers aux constantes et lois physiques qui diffèrent du nôtre, mais nous ne les présenterons pas dans cette thèse, faute de place et de compétence.

⁵³⁸ Voir notamment les travaux des trois Nobel suivants : Salam, Glashow, Weinberg, récompensés en 1979 pour cette découverte. Le moment de la brisure entre la force faible et l'interaction électromagnétique remonterait à 10^{-12} - 10^{-6} secondes après ce que l'on qualifie parfois à tort d'instant « zéro ».

⁵³⁹ La résolution expérimentale du problème de la grande unification requiert des énergies démesurées.

⁵⁴⁰ La gravitation quantique à boucles ou encore la théorie M sont des possibilités. Pour une critique de cette dernière, et plus globalement de la théorie des cordes, voir Woit 2007 et Smolin 2006.

⁵⁴¹ Voir notre courte présentation de l'actualisme dans la définition des lois chez Armstrong 1983. Voir aussi, pour une présentation courte de cela, voir la section 5.3 de Fetzer 2021.

l'extension temporelle serait véritablement illimitée⁵⁴². Les lois peuvent changer et suivant notre requalification de ces dernières, il est possible que certaines disparaissent de la scène cosmique dans un avenir très lointain, mais tout cela n'est encore qu'une spéculation⁵⁴³. Néanmoins, si le caractère fluant des lois de la nature devait gagner en légitimité suivant les progrès de la science, il ne conviendrait pas d'en conclure au caractère contingent de ce changement. Ainsi, nous rejetons les conceptions de ceux qui, reconnaissant la valeur de la critique humienne de l'induction et la survivance de quelques figures de la toute-puissance divine dans l'empire des lois de la nature, veulent remettre cette puissance dans les mains du monde et faire qu'il puisse changer de lois sans raisons⁵⁴⁴. Une philosophie des sciences qui considère que le discours scientifique peut retrouver son unité par l'intégration des histoires éparses dans celle du cosmos s'oppose à une telle posture et ne voit en elle que poésie, si ce n'est un véritable naufrage de la raison.

Cela étant dit, il nous faut maintenant développer la réévaluation du statut des lois de la nature dont nous avons remarqué qu'elles pouvaient apparaître ou disparaître dans l'histoire du cosmos. Autrement dit, elles n'échappent pas à l'extension du paradigme historique ou encore évolutionniste⁵⁴⁵. De manière générale, nous envisageons les lois de la nature comme des manières stables d'échanger et de transformer de l'énergie. Chaque loi particulière n'est que l'instance d'une loi plus fondamentale qui est celle de la permanence du changement dans ce monde. Cette première définition, nous permet de résoudre le conflit que nous découvrons entre la causalité et une approche légaliste des phénomènes. Pour ce faire, nous nous appuyons sur la conception de la causalité que développa Max Kistler à partir de celles de Reichenbach et Salmon :

⁵⁴² Nous pensons notamment à la première loi de la thermodynamique, mais cela reste discutable.

⁵⁴³ C'est notamment le cas dans certains scénarios portant sur la fin de l'univers.

⁵⁴⁴ C'est le cas de Meillassoux (1997, p. 16 et p. 29) qui considère que le devenir contingent et les apparitions de nouveauté qui lui sont associées « brisent toutes les lois existantes » ; la contingence dans le monde est dès lors « absolue », tant et si bien que la nature peut faire advenir un dieu consolateur (Ibidem, p. 382 *sq.*). Cependant, le philosophe français ne discerne pas que cette puissance du contingent, capable à l'en croire de renverser toutes les lois de la nature (« le devenir ne doit pas être soumis à une loi dont il se contenterait d'actualiser les cas » Ibidem, p. 41), puisse un jour menacer le principe de conservation, que ce soit directement ou par l'entremise de son dieu espéré, tout comme le peut en raison de son omnipotence le Dieu que vénèrent déjà de nombreux croyants. Ainsi, le suicide serait véritablement la question philosophique essentielle, comme le considérait déjà Camus (1942, *incipit*) qui manqua selon nous sa connexion avec le problème de la contingence ontologique. De là, il vient que son argument visant à exclure le redoublement de la contingence (i.e. la contingence de la contingence), avec pour bénéfice espéré de prouver la nécessité de ce monde et la contingence dans ce monde, peut se retourner contre sa démonstration (cf. Meillassoux 1997, p. 78-79).

⁵⁴⁵ Il y a bien entendu de nombreux auteurs qui ont envisagé de redéfinir les lois afin qu'elles puissent être capables de changer ou qui tentent de les classer selon leur degré de stabilité. C'est le cas de Pierce comme on peut le lire dans la thèse de Chevalier (2010, p. 292-293, et p. 297), mais encore de Mitchell (2002, p. 334) puisqu'elle distingue des régularités selon leur stabilité « en fonction du contexte » et leur degré de contingence. Il s'agit d'une réponse au problème que posent les clauses *ceteris paribus* en biologie.

Partant de Russell et du critère de la « transmission d'une marque » de Reichenbach (1956), Salmon (1984) propose d'analyser le concept de processus causal ainsi : c'est un processus qui 1) a une structure ou des qualités qui sont permanentes ou ne changent que de manière continue et 2) est capable de transmettre une marque, autrement dit une modification locale de structure⁵⁴⁶.

S'appuyant sur les travaux de Fair (1979), Kistler redéfinit la conception de type transmission pour en faire un transfert d'une quantité « soumise à une loi de conservation⁵⁴⁷ » entre une cause et un effet, l'énergie étant la forme prototypique de cette quantité. Ainsi, nous pouvons lier la causalité et les lois : nous concevons toute régularité comme la répétition d'une forme que l'on peut le plus souvent réduire à la transmission dans l'espace et le temps d'un certain mode d'échange et de transformation de l'énergie, soit en définitive d'une certaine organisation. Certes, cette conception ne prétend pas prendre en charge toutes les régularités que l'esprit humain pourrait découvrir dans la nature. Cependant, nous pouvons l'arrimer à ce que nous avons dit des sortes de causalité lorsque nous traitons des sciences paléontologiques avec Whewell. Il n'y a plus désormais de causalité permanente, abstraction faite du changement dans sa forme essentielle, étant donné qu'un mode de transmission de l'énergie peut être défait dans le temps infiniment long de l'évolution cosmique pour être supplanté par un autre, mais il reste que les modes les plus stables sont aussi les plus anciens. C'est le cas dans notre univers pour les quatre interactions fondamentales. Comme le remarquait Cournot, l'influence d'un événement passé sur des événements ultérieurs dépend tout à la fois de sa place dans la série temporelle et de son importance⁵⁴⁸, ici considérée d'un point de vue énergétique. Plus un mode de transmission est ancien et plus il a de chance de se diffuser dans l'espace et le temps. Sur ces modes ancestraux de transmission de l'énergie peuvent émerger de nouveaux qui seront compatibles avec les précédents et qui seront plus ou moins durables et plus ou moins continus : les entités naturelles héritent donc des modalités de ces transferts. De là, nous pouvons classer les régularités selon leur extension dans l'espace et le temps⁵⁴⁹. Il faut tout d'abord remarquer que les modes particuliers de transmission des régularités sont désormais tous transitoires, mais qu'il en existe des plus ou moins fréquents dans l'espace et

⁵⁴⁶ Barberousse *et al.* 2011, p. 125.

⁵⁴⁷ Kistler 1999, p. 100. Voir aussi Kistler 1998.

⁵⁴⁸ « La liaison historique consiste donc dans une influence exercée par chaque événement sur les événements postérieurs, influence qui peut s'étendre plus ou moins loin, mais qui doit au moins se faire sentir dans le voisinage de l'événement que l'on considère et qui, en général, est d'autant plus grande qu'elle agit plus immédiatement sur des événements plus rapprochés. » Cournot 1851, p. 202-203.

⁵⁴⁹ Le lecteur trouvera un classement comparable dans la thèse de Michel-Bechet 2013, p. 349. Cependant, les deux premières classifications des régularités que nous allons proposer rapprochent les lois de la physique des régularités en biologie, ce que n'admettrait pas cet auteur. Au lieu d'une paraphrase, nous préférons rendre ses convictions à ce sujet par une citation appropriée. La voici : « Il semble y avoir beaucoup de prétention humaine à considérer les généralisations biologiques à l'instar des lois universelles de la physique quand on songe à leur devenir contingent ; des généralisations toutes susceptibles d'être renversées. » Ibidem, p. 344.

le temps en fonction de deux critères essentiels. Le premier, nous l'avons dit, est l'ancienneté. Le deuxième est la complexité des entités qui portent ces régularités : de manière générale, plus une entité est complexe est plus le rythme de son changement est important car soumis aux perturbations physiques venant d'autres entités naturelles. De ce fait, les régularités seront moins fréquentes si elles sont instanciées par des entités plus complexes, formées par agrégation d'entités plus anciennes comme le sont par exemple les particules fondamentales. Nous avons donc un premier continuum de régularités dont la fréquence varie dans l'espace et le temps. Il nous faut à présent qualifier de manière grossière le rythme de ces répétitions. Nous pouvons à présent distinguer des régularités selon trois ordres :

Premier ordre : Les régularités qui semblaient autrefois intemporelles et universelles représentent désormais des modalités primordiales de transformation de l'énergie pour l'univers considéré. Elles se répandent et agissent typiquement de manière apparemment *continue* dans l'espace et le temps à l'aide des entités qui les portent. En outre, les composés formés par ces entités fondamentales les convoient aussi ou du moins ne les enfreignent pas. Leur fréquence dans l'espace et le temps est la plus élevée, mais elles restent transitoires si l'on se projette sur des durées qui défient l'entendement. Leur rythme de changement est peu susceptible de variation brusque étant donné qu'elles se sont mises en place sans connaître de perturbations dans leur environnement primitif.

Second ordre : Un autre type de régularité mime de manière imparfaite la première catégorie. Elles sont véhiculées par des combinaisons d'entités fondamentales et transmettent leur organisation, c'est-à-dire qu'elles héritent d'une certaine manière de transformer l'énergie. Leur fréquence est bien moindre que celle des entités fondamentales. Elles se diffusent et se répètent cependant selon un régime *quasi-continu* dans l'espace et le temps à partir du moment où elles apparaissent, et peuvent être amplifiées, voire disparaître, en fonction du rythme comme de l'amplitude des perturbations énergétiques qui surviennent dans leur environnement. Tout comme la première catégorie, on peut les imaginer comme des ondes venant affecter un milieu liquide à la suite d'un choc, à la différence près qu'elles répandent leur influence dans le réseau causal comme dans l'espace et le temps⁵⁵⁰. Nous appelons *régularités ondulantes* les deux ordres que nous venons d'introduire, et nous tenons celles du premier ordre pour primordiales et celles du second comme secondaires ou dérivées.

⁵⁵⁰ Du point de vue du rythme et de la quasi-continuité des régularités, il y a sans doute un rapprochement à faire entre notre conception et la théorie des ensembles causaux, où toute autre théorie physique, comme la gravitation quantique à boucle, qui admet une structure discrète pour l'espace-temps. Malheureusement, nous ne maîtrisons pas ces perspectives avec le sérieux qui s'imposerait pour les discuter davantage dans cette thèse.

Troisième ordre : Enfin, la troisième catégorie regroupe des régularités qui présentent une fréquence moins élevée que les deux premières et dont les apparitions sont entrecoupées d'importants intervalles de temps, de telle sorte que l'on peut les identifier par la *discontinuité* de leur répétition et donc de leur rythme. Elles sont l'expression de possibilités permises par les régularités des deux premiers ordres. On peut les expliquer en considérant l'intersection des manifestations des régularités précédentes à la manière des séries causales que concevait Cournot pour sa conception du hasard. Cette troisième catégorie accueille notamment un grand nombre des lois probabilistes et des généralisations accidentelles.

Cette classification est certes imparfaite, mais elle nous servira dans la suite de notre exposé, et c'est pourquoi nous demandons au lecteur qu'il fasse preuve d'un minimum de patience et d'indulgence à son égard. Il est temps de refermer cette section, non sans en avoir rappelé auparavant les acquis. Outre la forme embryonnaire d'une théorie des régularités que nous avons proposée, nous avons supporté qu'une théorie ultime n'était pas une théorie des principes premiers, mais bien une théorie de l'histoire au sens grec de contemplation, c'est-à-dire une théorie générale du changement à toutes les échelles, que l'on parle d'organisation de la matière ou de durée. Dans cette appréciation, la prédiction des lois comme des phénomènes à venir joue un rôle tout aussi important que l'explication de ces mêmes éléments dans le passé. Cette conception de l'histoire nous permettait de résorber la séparation franche entre les sciences nomothétiques et les sciences idiographiques. Mais en démontrant que toute la science moderne, avec à sa tête la physique, peut se comprendre comme une histoire du cosmos qui tend à se compléter en amont (c'est la perspective de la cosmogonie) et en aval (c'est la perspective de la fin du monde tel qu'on le connaît), nous sommes de nouveau aux prises avec le gigantisme d'une science totalisante dont le dessein et la cohérence butent devant des difficultés inexpugnables. Car si nous reconnaissons que l'histoire est le lieu de la connexion des savoirs, il vient que toute tentative de prédiction du futur, et notamment organique, doit intégrer l'interdépendance des champs disciplinaires, ce qui pourra paraître trivial à défaut d'être simple. Mais qu'il y ait des histoires, et que ces histoires ne fleurissent point dans des mondes séparés, nous impose de comprendre comment il convient de les coupler et dans quelle mesure elles peuvent se disjoindre. Pour cela, nous devons développer notre classification des régularités et la notion-clé qui l'informe : le rythme du changement⁵⁵¹.

Il nous faut à présent fermer le ban de nos réflexions philosophiques sur la contingence. Nous avons argumenté l'incompatibilité de la contingence ontologique avec le projet de

⁵⁵¹ C'est ce à quoi nous nous emploierons aux chapitres VII et IX.

l'évolution cosmique et plus généralement celui d'une narration scientifique. Que reste-t-il de la contingence ? Devant l'orgueil d'une science qui voudrait la nier, nous sommes prêt à lui abandonner le monde et proclamer que la question fondamentale de la métaphysique qu'elle permet de formuler reste signifiante⁵⁵², car éternellement ouverte. On ne saura jamais dire pourquoi il y a quelque chose plutôt que rien. Nous pensons que dans ce cas la thèse de la symétrie illustre sa pertinence. On ne peut pas expliquer la totalité, car on ne peut s'appuyer sur rien pour en prédire l'existence. Conséquemment, même un Dieu créateur ne pourrait répondre à cette aporie si on l'interrogeait sur la raison de son existence. Aussi, les difficultés précédentes nous laissent penser qu'il y aura toujours quelques difficultés à concilier le principe de raison suffisante et la temporalité comme le concevait Lovejoy (1936, p. 329). Nous suspectons que l'explication de cette limitation réside dans la manière dont est constitué notre entendement. C'est pour toutes ces raisons qu'en dehors de la contingence ontologique qui entoure l'Être de mystère, il ne subsiste plus qu'une contingence épistémique dont nous allons examiner les manifestations essentielles en biologie de l'évolution.

2.3. Des figures de la contingence en biologie de l'évolution : vue d'ensemble et détail sur les thèses de Gould

Avec tout ce qui précède, nous avons instruit le procès d'une notion qui rime avec incertitude et ignorance, d'un concept qui ménage un espace pour la contradiction, et nous l'avons presque rendue inaudible. Pourtant, il existe un discours qui porte haut et fort une conception positive de la contingence et légitime son usage dans le champ de la biologie de l'évolution. Pour mieux cerner ses spécificités, il convient d'écouter son « champion⁵⁵³ » auto-proclamé et disséquer les arguments par lesquels il entend promouvoir sa scientificité, ce que nous ferons prochainement. Mais avant d'affronter les positions de cet auteur, il nous faut adopter une vue panoptique sur ce sujet. Nous commencerons donc par dresser un panorama de la contingence et du hasard en biologie, puis nous discuterons deux prétendues sources

⁵⁵² Sur ce point et ce point uniquement nous nous rapprochons de Heidegger (1935, ch. I), contre un Bergson (1934, p. 106-108) qui n'y voit qu'un faux problème, mal formulé. Comme nous l'avons suggéré à l'occasion de notre critique de Meillassoux, nous récusons sa pseudo-résolution de la question métaphysique fondamentale.

⁵⁵³ Gould 2002, p. 1873.

d'imprédictibilité⁵⁵⁴, si ce n'est d'indéterminisme, à savoir la mécanique quantique en lien avec le hasard des mutations, et le caractère statistique de la théorie de l'évolution.

2.3.1. Panorama de la contingence et du hasard en biologie de l'évolution

2.3.1.1. La contingence en biologie de l'évolution : une introduction

Les dissertations sur l'imprédictibilité de l'évolution et la contingence du vivant sont un lieu commun chez tous ceux qui contemplent la sur-opulence de la nature organique. Elles peuvent être le fait de philosophes ; nous pensons notamment à Bergson qui déclare que « La part de la contingence est donc grande dans l'évolution⁵⁵⁵. » Pour le théoricien de la durée, cette contingence du vivant est indissociablement connectée à « la création continue d'imprévisible nouveauté qui semble se poursuivre dans l'univers⁵⁵⁶. » De même, on peut lire chez Popper que « nous vivons dans un monde d'évolution émergente [...] dans un univers de nouveautés ; nouveautés qui, d'habitude, ne sont pas complètement réductibles à aucun des états précédents⁵⁵⁷. » Imprédictibilité, nouveauté, créativité et irréductibilité du vivant sont les thèmes majeurs de l'émergentisme que l'on retrouvera associés à la contingence au chapitre III. Wright et Fisher furent d'ailleurs profondément marqués par les thèses de Bergson⁵⁵⁸. Ainsi, l'ancien doctorant de Castle déclara que :

L'existence est une aventure réelle, et non un simple développement devant nos yeux d'un 'futur' qui existerait maintenant et aurait toujours existé⁵⁵⁹.

Toutefois, il n'est pas nécessaire qu'un savant se réclame plus ou moins ouvertement d'un quelconque patronage philosophique pour accueillir favorablement le concept de contingence, à l'instar de François Jacob qui en saisit la centralité dans l'économie de la théorie de l'évolution, ce qui le motive à écrire que « C'est donc sur la contingence que repose aujourd'hui l'unité d'explication⁵⁶⁰. » Le prix Nobel et compagnon de la libération considère d'ailleurs que Darwin et Wallace ont produit une révolution conceptuelle en introduisant la

⁵⁵⁴ Nous imitons ainsi Millstein (2002a) qui discuta les mêmes sources d'hasard et d'imprédictibilité.

⁵⁵⁵ Bergson 1907, p. 277. Il y a chez Bergson, une contingence de l'adaptation comme de la dynamique locale de l'évolution et donc des directions qu'elle peut suivre, mais aussi la nécessité d'une « accumulation graduelle d'énergie » et de sa « canalisation » dans « des directions variables et indéterminables » (Ibidem, p. 277).

⁵⁵⁶ Bergson 1934, p. 99. Voir encore Bergson (1907, p. 237) pour une déclaration similaire.

⁵⁵⁷ Popper 1982, p. 136.

⁵⁵⁸ Voir Fisher 1934 ; Gayon 1992, p. 362-363, ou encore Hodge 1990. Cependant, et dans le cas de Wright, nous noterons au chapitre III qu'il établit une séparation nette entre ses options philosophiques et ce qu'il considère digne de figurer dans une publication scientifique.

⁵⁵⁹ Wright 1964, p. 115, in Gayon 1992, p. 362-363, auquel nous empruntons la présente traduction.

⁵⁶⁰ Jacob 1970, p. 345.

contingence dans le monde organique, ce que ne démentirait pas Huneman dans sa thèse⁵⁶¹. Le mécanisme sélectif darwinien incarnerait le creuset de la contingence en ce qu'il opère la rencontre entre deux espaces du possible – celui des organismes et celui des environnements. Cependant, la sélection n'est pas ordinairement le processus que l'on invoque en premier pour témoigner de la prégnance du hasard dans cette discipline. C'est plutôt à l'origine de la variation que l'on associe typiquement la contingence et l'imprédictibilité de l'évolution, tant et si bien que le profane conçoit dans son esprit l'image d'Épinal d'un Darwin parant la chance des vertus d'une explication authentique. Cette croyance résulte d'une véritable négligence si l'on en croit une étymologie acceptable pour ce mot⁵⁶². En fait, Darwin sous-entend que le hasard n'est qu'ignorance des causes, comme nous le laissaient à penser Spinoza et Poincaré :

Jusqu'ici, j'ai parfois parlé des variations [...] comme si elles étaient dues au hasard. C'est là, bien entendu, une expression tout à fait inappropriée, mais elle permet de signaler clairement notre ignorance de la cause de chaque variation particulière⁵⁶³.

Quoi qu'il en soit, la découverte du matériel génétique par Friedrich Miescher, l'essor du mutationnisme avec les travaux de De Vries et l'étude expérimentale des mutations avec Muller⁵⁶⁴ dans la première moitié du XX^e siècle n'ont pas immédiatement aboli le préjugé d'une variation génétique aléatoire, quand bien même ces avancées rendraient le matériel génétique et la mutation moins mystérieuses. Comme le note Dobzhansky, s'il est erroné de penser que la théorie de l'évolution s'érige sur une fondation qui a pour nom la *chance*, il est commun, voire raisonnable, de penser que les mutations font entrer le hasard dans l'évolution⁵⁶⁵. Il s'agit là d'une conception qui branche le prétendu indéterminisme du monde quantique à celui de l'évolution : c'est la thèse de la percolation que nous étudierons dans la prochaine section. Hormis les mutations, le hasard peut être invoqué afin de rendre compte de l'imprédictibilité des mouvements moléculaires au cœur de la cellule, ce qui permet entre autres de rogner l'empire du déterminisme génétique⁵⁶⁶.

⁵⁶¹ Voir Jacob 1970, p. 170 et Huneman 2000, p. 710. Pour Jacob, la contingence, en tant que « caractéristique principal de l'évolutionnisme » se comprend comme l'inexistence d'un schéma de l'évolution qui placerait les organismes sur une « file indienne » de perfection croissante (cf. Jacob 1970, p. 174).

⁵⁶² On peut accepter par l'analyse étymologique de traduire ce terme par « ne pas lire. » Mais le latin *legere* a bien entendu un sens plus large qui renvoie à ce que l'on choisit, collecte ou recueille.

⁵⁶³ Darwin 1859, p. 131. À ce propos, Hodge (1987, p. 242) précise que pour Darwin le hasard est à la matière ce que libre arbitre est pour l'Homme : une apparence dont on a du mal à se défaire.

⁵⁶⁴ De Vries 1904 ; Muller 1927, 1928, 1930.

⁵⁶⁵ Voir Dobzhansky 1937, p. 278, mais aussi Sober (1984, p. 103) pour y lire une idée similaire.

⁵⁶⁶ C'est notamment le cas quand on considère l'existence d'un bruit dans l'expression des gènes, voir notamment le chapitre III de Merlin 2009.

Cela dit les mutations ne constituent pas l'unique processus avec lequel on peut affilier l'imprédictibilité de l'évolution. La dérive génétique intègre de nombreux phénomènes qui se signalent par leur imprédictibilité fine, de telle sorte qu'elle en devienne un autre porte-étendard du hasard. Ces processus se rapportent le plus souvent aux recombinaisons qui affectent le matériel génétique à l'occasion de la reproduction, mais encore les accidents de l'histoire quand ils frappent l'individu ou le petit nombre. En outre, les catastrophes qui terrassent la multitude sont rarement désignées par le mot de dérive, mais elles instancient bien une forme de contingence comme nous le remarquerons en étudiant les thèses de Gould.

La contingence de l'évolution se découvre aussi dans les tentatives d'axiomatisation de l'évolution, comme celle produite par une philosophe et une biologiste⁵⁶⁷, mais encore dans les modélisations de l'évolution, qu'il s'agisse de protocoles d'évolution expérimentale comme ceux du groupe de Lenski⁵⁶⁸, et d'autres que nous entreverrons à la fin de ce chapitre, ou encore des simulations informatiques qui l'intègrent, soit à titre de paramètre d'origine, soit comme un objectif qu'il faut atteindre⁵⁶⁹. Cette présentation pourrait s'allonger à l'infini, tant le mot de contingence et l'imprédictibilité qu'il recouvre font partie intégrante du discours sur l'évolution, et qu'il amalgame une foule de phénomènes que nous n'avons ni la possibilité de présenter, ni d'examiner dans le détail.

2.3.1.2. La mécanique quantique, les mutations et l'argument de la percolation

Dans cette section, nous ne reprendrons pas la série d'arguments que nous avons mobilisés contre l'indéterminisme en général et celui de la mécanique quantique en particulier. Il s'agira plutôt d'étudier l'argument de la percolation, ses critiques comme ses soutiens, et de prendre le parti qui convient. Avec Haldane et Schrödinger, nous apercevions déjà sa forme substantielle : qu'on le refuse ou non, il est possible que l'indéterminisme du monde quantique puisse contaminer le domaine de la biologie. C'est à Elliott Sober que l'on doit d'avoir remis cette interrogation cruciale sur le devant de la scène. Il considère que si l'indéterminisme quantique est vrai, alors celui-ci doit « percoler vers le haut » c'est-à-dire en direction du monde macroscopique et par conséquent des organismes. De là, il vient que la

⁵⁶⁷ Voir tout particulièrement Barberousse et Samadi 2009, in *Les mondes Darwiniens*, p. 376-377.

⁵⁶⁸ Cela est visible dans le titre évocateur de cette publication de Blount *et al.* (2008) : *Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of Escherichia coli*. Mais encore chez Travisano *et al.* (1994) : *Experimental tests of the roles of adaptation, chance, and history in evolution*.

⁵⁶⁹ Nous développerons ce point dans la dernière section du chapitre III.

théorie de l'évolution est « irréductiblement probabiliste⁵⁷⁰ », et que l'on ne doit pas cette spécificité à de quelconques limitations épistémiques. Sober semble en admettre la vérité, mais ne le discute pas en longueur dans *The Nature of Selection*. D'autres philosophes s'en empareront pour en défendre la logique, c'est le cas de Brandon et Carson. Quant à Glymour, il proposa de rendre compte par cette voie des comportements de prédation aléatoires. Enfin, Stamos développa l'argument dans ses conséquences ultimes en reconnaissant que cet indéterminisme n'affecte pas exclusivement la production de mutations, mais bien tous les processus qui se déroulent à l'intérieur de la cellule. Contre ces derniers, on opposera un article fameux de Graves, Horan et Rosenberg. Enfin, un troisième groupe d'auteurs étudiera l'argument de la percolation de manière plus neutre, à l'image de Roberta Lynn Millstein ou encore de Francesca Merlin et Christophe Malaterre⁵⁷¹.

Nous avons déjà signalé l'agnosticisme métaphysique des deux dernières autrices que nous venons de citer. Or, cet engagement, ou plutôt l'attitude philosophique que l'on adopte envers une théorie donnée, constitue une première clé de lecture de ce débat. Certes, l'on peut reconnaître avec Malaterre et Merlin (2011, p. 554) que Brandon et Carson (1996, p. 318) prennent pour acquis l'indéterminisme du monde quantique, ou admettre plus timidement avec Graves et *al.* (1999, p. 144) que ces mêmes auteurs ont exagéré les conclusions de Bell (1964), en niant qu'elles ménagent une place pour une théorie déterministe comprenant des variables cachées non locales, mais il faut dire que le réalisme ou l'instrumentalisme que contractèrent les protagonistes de cette querelle envers la mécanique quantique ou la biologie de l'évolution se révèlent plus instructifs à étudier. Rosenberg est notoire pour la posture hybride qu'il a de longue date embrassée. Il considérait déjà dans un ouvrage de 1994 que nous aurons à cœur d'exploiter qu'il faut se montrer réaliste vis-à-vis de l'indéterminisme de la physique quantique, mais instrumentaliste en ce qui concerne la biologie de l'évolution, et ce en raison de la simplicité de la première et de la complexité de la seconde qui s'enracinerait dans nos limitations cognitives⁵⁷². Il ne quittera pas cette posture dans son article écrit avec Graves et Horan. On pourra toutefois leur reprocher cette conception hétéroclite comme le fait Samson (2003) en considérant qu'il faut se montrer réaliste vis-à-vis des théories physique et biologique. Bien que nous ne soutenions pas entièrement cet auteur, nous pouvons néanmoins reconnaître que l'ambiguïté de Rosenberg a pour effet d'embrouiller un débat qui est déjà

⁵⁷⁰ Comme la citation précédente, cette citation courte est tirée de Sober 1984, p. 121.

⁵⁷¹ Cf. Brandon et Carson 1996 ; Glymour 2001 ; Stamos 2001 ; Graves, Horan et Rosenberg 1999 ; Millstein 1997, 2002b ; Malaterre et Merlin 2011.

⁵⁷² Cf. Rosenberg 1994, p. 59-61.

obscur du fait de sa complexité. Mais revenons aux conclusions de Rosenberg et de ses collègues. Ils adoptèrent une stratégie d'atténuation en ce qu'elle repose premièrement sur une concession, à savoir la reconnaissance de la réalité de l'indéterminisme quantique, pour tenter dans un deuxième temps de démontrer – sans faire intervenir la décohérence – que ses effets se dissiperont dans le monde macroscopique, de sorte qu'il soit judicieux de soutenir un « déterminisme asymptotique⁵⁷³ ». En effet, il n'est pas insensé de considérer qu'une seule mutation n'engendrera pas de grandes répercussions, que l'on considère la lignée cellulaire dans laquelle elle apparaît, ou encore la taille très variable des gènes affectés qui peuvent en outre exister en de nombreux exemplaires⁵⁷⁴. Aussi, la redondance du code génétique en lien avec les mutations silencieuses, et le fait que les mutations faux-sens ne présentent pas forcément un impact important sur l'activité d'une protéine en fonction de leur position dans la séquence nucléotidique ou parce qu'elles aboutissent au remplacement d'un acide aminé par un autre du même groupe, donnent du poids à leur argument⁵⁷⁵. Soit. Mais comme nous le notions, cela obscurcit le débat, car l'on ne saurait plus dire si cet indéterminisme est négligeable ou s'il est en fait capital, bien que toujours capable d'être étouffé par la série de considérations que nous évoquions, ainsi que d'autres phénomènes. Graves *et al.* (1999, p. 144) semblent nous dire que tout est affaire de proportion, mais que l'indéterminisme qui parvient à « infecter » le monde quantique n'est qu'anecdotique⁵⁷⁶. Pour Millstein (2002b), cela ne résout rien et transforme la discussion sur la part d'indéterminisme dans l'évolution en un stérile combat « d'intuitions ». Son jugement lucide est partagé par Malaterre et Merlin qui conçoivent qu'en l'absence de données quantitatives à propos de ladite percolation, on ne produit là que des pseudo-raisonnements, à vrai dire peu contributifs⁵⁷⁷.

De Francesca Merlin, nous avons déjà évoqué son agnosticisme à ce sujet, mais il nous faut aussi présenter les résultats de sa thèse qui intéressent la présente discussion. Après avoir interrogé les significations de la notion de hasard, elle en discute une forme qui correspond à celle que nous envisageâmes pour la mécanique quantique dans ce chapitre. Elle définit alors une mutation « aléatoire au sens fort » comme un événement moléculaire affectant le matériel

⁵⁷³ Cf. *Ibidem*, p. 61 ; Graves *et al.* 1999, p. 151.

⁵⁷⁴ Aussi, les mutations sur les régions non codantes et non régulatrices, n'auront que peu d'effet, à moins de prendre en compte la stabilité du génome ou encore une éventuelle transposition de la séquence affectée.

⁵⁷⁵ Cf. Graves *et al.* 1999 ; Millstein 2002b.

⁵⁷⁶ Nous empruntons cette idée de contamination à Rosenberg 1994, p. 60.

⁵⁷⁷ Voir Malaterre et Merlin (2011, p. 538), pour leur discussion de ce qu'ils nomment, à la lecture de Millstein, le sophisme de la percolation. À ce propos, on trouvera une pareille critique chez Orgogozo qui s'applique à la conception de Gould : il s'agit en substance de quitter les débats qualitatifs pour quantifier les phénomènes que l'on associe à la contingence ou la prédictibilité de l'évolution afin de faire avancer une discussion qui risque toujours de s'enliser dans les impasses que nous venons récemment de mentionner.

génétique avec pour caractéristique distinctive d'avoir la même probabilité d'apparaître que « toutes les autres mutations possibles durant le laps de temps considéré ». C'est donc selon ses propres mots, un « processus indiscriminé par rapport aux caractéristiques physico-chimiques des sites de la séquence d'ADN », mais aussi « invariant dans le temps⁵⁷⁸ ». Or, elle démontre que cette notion est empiriquement inadéquate. Merlin considère que le concept d'aléatoire au sens faible est en fait approprié et garantit la valeur explicative d'une forme de hasard dit évolutionnaire, selon lequel les mutations ne se produisent pas toutes suivant une parfaite équiprobabilité, mais encore ne sont pas biaisées en vue de l'adaptation⁵⁷⁹. De là, nous tirons deux conclusions pour notre enquête. Si les processus mutationnels ne sont pas équiprobables dans l'espace et dans le temps, sans doute qu'il est malvenu de les raccorder à l'indéterminisme supposément pur de la mécanique quantique. Certes, cela ne constituerait pas un argument décisif, et ne ferait qu'embourber la controverse dans la guerre d'intuition que Millstein a si justement décriée⁵⁸⁰. Il est donc plus intéressant de considérer que les motifs du rejet de l'aléatoire fort peuvent servir un projet prédictif dans la mesure où la variation génétique est bien anisotrope (cf. chapitre VI).

Nous ressortons de cette brève présentation des travaux de Merlin avec la conviction que la prédictibilité de la théorie de l'évolution puisse profiter de l'aléatoire au sens faible afin d'optimiser l'anticipation probabiliste des mutations à venir sans pour autant terminer le débat sur la part d'indéterminisme que l'on doit imputer dans le procès évolutif à la mécanique quantique. Il reste toutefois un argument qui a le mérite de démontrer que l'indéterminisme, pour peu qu'il soit vrai, ne percole pas en réalité *per se*, mais seulement par ses résultats. Si l'on s'autorise à reprendre une terminologie chère à Millstein⁵⁸¹, on établira ici une distinction entre les processus (*processes*) et les résultats (*outcomes*). En somme, la mécanique quantique peut très bien influencer la marche de l'évolution – ce qui est au mieux trivial, au pis négligeable comme le montre la stratégie d'atténuation de Graves *et al.* (1999) –, mais elle ne peut justement pas transmettre cet indéterminisme en tant que processus aux organismes, mais

⁵⁷⁸ Pour cette citation et les précédentes, voir Merlin 2013, p. 169-174. Voir aussi Merlin 2009, chapitre 7.

⁵⁷⁹ Cette conclusion s'appuie sur une longue discussion des mécanismes mutateurs, et une utilisation judicieuse du concept de hasard porté par Aristote dans sa *Physique* (Livre 2, chapitre V, p. 61-63). Le hasard désigne alors un effet produit sans cause finale. Dans l'évolution, la cause finale serait la persistance d'une entité. Sur le concept de hasard évolutionnaire, voir Merlin (2009 ; 2010 ; 2013), mais aussi la notion de coupure dans la thèse de Lenay (1989, p. 1113) : « L'indifférence [il s'agit d'une indifférence pour les causes productives de l'événement qui est un hasard pour l'instance, voir aussi son traitement de la sélection artificielle] de l'instance sépare cette instance de ce qui est indifférent pour elle. J'ai appelé *coupure* cette séparation. »

⁵⁸⁰ « À moins qu'une explication de la façon dont se produit la percolation du niveau micro au niveau macro ne puisse être donnée, il s'agit simplement de l'intuition de l'indéterministe par rapport à l'intuition du déterministe, sans aucune raison claire de préférer une intuition à l'autre. » Millstein 2002b, p. 19-20 de la version d'auteur.

⁵⁸¹ Elle l'utilise notamment pour distinguer la dérive de la sélection naturelle, cf. Millstein 2002a.

seulement ses résultats. Et à moins d'invoquer une sorte d'expérience de pensée, comme le *replay the tape* de Gould⁵⁸², cet indéterminisme des résultats n'aura de valeur qu'en ceci qu'il limite la prédictibilité des mutations. Ce rejet d'une percolation forte nous aura été inspiré par un raisonnement de Michel Morange que nous allons partiellement reproduire, car nous le jugeons pleinement adapté :

De même, le choix d'un type particulier de principe d'intelligibilité, comme un schème mécaniste, impose certaines contraintes [...] ce que l'on appelle le libre arbitre, et donc un indéterminisme macroscopique – trouvait son origine dans l'indéterminisme quantique [...]. Il s'agit d'une explication qui semble entrer dans le cadre des explications mécanistes, mais qui n'en respecte pas les règles : la recherche de la chaîne causale continue qui devrait relier la variation aléatoire quantique à la prise de décision ; recherche bien évidemment impossible dans le cas du libre arbitre ! On est dans l'ordre de l'analogie illusoire, non de l'explication scientifique⁵⁸³.

Certes, Morange s'intéresse à une variété de l'argument de la percolation que l'on pourrait appliquer au problème particulier de la liberté, mais il reste que sa démonstration s'applique également aux considérations précédentes. En effet, on voudrait qu'un mécanisme soit transmis d'un niveau d'organisation à un autre, mais, si l'on définit un mécanisme par sa régularité comme le font Machamer *et al.* (2000, p. 3), on ne voit pas comment un phénomène défini par son irrégularité puisse communiquer cette dernière de manière régulière, et ce d'autant plus que le monde macroscopique n'en vient pas à l'exhiber. Nous rejetons donc l'argument de la percolation et ne recevons pas pour l'instant de raisons valides d'embrasser une imprédictibilité qui ne se rapporte pas à autre chose que nos limitations épistémiques dans le cas des phénomènes étudiés par la microphysique et la mécanique quantique⁵⁸⁴.

⁵⁸² Pour dire les choses simplement, il s'agit de revenir dans le passé sans rien y modifier, et de relancer le cours du temps pour observer des conséquences différentes de celles présentées par l'histoire telle qu'elle s'est faite. Nous l'examinerons plus en détail dans ce même chapitre. Cependant, il convient de noter que Gould (1989a) n'appuie pas son expérience de pensée sur les processus venant du monde quantique. Or, elle serait vraie si l'indéterminisme l'était également, bien qu'il soit difficile de dire dans quelle mesure l'histoire s'en trouverait modifiée. Tout comme Popper (1982, p. 104) renonçait à fonder le libre arbitre sur l'indéterminisme quantique, nous pensons que Gould suit une stratégie analogue. Ces deux auteurs ne veulent justement pas faire dépendre la spécificité qu'ils chérissent (la liberté pour l'un, la contingence pour l'autre) de processus physiques, car cela reviendrait à les placer sous tutelle, et par conséquent accepter une forme ambiguë de réductionnisme.

⁵⁸³ Morange 2005, p. 38.

⁵⁸⁴ Nous suivons là des conclusions semblables à celles que présentent Gargaud et Lecointre 2013, p. 269.

2.3.1.3. Le caractère statistique de la théorie de l'évolution comme source d'indéterminisme et d'imprédictibilité

Si la théorie de l'évolution n'est pas indéterministe pour des raisons exogènes, il faut démontrer qu'elle l'est pour des motifs qui lui appartiennent en propre, autrement dit qu'elle présente cette caractéristique de « manière autonome⁵⁸⁵ » comme l'expriment Brandon et Carson. C'est là une approche plus intéressante que celle des causes externes, vu que la vérité de la percolation ne permettrait pas de distinguer l'imprédictibilité qu'on associe à l'évolution de celle que l'on découvrirait dans d'autres sciences de la nature. Or, cette imprédictibilité autonome est le plus souvent rapportée au caractère statistique – et donc probabiliste, d'une branche de la théorie qui traite plus précisément des phénomènes à l'échelle des populations, ce que Millstein nous invite à considérer :

...les explications qui s'appliquent à l'échelle des populations et que fournissent la sélection naturelle et la dérive sont probabilistes. [...] nous sommes contraints au probabilisme, par ce que nous sommes forcés de donner des explications qui s'appliquent à l'échelle des populations⁵⁸⁶.

L'usage des probabilités est certes associé à une forme d'imprédictibilité qui peut suggérer l'indéterminisme de l'évolution à condition d'opérer un imprudent glissement d'un terrain épistémique vers un sol ontologique. Ce que Millstein ne s'autorise pas à faire en raison de son agnosticisme, mais ce n'est pas le cas de Brandon et Carson (1996). Pourtant, nous allons plutôt nous concentrer ici sur l'interprétation que firent Millstein et Rosenberg du versant probabiliste de la théorie de l'évolution. Nous croyons que cette tactique sera plus bénéfique qu'un développement subsidiaire sur une imprédictibilité que l'on voudrait transmuter en indéterminisme, car elle nous permettra de préparer nos futures discussions sur l'importance du tandem formé par la sélection et la dérive pour la prédictibilité de l'évolution. Mais avant cela, nous dirons quelques mots de la prégnance des statistiques dans l'évolution, comme nous livrerons des précisions utiles sur la sélection et la dérive, sans pour autant empiéter sur le traitement plus complet qui leur est réservé.

L'approche à la fois populationnelle et quantitative des problèmes que pose l'évolution était autrefois la chasse gardée des biométriciens, à l'exemple de Galton, Pearson et Weldon. Chez tous ces savants, on découvre une même passion pour le traitement mathématique des

⁵⁸⁵ « Pour que la théorie de l'évolution soit indéterministe de manière autonome, elle doit l'être sans que cela dépende de la mécanique quantique. » Brandon et Carson 1996, p. 320. Voir aussi Millstein 1997, p. 64.

⁵⁸⁶ Millstein 1997, p. 71 et 73. Voir aussi Millstein (1996) pour des déclarations similaires.

grands nombres et la question du hasard. C'est parmi ces hommes que l'on trouvera celui qui eut la patience de lancer un jeu de 12 dés 26.306 fois à des fins d'analyse⁵⁸⁷. Voilà une leçon à l'adresse de Mallarmé ! Un coup de dés n'a jamais aboli le hasard, mais des myriades de lancers nous donnent suffisamment de prise pour l'arracher des mains du poète et le remettre dans le giron de la science⁵⁸⁸. Il convient de saluer l'œuvre de Weldon, et nous l'honorerons davantage en rappelant une proposition qui tombe à point nommé : « On ne peut assez insister sur l'idée que le problème de l'évolution [...] est essentiellement un problème statistique⁵⁸⁹. » Depuis les travaux qui conduisirent à l'édification de la Synthèse Moderne, c'est désormais la génétique des populations qui concentre et manipule une part remarquable de l'appareil statistico-probabiliste mobilisé en biologie de l'évolution. Que l'on ouvre un manuel dédié à cette discipline et l'on pourra y lire ceci, laissé comme un avertissement :

Pour paraphraser M. Truman, si vous ne supportez pas l'algèbre, écarterez-vous de la génétique évolutionnaire⁵⁹⁰.

Remplaçons Truman par Platon, l'algèbre par la géométrie, la réalité par la légende⁵⁹¹, et l'on ressentira d'autant mieux ce caractère incontournable des statistiques pour l'évolution.

À en croire les grands noms que nous avons cités, l'outil statistique-probabiliste est indispensable en biologie de l'évolution, mais il l'est tout autant pour les disciplines qui s'occupent de populations, qu'il s'agisse de dés, d'espèces chimiques en thermodynamique, d'individus en médecine ou encore en sciences humaines, etc. Dès lors, il serait improductif de fonder l'indéterminisme de la biologie de l'évolution sur cette caractéristique comme le font Brandon et Carson, vu qu'elle n'est pas propre à cette science. Nous retrouvons là un problème transversal qui limite la prédictibilité, ce que nous évoquions avec Kochanski. Cependant, Millstein associait le recours aux probabilités à l'échelle des populations, et plus précisément à deux processus qui agissent à ce niveau : la sélection et la dérive. Or, ce sont justement deux phénomènes que l'on oppose couramment du point de vue de la prédictibilité. Selon une représentation largement répandue, on a coutume d'opposer une sélection

⁵⁸⁷ Cf. Kemp et Kemp 1991.

⁵⁸⁸ Le texte de Mallarmé : « Un coup de dés jamais n'abolira le hasard » date de 1897. Nous ne saurions dire s'il eut vent des travaux de Weldon. Il eut été amusant que M. Mallarmé, le professeur d'anglais, traduise Weldon afin que Mallarmé, le poète, le lise. Mais il ne lui restait alors qu'un an à vivre.

⁵⁸⁹ Weldon 1893, p. 329. Bien entendu, cela reste vrai de l'évolution dans d'autres groupes d'êtres vivants.

⁵⁹⁰ Maynard Smith 1998, p. ix, dans la préface. C'est une référence à l'un des dictons que le président Harry S. Truman avait l'habitude d'utiliser : « Si vous ne supportez pas la chaleur, tenez-vous à l'écart de la cuisine. »

⁵⁹¹ « Que nul n'entre ici, s'il n'est géomètre ! » Nous disions légende, car nous n'avons pas trouvé de source confirmant de manière irréfutable que cette inscription avait bien orné l'entrée de l'Académie.

déterministe, qui instancierait avec Monod le règne de la nécessité⁵⁹², à une dérive qui ne serait qu'un « label » rassemblant tel un « compte-rendu sténographié⁵⁹³ » tous les facteurs stochastiques actifs à l'échelle des populations. Si ce contraste est bien critiquable⁵⁹⁴, nous allons néanmoins l'admettre à titre provisoire.

Venons-en maintenant à la dissension entre Millstein et Rosenberg. Ce dernier adopte une posture instrumentaliste suivant laquelle nous utilisons les probabilités en biologie de l'évolution pour compenser les carences de nos capacités cognitives. Comprenant la dérive comme un hasard qui ne serait en fait que le cache-misère de notre ignorance vis-à-vis de certaines causes de l'évolution, il en vient à concevoir une série d'expériences de pensée⁵⁹⁵ à partir desquelles il veut démontrer qu'avec un point de vue omniscient celle-ci s'évanouirait, emportant avec elle la nécessité d'utiliser des probabilités. Suivons-le dans sa démarche. Pour cela, il faut s'imaginer un environnement dans lequel des braconniers s'attaquent à des girafes aux longs cous, pourtant bien adaptés à leur environnement. Ne sachant rien de cela, une personne qui verrait la fréquence des grandes girafes s'effondrer, contre ce que prévoit la sélection dans ce cas, pourra dire qu'il s'agit là d'un exemple de dérive. Poursuivant dans sa lancée, il nous demande de concevoir que des conditions venteuses s'abattent sur la région⁵⁹⁶, en tordent les arbres au point que les plus hautes girafes s'y coincent fréquemment. Ici encore un individu ignorant cet état de fait pourra conclure à un cas de dérive⁵⁹⁷. Pour Rosenberg, les situations précédentes sont assurément des phénomènes déterministes et la dérive peut raisonnablement être évincée de la description qu'en ferait un évolutionniste omniscient. Méditant ces expériences de pensée, Millstein rejette les conclusions de Rosenberg pour deux raisons. La première est que la dérive serait indispensable dans la mesure où elle complète l'arsenal explicatif des évolutionnistes ; la seconde étant qu'un être omniscient à la manière

⁵⁹² « Tiré du règne du pur hasard, il entre dans celui de la nécessité, des certitudes les plus implacables. Car c'est à l'échelle macroscopique, celle de l'organisme, qu'opère la sélection. [...] La sélection opère en effet *sur* les produits du hasard, et ne peut s'alimenter ailleurs : mais elle opère dans un domaine d'exigences rigoureuses dont le hasard est banni. » Monod 1970, p. 155.

⁵⁹³ Okasha 2006, p. 31. Abrégé ou résumé étant des traductions possibles pour le mot *shorthand* qu'il emploie.

⁵⁹⁴ D'une part, nous verrons qu'il existe des qualifications de la sélection qui l'associent aux probabilités sans pour autant invoquer les probabilités de survie et de reproduction, c'est cette idée de Fisher reformulée par Huxley selon laquelle « la sélection est un mécanisme qui génère de très haut degré d'improbabilité. » In Huxley 1954, p. 44. L'idée originale de Fisher est présente dans aussi Huxley *et al.* 1953, p. 91. Pour une idée très similaire, voir aussi Guilleminot 1919, p. 121. Aussi, la dérive est souvent disqualifiée comme instance d'un véritable hasard, comme chez Gayon (2005b, p. 536) qui ne la considère pas comme « un hasard radical » incompatible avec le déterminisme. Voir aussi Godfrey-Smith 2009, p. 28. Enfin, il existe une conception de la dérive qui la connecte à la sélection par la fluctuation des valeurs sélectives (cf. Wright 1931 ; 1980, p. 837).

⁵⁹⁵ Rosenberg 1994, p. 71 *et passim*.

⁵⁹⁶ Ibidem, p. 73.

⁵⁹⁷ Ce n'est pas ce que nous faisons, considérant qu'il y a désormais sélection soit pour le rapetissement des girafes, ou encore pour leur capacité à éviter d'être piégées. C'est aussi ce que fait Millstein 1996, S17.

du démon de Laplace pourrait connaître tous les événements qui surviennent dans la vie des individus et manquer ce qui se produit au niveau des populations⁵⁹⁸. C'est là un argument que nous avons déjà rencontré avec Sober et Broad⁵⁹⁹. Elle nie donc que l'on puisse remplir un tableau dans lequel figure le compte-rendu fidèle de toutes les causes de vie, mort, et reproduction dans une population. Comme le considère Peter Godfrey-Smith, dans un monde déterministe « toutes les vies et morts ont des causes complètes⁶⁰⁰. » Ne peut-on point dire en théorie d'une girafe qu'elle est morte pour telle raison ou telle autre, quitte à regrouper ensuite les catégories fines dans ces grandes cases que nous appelons la sélection et la dérive ? Par quelle raison mystérieuse les événements au niveau individuel ne peuvent plus s'additionner pour former une explication au niveau des populations ? Sur ces questions, Roberta Millstein se montre particulièrement décevante et contradictoire dans un même paragraphe :

Cela signifie simplement que pour décrire *complètement* les processus évolutifs, nous sommes *forcés* d'utiliser le langage de la théorie des probabilités ; l'utilisation des probabilités n'est pas simplement commode ou instrumentale. Une explication non probabiliste serait une explication au niveau individuel qui décrirait le destin d'organismes individuels et déterminerait un résultat spécifique. Cependant, les explications au niveau de la population *font abstraction* [abstract away] *des histoires causales spécifiques* des individus et ne prédisent donc pas de résultat spécifique⁶⁰¹.

Et c'est ainsi qu'elle inventa l'explication de Schrödinger, complète par les processus qu'elle présente, mais incomplète pour les événements qu'elle intègre, puisqu'elle ne prend pas en compte (*abstract away*) ce qui arrive précisément à chaque individu. On pourrait même lui opposer que la distinction qu'elle promet d'un point de vue processuel entre une sélection et une dérive que l'on pourrait par ailleurs confondre en ce qu'elles peuvent produire des résultats équivalents⁶⁰², est affaiblie par son soutien inconsidéré au rôle qu'elle attribue aux probabilités dans la théorie de l'évolution. En effet, la théorie des probabilités prévoit que si deux événements présentent la même probabilité, mais ne se distinguent que par leur nom, ils

⁵⁹⁸ Millstein 1997, p. 57. Voir sur ce point Gayon et Montévil (2017, p. 306) qui soutiennent cela, en considérant avec Ewens (2012) que la théorie déterministe de la génétique des populations est moins complète qu'une théorie stochastique qui inclut la dérive.

⁵⁹⁹ Voir Millstein (1997, p. 58) : « L'évolution est un processus qui se produit au niveau des populations, pas au niveau des individus, en se concentrant sur le niveau individuel, l'être omniscient manquerait les processus qui agissent au niveau des populations. » Voir aussi Ibidem, p. 68, et enfin Millstein (1996, S15) : « Même, ou tout particulièrement, un être omniscient doit prendre en compte les différents processus conduisant au changement évolutif que le terme 'dérive aléatoire' représente. »

⁶⁰⁰ Godfrey-Smith 2009, p. 54.

⁶⁰¹ Millstein 1997, p. 71. Nous soulignons, à part « forcés » qui l'est déjà dans le texte d'origine. Rosenberg (1994, p. 62-63) affirme clairement que la théorie statistique de l'évolution manque clairement d'intérêt pour le détail des événements qu'elle prétend expliquer. Quant à Sober (1984, p. 96), il considère que les explications probabilistes ne distinguent pas les événements à l'origine des morts individuels, et conçoit qu'en connaissant tous les détails, les explications probabilistes restent intéressantes pour faire des généralisations (Ibidem, p. 127).

⁶⁰² Comme l'augmentation ou la diminution de la fréquence d'un trait dans une population donnée. Voir Millstein 2005, c'est la distinction entre *processes* et *outcomes* que nous avons déjà évoquée plus haut.

sont en fait interchangeables⁶⁰³, et seule la connaissance des processus causaux ayant conduit à leur réalisation permettrait de les différencier. On peut donc concéder à Millstein qu'une *contemplation* de l'évolution qui ne tient pas compte des phénomènes que ne prend pas en charge la sélection est certainement incomplète, mais si ces phénomènes sont uniquement modélisés par des probabilités et ne sont pas étayés par une analyse causale, alors on tolère et cimente une incomplétude qui se rapporte à la pauvreté informationnelle des probabilités, ce qui, nous le verrons, s'applique tout à fait au concept de *fitness*. Ainsi, nous pensons que la philosophe américaine ne serait pas dans un tel embarras si elle avait reconnu avec Rosenberg – qu'elle a justement cité – qu'une théorie complète et omnisciente « dépasse nos pouvoirs » et « se révèle peu pratique⁶⁰⁴. » C'est pourquoi nous considérons avec Rosenberg, Graves et Horan, que le point de vue omniscient a pour lui la consistance à défaut d'être accessible en pratique, et qu'il faut considérer le caractère probabiliste des explications à l'échelle des populations comme le résultat de nos limitations épistémiques⁶⁰⁵. Cela nous évitera à coup sûr de tomber dans l'incohérence avec Millstein, ou dans la pétition de principe que remarquèrent Graves et ses coauteurs à la lecture d'une autre expérience de pensée, cette fois-ci proposée par Brandon et Carson⁶⁰⁶. Il s'agissait de tirages dans une urne contenant des boules collantes et glissantes⁶⁰⁷. On a deux fois plus de chance d'avoir les premières, ce qui fait que si l'on prélève 10 de ces boules, on aura tantôt 7 boules collantes, et tantôt 6, car la probabilité de les sortir de leur contenant est de 6.66666... En d'autres termes, il y a ici un avantage sélectif à être collant⁶⁰⁸, et l'on saura rendre compte par des explications physiques simples à mobiliser pourquoi l'on tire plus de boules collantes que de glissantes. Mais si l'on demande à Brandon et Carson pourquoi a-t-on deux fois plus de chances d'obtenir une boule collante, et pas toute autre valeur supérieure à 1, ils nous diront sans doute que c'est parce qu'ils l'ont observé. Et c'est là que réside la pétition de principe. À partir d'un jeu de données, ils génèrent un résultat attendu dont la traduction mathématique par les probabilités conduira fatalement pour un grand nombre de tirages possibles à des déviations : soit le fait que l'on tire parfois moins, parfois plus de boules qu'on ne l'espérait. Les auteurs interprètent ces déviations comme le témoignage de la nature probabiliste des phénomènes évolutionnaires auxquels la dérive et la

⁶⁰³ C'est là une application dérivée du principe d'identité qui postule que si deux entités présentent les mêmes prédicats alors elles sont identiques.

⁶⁰⁴ Rosenberg 1994, p. 83. Millstein 1997, p. 48.

⁶⁰⁵ Voir Graves *et al.* 1999, p. 144.

⁶⁰⁶ Graves *et al.* 1999, p. 150. Ils affirment que l'exemple pris par Brandon et Carson présuppose le hasard.

⁶⁰⁷ Sur ce sujet, voir Graves *et al.* 1999, p. 149-150, mais aussi Malaterre et Merlin 2011, p. 541.

⁶⁰⁸ Les producteurs de colle du monde vivant, comme les cténares et les onychophores, apprécieront donc cette expérience de pensée.

sélection sont inextricablement liées⁶⁰⁹. Bien que nous considérons avec Graves *et al.* leur conception comme fautive en de nombreux points⁶¹⁰, Brandon et Carson ont tout de même repéré quelque chose de crucial pour la prédictibilité de l'évolution en signalant l'existence d'un lien fort entre dérive et sélection dont nous pensons qu'il se noue dans nos attentes. Or, il nous semble que cette difficulté, en ce qu'elle se rapporte à une question d'échelle, peut expliquer l'incapacité à raccorder l'échelle populationnelle et celle des individus, comme ce fut le cas pour Millstein. Il conviendra d'examiner ce qui n'est pour l'instant qu'une impression et préciser dans ce travail le triple rapport qui unit la sélection, la dérive et l'échelle d'étude de ces deux phénomènes, puisque ce dernier paramètre participe de leur définition comme de la confusion qui les entoure. Une réflexion consistante sur ce problème nous permettra peut-être de trouver un meilleur compromis entre les ressources dont nous disposons et l'omniscience vers laquelle nous devons progresser coûte que coûte afin de mieux prédire l'évolution. Si nous y parvenons, il semble que nous pourrions nous extirper de ces débats marécageux sur la part de contingence et d'imprédictibilité dans l'évolution, en leur donnant de les établir sur une base quantitative qu'une attention toute particulière aux questions échelles nous aura permis de poser. Millstein discernait dans ces disputes une sorte de querelle d'intuition entre les partisans du déterminisme et de l'indéterminisme⁶¹¹. Une appréciation que l'on pouvait déjà lire dans la conclusion de sa thèse :

...il est difficile de dire dans quelle mesure le hasard a joué un rôle dans l'évolution [...].
Pendant [...] il semble juste de dire que l'évolution de la vie sur notre planète a au moins en partie été due au hasard⁶¹².

Pour nous assurer de cela et ainsi prolonger sa recherche, il faudra questionner un homme qui eut l'intuition – plus que tout autre – de la contingence dans l'évolution.

⁶⁰⁹ Brandon et Carson 1996, p. 324.

⁶¹⁰ C'est notamment l'idée que dans leur exemple ce qui mime la dérive ne s'atténue pas quand on augmente le nombre de tirages, mais aussi qu'une interprétation réaliste de l'indéterminisme, faisant intervenir comme ils le font des dispositions, est néfaste pour la dynamique de la science (cf. les valeurs épistémiques que nous avons discutées, voir aussi notre critique des propensions chez Popper). En effet, les propensions ne sont pas de véritables mécanismes et quand un déterministe invoque des variables cachées, il ne le fait pas pour sauver le déterminisme en biologie comme on semble le faire en mécanique quantique, mais pour chercher ce qu'elles cachent d'inconnu. Cf. Graves *et al.* (1999, p. 154-155), nous paraphrasons leur démonstration, mais nous pouvons au moins rendre leur conclusion qui ne manque pas de mordant : « Les propensions sont assez durs à avaler en physique, mais en biologie elles sont tout simplement superflues. » (Ibidem, p. 155).

⁶¹¹ Cf. Millstein (2002b), mais elle parlait alors de l'argument de la percolation.

⁶¹² Millstein 1997, p. 167.

2.3.2. De la contingence selon Gould

S'il nous fallait retenir un seul nom pour associer au fait de l'évolution le mot de contingence, ce serait celui de Stephen Jay Gould qu'il nous viendrait de prononcer. Que l'on examine sa production théorique, ses travaux en histoire des sciences, ou encore son œuvre de vulgarisation, et partout l'on y découvrira son empreinte. Sa conception de la contingence intègre certains des processus⁶¹³ et des thèses que nous avons présentés, mais se caractérise essentiellement par :

- Une critique de la toute-puissance de la sélection doublée d'une méditation sur l'absence de lois propres à la biologie de l'évolution⁶¹⁴, mais encore sur la complexité et la diversité des phénomènes de cette discipline qui doit être saisie pleinement comme une science historique.
- Une contemplation de l'espace des possibles que suscite l'analyse d'un cimetière paléontologique : le schiste de Burgess, et qui se déploie à travers une expérience de pensée consistant à rejouer le film de l'histoire, ainsi qu'une réflexion sur le concept d'exaptation.
- Une dissertation sur l'importance des extinctions de masse dans l'histoire de la vie qui se rapporte à sa critique de l'adaptationnisme et sa célèbre expérience de pensée.

Nous allons à présent développer les thèses que nous venons seulement d'énumérer, puis nous fournirons quelques éclairages sur les motivations philosophiques et personnelles qui animent le paléontologue américain. Après quoi, nous ouvrirons le volet critique de notre discussion de la contingence selon Gould.

2.3.2.1. Présentation générale des thèses de Gould

2.3.2.1.1. Les trois formes principales de la contingence gouldienne

John Beatty identifie dans la contingence gouldienne deux thèses principales que nous allons tâcher de brièvement restituer avec les citations appropriées. Il s'agit premièrement d'une « contingence épistémique » et deuxièmement d'une contingence comme « dépendance

⁶¹³ Nous pensons aux mutations et la dérive, dont Gould conçoit une version écologique à l'échelle des espèces.

⁶¹⁴ Nous ne traiterons pas dans cette section la théorie des équilibres ponctués, mais il est évident qu'une évolution présentant un rythme discontinu est plus complexe et moins aisément descriptible par des lois simples.

causale⁶¹⁵ » de l'histoire biologique aux événements s'étant produits dans le passé. Si nous suivons en cela Beatty, nous montrerons que ces deux propositions cohabitent sourdement avec une troisième, qui n'est ni clairement délimitée ni véritablement justifiée par son auteur. Cette doctrine apparaît de manière discrète dans ses principaux ouvrages et peut s'entendre comme la proclamation d'une contingence ontologique du vivant. Pour la commodité de notre exposé, nous avons choisi de la présenter et de la réfuter dans un même mouvement, soit en introduction de notre bloc-critique (cf. 2.3.2.2).

Commençons par la première thèse repérée par l'épistémologue canadien. Pour de nombreux auteurs que nous serons amené à discuter au chapitre IV, les entités biologiques n'exhibent pas de lois propres qui satisfont aux critères usuels permettant de définir ces dernières – comme l'invariance spatio-temporelle, tout en se soumettant pleinement aux lois de la physique-chimie. Mais de tous les processus agissant dans l'évolution, la sélection naturelle peut prétendre au statut de loi et cela explique en partie la charge que mena Gould à son encontre⁶¹⁶, comme nous le verrons prochainement. Ainsi, le vivant ne peut s'expliquer que par une multiplicité de lois et de processus de second ordre, et c'est sur cette complexité que Gould fait reposer le plus fréquemment sa vision de la contingence et notre incapacité à prédire l'évolution :

Finally, my love of history, in the broader sense, began to mark also my scientific researches on evolution, in the measure in which I set myself to explore the vast question of the role that history can play, expressed in the form of contingency, that is, that which can be defined as *the tendency of complex systems* comprising many stochastic elements, interacting in multiple ways and in a *non-linear* manner, to give theoretically unpredictable results, starting from complete knowledge of antecedent conditions⁶¹⁷.

En outre, la contingence ne diminue en rien l'intérêt de l'explication légitime, car notre incapacité à prédire un fait avant qu'il ne se soit réalisé ne fait que traduire *le vrai caractère de cette complexité*, tandis que l'explication du fait après qu'il s'est produit peut atteindre le même niveau de certitude que n'importe quelle autre explication par la physique de phénomènes matériels se déroulant sous l'égide de lois invariantes, pourvu que l'obtention de suffisamment de détails factuels sur les états antécédents permette de résoudre leur relation causale avec le résultat observé⁶¹⁸.

Lorsqu'un champion de la contingence soutient (pour ce qui concerne la grandeur du monde naturel qui relève, de façon appropriée, de l'explication sur le mode de la narration) qu'il peut expliquer avec rigueur tel fait après qu'il s'est produit, tandis qu'il

⁶¹⁵ Beatty 2006, p. 339-340.

⁶¹⁶ E.g. Gould et Lewontin 1979, p. 590 ; Gould 1980b, p. 128 ; Gould 2002, chapitre VII.

⁶¹⁷ Gould 2002, p. 70, nous soulignons.

⁶¹⁸ Ibidem, p. 1867, nous soulignons.

n'aurait pas pu le prédire avant cela, il prend acte de la *structure empirique de la complexité historique*⁶¹⁹.

Ainsi, il faut reconnaître que cette première version de la contingence est bien épistémique en ce qu'elle est tout entière dominée par l'idée d'une complexité que l'on ne parvient pas à juguler grâce à un formalisme adéquat, étant donné que les paramètres d'intérêt des systèmes considérés sont non seulement stochastiques, mais s'interpénètrent de manière non linéaire, ce qui complique le calcul et limite la prédictibilité. Nous retrouvons là les considérations que nous avons avancées au premier chapitre pour rendre compte des théories ne répondant qu'imparfaitement à la thèse de la symétrie. Par ailleurs, le second extrait que nous avons produit nous permet d'avancer un autre aspect essentiel de cette contingence épistémique. Il se rapporte au discours opposant d'une part des lois invariantes ou des mécanismes généraux que l'on pouvait associer avec Mach à une entreprise de simplification des phénomènes, et de l'autre, un foisonnement de détails présentés par les organismes et l'histoire du vivant ; détails que des lois et des mécanismes généraux se révèlent impropres à subsumer. Tout comme l'association entre complexité et contingence, il s'agit là d'une constante de son discours :

La contingence de l'histoire garantit qu'il ne peut y avoir de théorie capable de rendre compte de façon précise *d'importants détails*, et même de directions générales, dans l'édification du tableau phylogénétique de l'ensemble des êtres vivants sur la Terre, tel qu'il s'est réalisé⁶²⁰.

En effet, qu'est-ce que la science, sinon la tentative de comprendre le monde naturel en expliquant ses phénomènes par des lois spatio-temporelles invariantes ? On peut avoir besoin de connaître les particularités d'un ensemble donné de conditions initiales afin de déduire *les détails* des états ultérieurement atteints grâce à la mise en œuvre de ces lois, mais on ne considère habituellement pas que l'explication de ces détails entre pour une part essentielle dans l'explication elle-même, au nombre de ses mécanismes causals⁶²¹.

Autrement dit, on n'accepte d'invoquer la contingence qu'après avoir donné la préférence aux explications fondées sur la prédictibilité des phénomènes et la possibilité de les rapporter aux lois de la nature spatio-temporellement invariantes, et avoir constaté l'échec de cette démarche. Dans cette optique, la contingence se voit donc offrir un domaine résiduel, celui *des détails* que n'ont pas réussi à expliquer les lois générales⁶²².

Avec les deux dernières citations, Gould établit les détails comme le point aveugle de toute théorie comprise comme un ensemble de lois, mais dans la première, cet angle mort semble caractériser plus spécifiquement la théorie de l'évolution. Or, un tel face à face n'est pas original. On le retrouve chez Kauffman⁶²³, mais encore Boutroux puisqu'il associe la doctrine

⁶¹⁹ Ibidem, p. 1871, nous soulignons.

⁶²⁰ Ibidem, p. 82, nous soulignons.

⁶²¹ Ibidem, p. 1866, nous soulignons.

⁶²² Ibidem, p. 1874, nous soulignons.

⁶²³ Une telle opposition est aussi notée par Kauffman (1995, p. 19, nous soulignons) en parlant de l'existence de lois générales en histoire : « Parmi les historiens, certains refusent tout espoir de trouver des lois générales. Je

de la contingence à ces « détails même du monde⁶²⁴ ». Quant à Darwin, il opposait déjà dans une lettre adressée au botaniste américain Asa Gray les lois de la nature aux détails qu'il abandonnait à la chance⁶²⁵. Cette citation, Gould et Beatty ne manquèrent pas de la méditer⁶²⁶. Ce dernier interprète d'ailleurs l'opposition que nous venons de mettre en évidence chez le paléontologue new-yorkais par l'absence de « véritables lois pertinentes en biologie » à même de rendre compte des « détails contingents », soit ce que Beatty considère être « distinctement biologique⁶²⁷ ». Si nous aurons à cœur en partie II de mettre à l'épreuve cette conception, rien ne nous prévient d'affirmer ici qu'il existe une régularité du monde vivant qui nous semble tout à la fois le caractériser, comme elle permet de rendre compte dans une large mesure de ces détails exhibés par les différents organismes. Par la logique contextuelle de l'adaptation que la sélection porte en elle, le mécanisme darwinien dément à nos yeux l'hypothèse de Beatty. Si l'on admet cette interprétation, les tentatives Gouldiennes visant à spolier sa puissance deviennent limpides, puisqu'elles s'inscrivent dans une stratégie de défense de la contingence. Néanmoins, une telle appréciation n'a de sens que si l'on suppose une sélection virtuellement suffisante pour expliquer et prédire l'apparition de ces détails que des lois générales non biologiques ne peuvent élucider.

Venons-en à la deuxième forme de la contingence Gouldienne repérée par John Beatty. Rappelant le sens anglais de *to be contingent upon*⁶²⁸ (être dépendant de), et considérant certaines déclarations de Gould, il identifia une version « dépendance causale » de la contingence que l'on percevra dans la citation suivante :

Les praticiens de l'histoire naturelle ont, jusqu'ici, été trop souvent portés à s'excuser (mais, je le souligne très fort, ils ne le doivent pas) de recourir à plusieurs types de démarches scientifiques légitimes, dont une de nature narrative ou historique, qui relie expressément l'explication des résultats donnés non seulement aux lois spatio-temporellement invariantes de la nature, mais aussi, voire prioritairement, aux aspects

[ne suis] sûrement pas un historien, mais j'aurai néanmoins des suggestions à faire. L'espoir vient de ce que, vus au niveau le plus général, les systèmes vivants - cellules, organismes, économies, sociétés - peuvent présenter des propriétés rendues par des lois, mais être ornés d'une dentelle de filigrane historique, ces *merveilleux détails* qui auraient facilement pu être autrement, dont l'improbabilité suscite notre admiration émerveillée. »

⁶²⁴ Boutroux 1874, p. 149.

⁶²⁵ « J'ai tendance à voir dans toute chose le résultat de lois [de la nature], et les détails, qu'ils soient bons ou mauvais, abandonnés à l'œuvre du hasard. Non que cette notion me satisfasse. » In Darwin 1887, p. 312-312. Lettre adressée à Asa Gray et datée du 22 mai 1860.

⁶²⁶ Gould 1989a, p. 323 ; Beatty 2008, p. 190. Il nota d'ailleurs l'étrange similitude que présente le jugement darwinien avec celui de Paley. Il nous semble que celle-ci est révélatrice de la spécificité de la richesse des objets des sciences de la vie, bien plus qu'elle ne témoigne de l'influence du théologien sur le naturaliste.

⁶²⁷ Beatty 1995, p. 75.

⁶²⁸ Voir Beatty 2006, p. 359, mais cela pourrait se vérifier aussi en français. Néanmoins, il nous semble que cela serait plus vrai pour le substantif que pour l'adjectif. Aussi, nous avons repéré ce sens de la contingence chez de nombreux auteurs, Losos 1998, Longo 2017, ou encore Maris *et al.* 2017, voir le sens *b* donné par ces auteurs qui remarquent à ce propos son caractère vague. Quant à leur sens *a*, il faut le rapprocher du hasard de Cournot.

spécifiquement contingents *des états antécédents*, lesquels, s'ils avaient été constitués différemment, n'auraient pas engendré les résultats en question⁶²⁹.

Dans cet extrait et conformément à ce que nous avons dit sur la causalité dans les sciences historiques, la contingence Gouldienne est une narration scientifique inclusive, intégrant les « lois spatio-temporellement invariantes », tout en donnant la primauté aux états antécédents, soit les causes qu'étudient les sciences paléontologiques. Comme le remarque Beatty (2006, p. 340), cette version de la contingence est « clairement compatible » avec la première, qui était, rappelons-le pour mémoire, une contingence épistémique accrochant l'imprédictibilité des phénomènes biologiques à leur complexité. Ainsi, l'on voit bien qu'elle se rapporte à la délicate, si ce n'est impossible, réalisation d'une narration scientifique complète. C'est bien parce que la connaissance d'une seule dépendance causale est nécessaire, mais ne suffit pas pour prédire le résultat d'une séquence évolutive donnée, qu'il faut en combiner de multiples par des relations difficiles à résoudre par l'outil mathématique, et qui demandent en outre des mesures d'une infinie précision. Nous retrouvons là toute l'ambiguïté que nous avons dégagée pour caractériser l'asymétrie entre la prédiction et l'explication dans les sciences historiques, ce à quoi ne déroge pas la biologie de l'évolution. Nous disions que l'explication s'y construit sur une exigence causale, et c'est cette même exigence causale qui vient ici contrarier la prédiction puisque l'on ne parvient pas à la satisfaire *complètement* en intégrant de manière satisfaisante dans notre narration scientifique deux types d'états antécédents et les séries de répercussions causales qui leur sont associées et pourront s'entrelacer. D'une part, il y a ces antécédents éloignés de l'action considérée que l'on ignore purement et simplement. D'autre part et de manière plus significative, il y a ces états antécédents que l'on connaît et que l'on traite littéralement comme des détails – ce mot prend ici tout son sens – c'est-à-dire des éléments que l'on pense négligeables dans une narration, alors qu'ils ne le sont que de manière contextuelle et le plus souvent rétrospective.

2.3.2.1.2. Le schiste de Burgess et la contemplation des possibles

Complexité, dépendance causale, non-linéarité et stochasticité : voilà des mots bien secs qui ne risquent pas d'accrocher le quidam. S'il ne s'en tenait qu'à ces maigres shibboleths, Gould ne parviendrait à intéresser que la part congrue d'un public plus vaste que son talent de vulgarisateur lui offrît de conquérir. Pour cela, il doit donner à sa notion favorite une forme

⁶²⁹ Gould 2002, p. 1866, nous soulignons.

familière, celle d'un voyage que chacun fait dans sa vie : une balade de l'imaginaire que nul curieux ne saurait refuser. C'est ainsi que sous sa plume – comme de tant d'autres –, la contingence devient une invitation à la contemplation des possibles. Tout comme Capra nous donnait de voir ce qui se passerait si Georges Bailey, incarné par le génial et général James Stewart dans *Wonderful Life* (La vie est belle, 1946), était effacé de l'histoire, Gould nous propose de réaliser une expérience que l'on ne peut produire qu'en pensée. Il nous invite à :

...« redérouler le film de la vie. » Vous appuyez sur le bouton « rembobinage » ; vous vous assurez que tout a bien été effacé, et vous prenez comme point de départ un moment et un endroit quelconques dans le passé – disons les océans de l'époque du Schiste de Burgess. Et puis, vous laissez se dérouler le film en observant si cette nouvelle version ressemble un tant soit peu à l'originale. Si vous répétez l'expérience, et que chacun de ces redéroulements est très semblable à l'histoire de la vie telle que nous la connaissons, alors on est forcé de conclure que ce qui est réellement arrivé le devait nécessairement. Mais supposez que les nouvelles versions donnent toutes des résultats sensés, mais différant de manière frappante de ceux que nous savons s'être réellement produits. Que pouvons-nous dire de la prévisibilité de l'apparition de la conscience et de l'intelligence ? ou de celle des mammifères ou des vertébrés ? ou de la vie sur les terres émergées ? ou de la persistance de la vie multicellulaire durant 600 millions d'années chaotiques⁶³⁰ ?

Rembobinons le film pour revenir à l'époque du Cambrien moyen (vers -509 à -497 Ma). La Terre d'alors était peuplée de formes de vie étranges dont certaines semblent s'éloigner de tout ce que nous connaissons et n'auront pas de descendance. C'est dans ce monde que vit *Pikaia*, un chordé ancêtre hypothétique des vertébrés actuels et par cela de notre lignée. De même que Lewis nous demandait de considérer ce qui se passerait si Tim tuait son grand-père, Gould nous demande d'éliminer dans un scénario alternatif cet ancêtre fort lointain :

Rembobinez le film de la vie jusqu'à l'époque de Burgess, et laissez-le se dérouler à nouveau. Si *Pikaia* ne survit pas dans ce redéroulement alors nous sommes effacés de l'histoire ultérieure – tous, du requin au rouge-gorge et à l'orang-outan. [...] La survie de *Pikaia* a été contingente ; elle a relevé du « rien que l'histoire⁶³¹. »

Mais anticipant sur notre partie critique, nous pourrions dire qu'avec cette expérience de pensée, Gould ne fait que rendre probante son hypothèse sans pour autant la prouver⁶³². En cela, il profite du pouvoir évocateur des raisonnements contrefactuels en histoire⁶³³. Car nous pouvons tous jouer de notre imagination et concevoir la mort d'Hitler dans les tranchées⁶³⁴, ou nos parents qui manquent de se rencontrer, mais ce faisant on ne sait pas expressément ce qu'il faut modifier d'autre dans le passé pour que cela arrive. Ici nous retrouvons le problème

⁶³⁰ Gould 1989a, p. 47.

⁶³¹ Ibidem, p. 365.

⁶³² Gould (1989a, p. 49) dirait plutôt « intelligible ».

⁶³³ Sur les raisonnements contrefactuels en général, voir Lewis 1973. Pour leur utilisation en histoire, voir Deluermoz et Singaravélou 2012 ; mais aussi Cowley 1999.

⁶³⁴ Ou sinon la victoire nazie en lisant *Le maître du haut château* de Philip K. Dick.

de l'interdépendance des phénomènes et les contradictions cachées entre le changement que l'on opère et d'autres événements qui le rendraient impossible. « Rejouer le film » ne peut donc servir d'argument contre le déterminisme et en faveur de la contingence de l'évolution.

Cependant Gould s'entête et entend même traduire cette contemplation du possible par l'analyse combinatoire, afin de donner plus de corps à son expérience de pensée et la vision de l'évolution qu'elle est censée étayer. Si la survie de *Pikaia* ou d'autres espèces du Cambrien moyen était véritablement contingente, alors on peut à bon droit faire le calcul qu'il nous propose. Gould nous demande de considérer 100 taxons vivant à cette époque, dont seulement 10 survécurent, soit plus de 17.000 milliards de combinaisons⁶³⁵. Ce raisonnement se rapporte à deux représentations du tableau phylogénétique. La première est celle du « cône de diversité croissante » et la seconde de la « diversification et décimation⁶³⁶ » que Gould soutient. Contre la ramification progressive de l'arbre de la vie, il conçoit une diversité maximale que viendraient élaguer les caprices du destin. La contingence nous donne alors de considérer ces voies que l'évolution a abandonnées, comme le membre octodactyle des premiers tétrapodes⁶³⁷ qui sera supplanté non exclusivement par une version pentadactyle :

Mais l'argument qui va le plus dans le sens de la contingence est celui qui a déterminé l'écriture de cet essai - la découverte de sept doigts chez *Ichtyostéga* et 8 chez *Acanthostéga* - si les tétrapodes avaient toujours eu 5 doigts, alors on pourrait invoquer une certaine prédictibilité ou inévitabilité⁶³⁸.

En outre, ces configurations délaissées auraient pu donner lieu à une multitude d'adaptations nouvelles par le mécanisme de l'exaptation, soit l'acquisition par une structure donnée d'une fonction qu'elle ne possédait pas à l'origine⁶³⁹. Si l'on excepte les possibles convergences, alors la contingence de l'évolution nous demande de les considérer comme des projets du vivant abandonnés, des possibles qui ne se sont pas réalisés.

⁶³⁵ Gould 1989a, p. 49. Le nombre de permutations ou d'arrangements possibles est ici de $(100!/90!)$, soit environ $6.28 \cdot 10^{19}$. Or, le nombre de combinaisons de 10 éléments dans un ensemble de 100 (donc sans ordre particulier) sera de $C = n!/(r!(n-r)!)$, où est n est le nombre d'éléments total, r le nombre de tirages. Ce qui nous donne dans ce cas $C = (100!/10!*90!)$ Soit $(100*99*98*97*96*95*94*93*92*91)/10! = 1.73 \cdot 10^{13}$.

⁶³⁶ Gould 1989a, p. 44. Le lecteur aura remarqué que Gould inverse le sens étymologique de décimation, qui signifie 10 % de moins pour en faire 90 % éliminés. Aussi, Gould applique là une vue de l'évolution qui se révèle fautive si l'on considère l'évolution des plantes (Sterelny et Griffiths 1999, p. 306), mais aussi les nombreuses explosions de biodiversité subséquentes à celle du Cambrien, comme celle de l'Ordovicien, voir par exemple Miller 1997 ; 2004 ; Webby *et al.* 2004 ; Servais *et al.* 2009 ; Mángano *et al.* 2016.

⁶³⁷ Nous pensons notamment à *Acanthostéga gunnari* du Dévonien supérieur.

⁶³⁸ Gould 1993, p. 96.

⁶³⁹ Voir Gould et Vrba 1982 ; Gould 2002, chapitre XI. Pour une critique courte du concept, voir Mayr 1983, p. 324, mais encore Brenner 1998.

2.3.2.1.3. Les extinctions de masse : quand Shiva et dame fortune dansent avec le destin

Cependant, pour que la logique de la décimation contingente fonctionne, Gould doit l'arrimer à quelque phénomène réel, aussi brutal qu'inattendu. Et si on lui demande pourquoi *Anomalocaris* et tant d'autres ont disparu ? Pourquoi *Pikaia* a survécu ? Pourquoi sa lignée fut féconde, s'est multipliée et a rempli la Terre ? Gould (1989a, p. 45) répondrait : « Il se pourrait alors que le sinistre personnage ayant fauché au sein de la vaste gamme d'anatomies représentées à Burgess n'ait été que Dame fortune déguisée. » Depuis les travaux des Alvarez et de leurs collègues (1980) sur l'extinction de la fin du Crétacé, l'idée qu'une crise brève et massive ayant une origine extraterrestre fit son chemin dans la communauté scientifique. Certains en vinrent même à rechercher une cyclicité pour les impacts d'astéroïdes et de comètes, nous pensons à l'hypothèse Némésis⁶⁴⁰. À cette figure vengeresse qui cible ses victimes, Gould préfère celle de Shiva Nataraja, ce dieu qui danse, sème une destruction indistincte et prépare le renouvellement de la scène cosmique. Voici ce qu'il en conclut :

En bref, si les extinctions de masse sont si fréquentes, si profondes dans leurs effets, et causées fondamentalement par une cause extraterrestre si catastrophique dans ses conséquences et dépassant manifestement le pouvoir d'anticipation des organismes, alors l'histoire de la vie a un caractère aléatoire irréductible ou opère par des règles nouvelles et non découvertes pour les perturbations, et non (comme nous l'avons toujours pensé) par des lois qui régulent la concurrence prévisible en temps normal⁶⁴¹.

Avec le retour en grâce du catastrophisme, le paléontologue américain put donner un impact supérieur à sa critique incessante de l'uniformitarisme admis par Darwin⁶⁴². En effet, celui-ci acceptait que les changements s'opèrent sur Terre selon un rythme et des processus qui ne présentent pas de variations brusques et globales. Selon cette hypothèse, la sélection naturelle est suffisante pour expliquer les extinctions, le renouvellement des faunes et des flores, comme un hypothétique progrès dans l'histoire du vivant. À ce propos, Darwin déclara que :

Les êtres vivants de chaque période successive de l'histoire du monde ont battu leurs prédécesseurs dans la lutte contre la vie, et sont, de ce fait, plus élevés dans l'échelle de la nature ; et cela peut rendre compte de cette impression vague et mal définie partagée par de nombreux paléontologistes, que l'organisation a globalement progressé⁶⁴³.

Dans l'article de Gould (1984), c'est le modèle de la reine rouge qui vient figurer une dynamique de l'extinction portée par la logique de la compétition. Ainsi, nous comprenons

⁶⁴⁰ Voir notamment Davis, Hut & Muller (1984) pour l'hypothèse Némésis et la périodicité de 26 Ma pour les événements d'extinction, mais encore Raup et Sepkoski 1984 et 1986.

⁶⁴¹ Gould 1984, p. 18.

⁶⁴² Cela, nous l'avons déjà évoqué au chapitre I et nous nous permettons de renvoyer le lecteur intéressé aux publications-clés de Gould à ce sujet : Gould 1965 ; 1975 ; 1987 ; 1995.

⁶⁴³ Darwin 1859, page 345.

que les extinctions de masse jouent un rôle crucial dans l'exposé de la contingence selon Gould⁶⁴⁴, puisqu'elles lui permettent de frapper d'un seul coup le pouvoir explicatif de la sélection naturelle et son potentiel prédictif en ce qu'il est solidaire de l'extrapolationnisme, mais encore l'existence d'une prétendue tendance au progrès dans l'histoire des organismes.

2.3.2.1.4. Quelques mots sur les motivations de Gould

Mais la contingence selon Gould n'est pas une thèse à destination des seuls biologistes, paléontologues et quelques curieux. Par ce qu'elle dit du monde et de son devenir, elle engage des convictions plus intimes dont il nous faut maintenant discuter. En effet, la thèse de la contingence vient alimenter la conception indéterministe que nourrit son auteur quant au destin de notre espèce :

Nous sommes les enfants de l'histoire, et devons tracer nos propres voies dans le plus riche et intéressant des univers – indifférent à notre souffrance et offrant le maximum de liberté pour que nous nous épanouissions ou faisons fiasco en toute responsabilité⁶⁴⁵.

À travers le thème de la liberté du monde et les incertitudes de l'histoire, Gould déploie une défense de la liberté de l'Homme et des sociétés. S'il est même classique de jumeler ces deux « libertés » comme nous l'avons discuté dans ce même chapitre, la stratégie de Gould eut bien des contradicteurs pour remarquer qu'il s'autorisait ce qu'il interdisait à d'autres, c'est-à-dire « tirer de ses travaux sur l'évolution de grandes conclusions philosophiques » (Dennett 1995, p. 311). En outre, Gould s'est montré particulièrement virulent à l'encontre de ceux qui portaient un projet visant justement à expliquer l'histoire humaine par les concepts centraux de la biologie évolutionnaire et notamment le mécanisme darwinien. Ce fut le cas de la sociobiologie développée originellement par Wilson (1975). Une attitude partisane qui semble davantage s'expliquer par ses convictions politiques que ses découvertes scientifiques⁶⁴⁶.

⁶⁴⁴ Le lien entre contingence et extinctions de masse se découvre aussi chez Jacob (1970, p. 174) qui considère que les révolutions de Cuvier, loin d'être des thèses dépassées car pré-évolutionnistes, ont préparé le terrain à notre vision moderne de l'évolution. Pour l'importance de la stochasticité dans la macroévolution en rapport avec le caractère « contingent » des extinctions, voir notamment Millstein 1997, chapitre IV et Millstein 2002b.

⁶⁴⁵ Gould 1989a, p. 365. Sur le thème de la contingence dans l'histoire humaine, voir notamment Gould (1992) où l'auteur discute du lien entre contingence, équilibres ponctués et l'anomie de l'histoire biologique.

⁶⁴⁶ Voir la revue signée par Gould *et al.* 1975. Si les auteurs ne nient pas que les comportements humains puissent avoir une base génétique, ils s'inquiètent du détournement à des fins politiques de ce fait, et discernent le retour d'un déterminisme biologique qu'ils considèrent funeste. Sur les convictions politiques de Gould, voir Dusek 2003 ; Lewontin et Levins 2002 ; Allmon *et al.* 2008. Gould y est notamment présenté comme un radical, sa figure est d'ailleurs rapprochée de celle de Haldane. Gould s'identifiait clairement comme de gauche, et

2.3.2.2. Critiques de la contingence selon Gould

Parce qu'elle emprunte de multiples chemins pour se dévoiler, la contingence que conçoit Gould se verra objecter autant de critiques. Dans cette section, nous allons présenter quelques-unes des critiques qui nous semblent les plus percutantes. Nous affirmerons d'abord que la conception promue par Gould est entièrement compatible avec le déterminisme, qu'elle n'est donc qu'une contingence épistémique qui ne dit pas son nom, après quoi nous puiserons dans le répertoire kantien des éléments pour analyser les thèses du naturaliste américain. Après quoi, nous tenterons d'exposer les paradoxes et insuffisances que masque la position de cet auteur. Aussi, nous poursuivrons par une discussion de ses vues sur les extinctions. Pour finir, nous fermerons cette série en remarquant que la sélection naturelle est bien l'ennemi d'une conception forte de la contingence.

2.3.2.2.1. Une contingence épistémique qui ne dit pas son nom ?

La thèse de la contingence gouldienne marie l'absence de lois propres à la biologie, la réévaluation à la baisse du pouvoir de la sélection, afin de consacrer l'asymétrie qui se manifeste entre le pouvoir explicatif de la théorie de l'évolution et son potentiel prédictif. Cependant, la stratégie de Gould nous semble défailante et imprécise. La complexité est une notion épistémique, dépendante des ressources intellectuelles et théoriques de ceux qui l'éprouvent ; elle est empreinte de subjectivité, tout comme l'était la spécification des détails de l'histoire. Nous n'allons pas spécialement reprendre tous les arguments que nous avons déjà mobilisés à ce sujet lors de notre défense de la thèse de la symétrie ou encore notre étude des sciences historiques, mais nous considérons qu'ils s'appliquent entièrement à sa conception. C'est pourquoi nous ne nous attarderons pas sur cette version de la contingence et parlerons davantage de la seconde. Nous disions avec John Beatty que Gould appuyait sa contingence sur les relations de dépendance causale que l'on peut soumettre à l'analyse contrefactuelle. À cet égard, l'extrait suivant est des plus expressifs :

Les explications historiques prennent la forme de la narration : E, le phénomène à expliquer, apparut parce que D survint auparavant, précédé, par C, B et A. Si aucun de ces stades précoces ne s'était produit, ou était apparu de façon différente, alors E

parfois comme un marxiste. D'ailleurs il n'a jamais caché la proximité que l'on peut déceler entre les théories marxistes et la thèse des équilibres ponctués. Voir aussi Gouz (2010, p. 313) sur ce point.

n'existerait pas (ou serait présent sous une forme substantiellement différente, E' , requérant une explication différente). Ainsi E prend tout son sens et peut être rigoureusement expliqué comme aboutissement de la séquence allant de A à D . Mais aucune loi de la nature n'a imposé E ; tout variant E' , apparu en conséquence d'un ensemble différent d'antécédents, aurait été également explicable [...]. Je ne suis pas en train d'invoquer le hasard (car E devait nécessairement apparaître, en conséquence de la séquence A - D), mais bien en train de parler du principe central de toute histoire : la contingence⁶⁴⁷.

Ici, le lecteur aura immédiatement remarqué que Gould commet une faute non seulement contre sa doctrine, mais envers la narration scientifique telle que nous l'avons caractérisée à partir de ses propres citations. En effet, il affirme que E devait survenir « nécessairement » comme « conséquence » des états antécédents. Non seulement cela est faux du point de vue des sciences paléontologiques pour lesquelles une chaîne causale n'aboutit à un maillon ultérieur que si elle n'a pas été perturbée, et quand bien même Gould n'aurait pas commis ce faux-pas, il est manifeste dans sa citation que la contingence ainsi exposée est entièrement compatible avec le schéma hempélien de l'explication appliqué à la narration historique, car si ce n'était pas le cas, l'auteur ne pourrait pas affirmer que l'événement E est « rigoureusement expliqué » par ce qui le précède, de telle sorte que si ses antécédents ou ceux ignorés dans l'environnement qui encadre cette série causale eurent été différents, alors E se serait changé en E' . Or, c'est exactement ce que prévoit le déterminisme laplacien que Gould rejette avec la plus constante véhémence. Ainsi donc, il nous semble que la charge de Gould laisse intacte la position de Laplace, mais l'on pourrait en dire autant pour la thèse de la symétrie. En bref, nous dirions que nous sommes renforcé dans l'idée que la narration comme la conçoit Gould en incluant la dépendance contrefactuelle ne déroge pas à la thèse de Hempel, à savoir que les explications historiques ne sont que des « ébauches d'explication » : elles sont incomplètes car des « détails » sont mal évalués, ou bien ils sont tout simplement manquants en tant que faits masqués par notre ignorance, faute de quoi nous devrions renoncer à l'intelligibilité de l'évolution et de toutes ces histoires qui nous fascinent.

Précédemment, nous suggérions que seule la thèse de la percolation était en mesure de donner corps à son expérience qui consiste à rejouer le film de l'histoire. Or, nous disions que cette option n'est pas exploitée par Gould. C'est pourquoi, toutes les fois qu'il veut conduire son lecteur à modifier le cours des événements, il se sent obligé d'introduire de très légères variations pour les rendre mieux acceptables du fait de leur minutie, ce qui permet d'éluder la question de leur inexplicable origine. Considérons la présente citation :

⁶⁴⁷ Gould 1989a, p. 314.

De petites fluctuations au départ, se produisant sans raison particulière, déclenchent des séries de conséquence, de sorte qu'un futur particulier paraît inévitable en rétrospective. Le moindre petit choc au départ fait sauter à un autre sillon, et l'histoire prend une autre direction tout à fait plausible, mais divergeant continuellement de la direction initiale⁶⁴⁸.

Le style mis à part, ces mots pourraient être ceux d'Edward Lorenz et le petit choc se métamorphoserait en papillon. Mais qu'il s'agisse d'un lépidoptère ou de tout autre élément perturbateur, le résultat est le même : l'histoire sera changée et la contingence Gouldienne sera effectivement épistémique en raison de sa sensibilité aux conditions initiales, ce que remarque Millstein (2002b). Les effets imprévisibles générés par de petites causes sont effectivement un trait constitutif de la théorie du chaos naissant sous la plume de Poincaré⁶⁴⁹, et à propos de laquelle nous tenons à rappeler son entière compatibilité avec le déterminisme.

2.3.2.2.2. La contingence et l'homme aux trois critiques

Avec la rhétorique de la complexité et la sensibilité aux conditions initiales, Gould avait toute la matière pour ancrer l'imprédictibilité de l'évolution et la contingence qu'il lui associe sur un terrain épistémique. Pourtant, il se refuse à voir dans cet état de fait une « conséquence des limitations de notre esprit » et préfère nous parler d'une « caractéristique ontologique de l'aspect probabiliste de la nature » (Gould 2002, p. 1866). Cela, il le répète à l'envi lors de ses sempiternelles escarmouches avec le déterminisme laplacien :

Si, en tant que professeur, je suggère à mes étudiants qu'ils devraient se représenter *les probabilités et la contingence comme des caractéristiques ontologiques de la nature*, ils se troublent souvent, ou même se mettent en colère, et presque inévitablement avancent, en réponse quelque variante de la vieille thèse de Laplace⁶⁵⁰.

Car dans la représentation de la science que nous a transmise Laplace, la fréquence avec laquelle on fait appel à des déductions en termes de probabilités est directement corrélée à la *faiblesse de l'appareil scientifique*. Selon cette façon de voir erronée, comme nous habitons un monde véritablement déterministe, le recours aux notions probabilistes

⁶⁴⁸ Gould 1989a, p. 362.

⁶⁴⁹ Voir Poincaré (1896, p. 5) : « Lors même que les lois naturelles n'auraient plus de secret pour nous, nous ne pourrions connaître la situation qu'approximativement. Si cela nous permet de prévoir la situation ultérieure avec la même approximation, c'est tout ce qu'il nous faut, nous disons que le phénomène a été prévu, qu'il est régi par des lois ; mais il n'en est pas toujours ainsi, il peut arriver que de petites différences dans les conditions initiales engendrent de très grandes dans les phénomènes finaux ; une petite erreur sur les premières produirait une erreur énorme sur les derniers. La prédiction devient impossible et nous avons le phénomène fortuit. » Ou encore Poincaré (1908, p. 68-69) : « il peut arriver que de petites différences dans les conditions initiales qui engendrent de très grandes dans les phénomènes finaux ; une petite erreur sur les premières produirait une erreur énorme sur les derniers. La prédiction devient impossible et nous avons le phénomène fortuit. »

⁶⁵⁰ Ibidem, p. 1866, nous soulignons.

dénote une forme d'incapacité relative à cerner les vrais déterminismes pour n'importe quel processus particulier⁶⁵¹.

Voilà donc la troisième forme de la contingence que Gould expose à ses lecteurs : une contingence ontologique de la nature, ou, comme elle est associée aux organismes, nous dirions une contingence ontologique du vivant. Mais cette appellation est-elle justifiée ? Si l'on se souvient avec Kant que « le contingent dans le sens pur de catégorie, est ce dont l'opposé contradictoire est possible⁶⁵² » et que « la distinction kantienne entre le concept pur de contingence et le concept empirique de contingence porte sur le temps⁶⁵³ », on comprendra sans peine qu'une réflexion sur l'évolution pouvait donner lieu aux envolées lyriques qui parsèment ses ouvrages. Si la contingence empirique se saisit par le changement, une méditation sur l'évolution, en ce qu'elle présente généralement un rythme de transformation supérieur à la nature inanimée qui l'entoure, conduit naturellement à appréhender les entités organiques par ce concept⁶⁵⁴, quitte à confondre la possibilité d'être ou ne pas être dans le temps, avec cette même possibilité dans un temps et un lieu donné.

Cela dit, cette circonstance atténuante ne saurait l'exonérer de la critique kantienne. On sait Gould coutumier des digressions et des références en tout genre, comme on le sait lecteur des philosophes, mais il a omis de méditer les enseignements de l'homme aux trois Critiques. Gould se fourvoie quand il part d'une contingence qui mêle au changement l'imprédictibilité de ce changement et qui n'est donc qu'une contingence empirique exaltée pour affirmer une contingence de la nature dans un sens pur, absolu. Ce bond, proprement métaphysique, nous a été interdit par Kant qui déplorait déjà que tant d'autres l'effectuent : « On a cependant pris la liberté de faire un pareil saut (*μετάβασις εις άλλο γενοϋς*)⁶⁵⁵. » C'est bien la transgression d'une frontière (*μετάβασις*) entre deux genres bien distincts (*άλλο γενοϋς*) que Kant récuse justement⁶⁵⁶. Ce qui lui permet de frapper en vol les contrevenants et de leur rappeler que « le procédé est tout à fait illégitime⁶⁵⁷ ». Une analyse que Huneman nous confirme avec clarté :

Si la contingence doit être utilisée comme concept empirique, il en va de même de la nécessité. Ce qui signifie que cette catégorie ne saurait être utilisée au sens absolu : aucun être ne saurait, au vu de son simple concept, être déclaré nécessaire. Ce qui signifie qu'il

⁶⁵¹ Ibidem, p. 1867, nous soulignons.

⁶⁵² Kant 1781, p. 356.

⁶⁵³ Huneman 2008a, p. 400-401. Il ajoute d'ailleurs que le « concept intelligible » ou ontologique est pour nous « vide » et que le schème du concept empirique est bien le changement (Ibidem).

⁶⁵⁴ Boutroux (1874, p. 93) nous fait comprendre par des voies détournées que le changement dans le monde organique « trahit la contingence ».

⁶⁵⁵ Kant 1781, p. 354.

⁶⁵⁶ Sur la transgression de la *metabasis* chez Aristote, voir les *Seconds analytiques*, Livre I, chap. 7, 75a38.

⁶⁵⁷ Kant 1781, p. 356.

n'y a pas d'être nécessaire par soi. C'est là le moment décisif de la critique de l'argument ontologique⁶⁵⁸.

Ainsi, on ne peut nullement conclure à l'existence d'entités ontologiquement nécessaires ou contingentes. Mais quelles raisons peuvent alors justifier le choix de vocabulaire effectué par Gould ? Notre hypothèse est qu'il forgea une contingence épistémique qui ne le satisfaisait guère. Conscient de cela comme incapable de trouver ce qui dans le vivant fonderait en propre cette contingence à l'exception d'une plus grande tendance au changement, il n'abandonna pas son ambition originelle pour le mot de contingence et l'enjoliva d'un label ontologique qui se révéla source de méprise. Sans toutefois en référer nommément à Gould, Mayr notait déjà que la confusion entre « les aspects ontologiques et épistémologiques » prévenait « l'élaboration de conclusions claires⁶⁵⁹. » Toujours est-il que ce langage fautif, car obscur, ne constitue pas la seule insuffisance de Gould. Il en présente bien d'autres, ainsi que des paradoxes que nous allons maintenant révéler.

2.3.2.2.3. Paradoxes et insuffisances du chantre de la contingence

Commençons par ce qui nous semble être des insuffisances dans les positions tenues par Gould. Nous disions que Gould avait rendu peu lisible sa conception de la contingence, et il nous semble qu'au-delà de la critique kantienne, c'est sa caractérisation même de l'histoire qui pâtit de ce manque de clarté. Voici d'ailleurs une citation qui signe l'indécision de Gould quant à la « nature de l'histoire » :

La notion de dichotomie souffre, elle aussi, d'une iconographie malheureuse : une seule ligne reliant toutes les opinions envisageables, les deux extrémités représentant des oppositions radicales – ainsi, dans ce cas, déterminisme et hasard. [...] Je m'oppose totalement à tout schéma conceptuel inscrivant la distribution des options sur une seule ligne et soutenant que la seule alternative à un couple de positions extrêmes est une option située quelque part entre les deux. [...] En écrivant ce livre, j'ai pour but de proposer une troisième alternative située hors de cette ligne. [...] Cette troisième alternative ne représente ni plus ni moins que l'essence de l'histoire. Elle a pour nom

⁶⁵⁸ Huneman 2008a, p. 401. Cependant, il est douteux que l'on puisse affirmer dans une perspective kantienne qu'il n'y a pas d'être nécessaire en soi, mais seulement que la nécessité de cet être est pour nous inconnaissable, bien qu'on puisse toujours la penser.

⁶⁵⁹ Mayr 1982, p. 67. Voir aussi Caianiello, in Ceccarelli et Frezza (2018, p. 207) qui remarque d'ailleurs que le passage d'un indéterminisme ontologique à une imprédictibilité épistémique est une sorte de mouvement transgressif et même une descente d'un genre à l'autre (*katabasis eis allo genos*), ce qui nous évoque la citation de Kant que nous avons produite précédemment.

contingence – et la contingence est une chose en soi, et non la combinaison du déterminisme et du hasard⁶⁶⁰.

Dans cet extrait, Gould nous dit refuser les chemins extrêmes pour leur préférer les voies médianes. Il nous entretient d'une troisième voie échappant à ces deux alternatives qu'il renvoie dos à dos⁶⁶¹. Mais nous lui ferions remarquer qu'il ne cesse de répéter que les organismes se conforment aux lois⁶⁶² et pérorer sur des aspects probabilistes de la nature et donc un hasard objectif. Connaissant sa lutte contre le créationnisme⁶⁶³ et son succédané l'*intelligent design*, nous pourrions nous montrer taquin en reconnaissant qu'il demande presque un *traitement équilibré* pour ces deux conceptions : la vie est imprédictible dans le détail en vertu de ladite contingence qu'elle exhibe, et pourtant « nous ne vivons pas dans un chaos » (Gould 1989a, p. 323) parce que les lois de la nature s'appliqueraient en tout temps et en tout lieu. L'insuffisance de Gould est ici manifeste, car il attaque le primat des sciences nomothétiques, feint d'ignorer que la science moderne le devance sur ce terrain quand elle pense une histoire de l'univers qui repousse la frontière infranchissable qui existait jadis entre les lois et les événements singuliers, tout en conservant un mode de présentation de la relation causale parfaitement compatible avec un strict déterminisme. Cependant, il considère que la vie n'est pas en elle-même contingente pour ce qui est de son apparition :

Je soupçonne que l'apparition de la vie sur Terre était quasiment inévitable étant donné la composition de l'atmosphère et des océans primitifs, ainsi que les principes physiques des systèmes capables d'auto-organisation. La forme fondamentale des organismes multicellulaires doit résulter, en grande partie, de contraintes liées aux règles de construction et de bonne organisation⁶⁶⁴.

Et c'est là que le bât blesse. Car à demander une contingence dans le vivant, tout en considérant son apparition non contingente⁶⁶⁵, il se coupe d'une véritable conception ontologique qui aurait rendu son émergence non nécessaire. Ainsi, il se rapproche sans le savoir de la perspective de l'évolution cosmique comme narration totale, et cette incohérence le contraint fatalement à réduire le royaume de la contingence au point qu'elle n'hérite plus que des « détails », ce qui l'expose à une impasse que nous avons déjà rencontrée. Il s'agit des stériles conflits d'intuition qu'avait repérés Millstein (2002b) et auxquels il convenait de

⁶⁶⁰ Gould 1989a, p. 49-50. L'expression « nature de l'histoire » est employée à diverses reprises dans ce même ouvrage, voir notamment le titre du chapitre IV.

⁶⁶¹ Le lecteur trouvera un autre partisan d'une troisième voie en la personne de Prigogine (1996), puisqu'il rejette le strict déterminisme qu'il juge aliénant comme le pur hasard en ce qu'il s'oppose à notre désir de connaître.

⁶⁶² E.g. Gould 1989a, p. 308-309 et 322-323 ; Gould 2002, p. 1440-144 et 1867.

⁶⁶³ Bien qu'on l'ait accusé du contraire, en considérant que les équilibres ponctués donnaient du grain à moudre aux créationnistes. Voir par exemple Gould 2002, p. 1401 *sq.*

⁶⁶⁴ Ibidem.

⁶⁶⁵ Le lecteur aura remarqué que nous avons déjà rencontré une stratégie similaire chez Meillassoux avec son interdiction du redoublement de la contingence. Dans les deux cas, nous pensons qu'elle est inconsiderée.

substituer avec Malaterre et Merlin (2011), mais aussi Orgogozo⁶⁶⁶, une approche plus féconde, car quantitative, en tentant de pondérer davantage ce que l'on pense revenir au hasard dans l'évolution. On pourra encore associer les détails au hasard avec Darwin et Paley⁶⁶⁷, y déceler la présence divine avec Mies van der Rohe⁶⁶⁸, ou encore celle du diable : peu importe, car c'est *in fine* à l'appréciation de l'homme qu'ils seront livrés, et un homme nommé Gould ne fera pas exception :

Lorsque nous portons notre intérêt au niveau des détails qui règlent les questions les plus ordinaires de l'histoire de la vie, la contingence domine et la prédictibilité des formes générales rétrocede au niveau d'un contexte non pertinent. [...] Ainsi, la question des questions se ramène à savoir où placer les limites entre la prédictibilité découlant des lois invariables et les multiples éventualités de la contingence historique. [...] Personnellement, *je considère que la limite se situe si haut que presque* chaque phénomène intéressant de l'histoire de la vie relève du royaume de la contingence. Dans le cadre explicatif de Darwin, nous sommes un détail, et ne répondons pas à un dessein, ni n'incarbons une totalité⁶⁶⁹ [...].

En somme, nous reprochons à Gould d'avoir maintenu les sciences historiques dans un état de minorité par son impéritie doctrinale, alors qu'il entendait justement les tirer de cette condition peu reluisante et redorer leur image vis-à-vis des sciences plus exactes, car davantage mathématisées et tournées vers l'expérience. Rien ne sert d'affirmer que la vision de l'histoire portée par la contingence est « fascinante » et « enthousiasmante⁶⁷⁰ » si l'on prévient le développement d'une théorie de l'histoire qui soit autre chose qu'une compilation d'anecdotes et de détails marqués irrémédiablement par les stigmates de la subjectivité.

Ainsi donc, l'insuffisance des positions Gouldiennes le conduit à un paradoxe : vouloir rehausser le statut des sciences historiques, mais renforcer par son discours tout ce qui les associe typiquement à des sciences de moindre valeur aux yeux du grand public, en saturant son apologie de formules vagues, indécises, car quelque peu poétiques. Gould se montre contreproductif pour ce qui est de la théorie de l'histoire, mais nous pensons qu'il l'est tout autant pour la biologie de l'évolution. En effet, Gould a promu une expansion de la structure de la théorie qu'il identifie à un trépied portant donc trois branches. La première branche concerne la *nature des agents*, soit les cibles de la sélection, la deuxième traite de l'*efficacité* relative de la sélection vis-à-vis d'autres facteurs évolutionnaires tels que les contraintes, et

⁶⁶⁶ Cf. Orgogozo 2015. Il faut noter que l'auteur signe désormais ses publications du nom de Courtier-Orgogozo, mais pour éviter les confusions, nous avons préféré conserver Orgogozo dans toute la thèse.

⁶⁶⁷ Cf. la lettre de Darwin à Asa Gray. Quant à Paley, voir Beatty 2008, p. 190. Les détails renvoient pour le théologien à des disgrâces physiques, telles que des grains de beauté mal placés, des verrues, etc.

⁶⁶⁸ « Dieu est dans les détails » nous disait en 1959 l'architecte et penseur éclectique Ludwig Mies van der Rohe.

⁶⁶⁹ Gould 1989a, p. 323-324, nous soulignons.

⁶⁷⁰ Les mots cités viennent de Gould 1989a, p. 322 et Gould 2002, p. 1867. Voir aussi Gould 1993, p. 97-98.

enfin la dernière renvoie au *champ d'applicabilité* temporel du régime sélectif. Ce dernier axe est associé à l'extrapolationnisme que nous avons discuté au premier chapitre, ou plus généralement à des brisures du rythme de l'évolution, et notamment celles induites par les extinctions de masse⁶⁷¹. Or, chacune de ces expansions porte en elle la promesse d'un rehaussement du pouvoir prédictif de la théorie générale. Sur la première branche, la sélection agissant à différents niveaux – qu'il nomme hiérarchique⁶⁷², nous autorise des inférences sur le succès différentiel présenté par des espèces. Cette sélection entre espèces, nous le verrons, entretient un lien étroit avec la troisième branche et sa théorie des équilibres ponctués⁶⁷³ qui permet de penser les discontinuités du rythme de l'évolution et dans une certaine mesure de les anticiper. Toujours en rapport avec cette troisième branche, une meilleure connaissance des événements d'arrière-plan, comme la cause des extinctions de masse qui ébranlent la logique extrapolationniste, pourront informer une refonte prédictiviste de la théorie⁶⁷⁴. Quant à la seconde, nous suggérons par notre pénultième citation que les contraintes établissent un cadre à l'intérieur duquel peuvent se manifester les détails qu'il associait à la contingence⁶⁷⁵. Or, ces contraintes, qu'elles soient négatives et instancient donc une limitation du champ des possibles, ou positives, représentant alors une variation biaisée, constituent une importante sources de prédictions. Ainsi, quand Gould refuse l'extrapolation de certaines tendances évolutionnaires, il ne peut le faire qu'au prix d'une dévaluation concomitante des contraintes positives actives dans une lignée donnée⁶⁷⁶. De même, lorsqu'il affirme que « la contingence prend une importance plus remarquable dans le cadre du changement imprévu de fonction⁶⁷⁷ » – soit l'exaptation –, nous lui objecterons qu'une structure ne peut en produire une infinité d'autres et incarner une myriade de fonctions justement en vertu des contraintes, par exemple biomécaniques, ou en raison de sa corrélation avec d'autres structures et d'autres fonctions.

⁶⁷¹ Voir Gould 2002, p. 25 ou pour la version anglaise, p. 14 *et passim*. Les trois branches étant *agency*, *efficacy* et *scope*. Il convient de rappeler que celui-ci devait décéder d'un adénocarcinome métastatique pulmonaire (après avoir souffert d'un mésothéliome abdominal) l'année même de parution de *La Structure de la théorie de l'évolution* (2002). Aussi, le livre est organisé de sorte à incarner le trépied darwinien. Si l'on excepte les 7 premiers chapitres qui servent d'introduction aux trois branches d'un point de vue historique, la partie II, soit les chapitres 8 à 12, présentent l'expansion impulsée par Gould et d'autres biologistes sur chacune de ces branches. Les chapitres 8 et 9 portent sur la première branche ; 10 et 11 sur la deuxième ; 12 sur la dernière.

⁶⁷² Voir Gould 2002, chapitre VIII, Gould et Lloyd 1999.

⁶⁷³ Voir notamment Eldredge et Gould 1972 ; Gould et Eldredge 1977.

⁶⁷⁴ Voir Gould 1984 ; 1987 ; 2002, chapitre XII.

⁶⁷⁵ Sur les contraintes, voir Gould 1977b ; 1991 ; 2002, chapitres X et XI.

⁶⁷⁶ Nous reviendrons sur cette difficulté en critiquant ce qu'il appelle la règle de Wright et qu'il associe à l'autonomie et donc l'irréductibilité de la macroévolution vis-à-vis de la microévolution.

⁶⁷⁷ Gould 2002, p. 1712. Voir aussi p. 1711. Le « changement imprévu » y est décrit comme « la base de la contingence dans l'histoire évolutive ». On se souviendra de son exemple préféré : la production d'une zone d'ombre pour pêcher que réalise l'aigrette ardoisée par ses ailes, mais l'on peut aussi penser à l'utilisation des plumes pour le vol, alors qu'elles servaient vraisemblablement et de manière primitive à la thermorégulation.

Il nous importait de souligner la position contradictoire d'un auteur œuvrant de longue date à l'amélioration de l'édifice théorique⁶⁷⁸, mais qui limite son pouvoir prédictif en agitant imprudemment l'épouvantail de la contingence. Une « situation étrangement paradoxale⁶⁷⁹ » que Gould nous dit accepter « avec joie ». S'il admet que ses « amis et collègues » lui firent remarquer cette position « contradictoire », il se montre immédiatement relaps, invitant derechef la contingence comme irréductibilité et donc imprédictibilité des mécanismes de la macroévolution à partir de la microévolution. On pourra toujours lui opposer que cette irréductibilité est douteuse, et quand bien même, les mécanismes macroévolutifs auxquels il a consacré « vingt années et le plus long programme de recherche de [sa] vie » sont prédictifs dans la mesure où ils nous livrent quelques lumières sur la prolifération et l'extinction différentielles des espèces. À cela, l'auteur n'ajoute rien de bien éclairant, car nous sommes à la fin de son livre et au crépuscule de sa vie. Mais que pouvait-il faire d'autre ? Poursuivre le long travail de raffinement de la théorie générale et abîmer la notion qu'il chérit ? Ou maintenir le *statu quo* ? Gould est mort et nous n'aurons pas d'autres réponses que cet aveu : « je suis coupable comme on m'en accuse, et j'en suis immensément fier⁶⁸⁰ ! »

2.3.2.2.4. La sélection contre la contingence

Sans même tenir compte d'une sélection s'appliquant à différents échelons de la hiérarchie organique, nous pouvons la confronter en tant que loi putative du vivant à la contingence gouldienne. Elle serait même une « antithèse de la chance⁶⁸¹ » et si l'on voit dans la sélection une force dominante l'évolution des organismes⁶⁸², l'on comprendra d'autant mieux qu'elle puisse incarner ce tuteur qui guide nos prédictions avec Dennett⁶⁸³. Quant à Morange, il conçoit qu'elle entretient à la fois un rôle complémentaire avec le concept de contingence historique, mais aussi antagoniste, de telle sorte qu'une dévalorisation de la sélection reviendrait « à privilégier indûment la contingence historique ». Corollairement, nier la contingence revient à consacrer – sans doute de manière fautive – « le pouvoir panglossien

⁶⁷⁸ E.g. Gould 1980b.

⁶⁷⁹ Gould 2002, p. 1873.

⁶⁸⁰ Toutes les citations entre guillemets depuis la dernière annotée sont extraites de Gould 2002, p. 1875.

⁶⁸¹ Losos *et al.* 2014, p. 189.

⁶⁸² cf. Darwin 1868, vol. II, p. 248. Voir aussi le chapitre V.

⁶⁸³ Dennett (1995, p. 55), ou encore Lässig *et al.* (2017, p. 2) : « un processus évolutif est, en principe, prédictible dans la mesure où la sélection (qu'elle soit négative ou positive) canalise l'évolution phénotypique dans une voie unique et dominante. »

de la *fitness*⁶⁸⁴. » D'une manière tout à fait pertinente pour notre discussion, Morange note que l'explication darwinienne est plus à même de rendre compte de certains détails, et notamment des synapomorphies, comme la forme particulière du nez de l'élan, que le fait d'invoquer des causes plus répandues à l'instar des contraintes héritées et universelles⁶⁸⁵. Mais comme nous le disions en notant les paradoxes de Gould vis-à-vis de la théorie générale, avec une meilleure connaissance de ces contraintes régulant le jeu des possibles⁶⁸⁶, on optimise les prédictions qui s'appuient sur l'hypothèse de sélection, ce qui consume davantage l'empire de la contingence selon Vermeij⁶⁸⁷. Cela s'applique tout à fait à l'exaptation que Stephen Jay Gould établissait comme l'une des fondations de la contingence évolutionnaire. Considérant la nature « a posteriori de l'adaptation », Mayr observe que le concept d'exaptation tombe en définitive dans le giron explicatif de la sélection naturelle⁶⁸⁸. La sélection est bien l'adversaire d'une conception forte de la contingence et du hasard, elle qui rend probable l'improbable⁶⁸⁹, et c'est pourquoi les critiques de Gould l'ont à juste titre invoquée. En outre, c'est la sélection naturelle qui explique en grande partie que « l'histoire ne se répète pas, mais elle rime⁶⁹⁰. » Rimes que les évolutionnistes connaissent sous le nom de convergences quand elles portent la marque de la sélection. Elles signalent alors l'acquisition indépendante par des organismes non étroitement apparentés de structures ou de comportements réalisant des fonctions analogues sous des pressions de sélection similaires. Et ce sont bien ces convergences que les critiques de Gould brandirent dans leurs revues des ouvrages de ce dernier. En voici une illustration :

Dans l'expérience qui consiste à « rejouer le film du Cambrien » de Gould, je prédirais que de nombreux animaux développeraient des yeux, car les yeux ont en fait évolué plusieurs fois, dans de nombreux types d'animaux. Je parierais que certains animaux produiraient un vol battu, car le vol a évolué quatre fois, dans deux phylums différents ; mais je n'en serais pas certain, car les animaux pourraient ne jamais sortir de la terre. Mais je suis d'accord avec Gould qu'on ne pouvait pas prédire quel phylum survivrait et hériterait de la terre⁶⁹¹.

⁶⁸⁴ Morange 2005, p. 191-192, pour cette citation et la précédente. L'opposition entre la contingence gouldienne et le primat explicatif de la sélection est aussi remarquée par Caianiello, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 205.

⁶⁸⁵ Morange 2005, p. 83. Il est remarquable que la sélection naturelle présente avec le hasard et la contingence une même indécision quant à l'étendue de son empire. Ici, Morange la qualifie positivement en remarquant qu'elle explique des détails. Mais pour Pichot (1980, p. 145 *sq.*), son domaine d'influence porte aussi sur des détails (il la qualifie même « d'anecdotique ») ; elle est au mieux un facteur secondaire dans l'évolution.

⁶⁸⁶ Nous empruntons cette formule à Jacob (1981), c'est d'ailleurs le titre de cet ouvrage.

⁶⁸⁷ Cf. Vermeij 2006, dans la conclusion de son article.

⁶⁸⁸ Voir Mayr 1983, p. 324.

⁶⁸⁹ Cf. cette citation de Fisher rapportée par Huxley (1953, p. 44) que nous avons déjà produite : « La sélection naturelle est un mécanisme permettant de générer un degré excessivement haut d'improbabilité. »

⁶⁹⁰ On l'attribue souvent à Mark Twain, mais il semble qu'elle soit le fait d'un certain Colombo dans *A Said Poem*. Du moins, c'est ce que prétend le site suivant : <https://quoteinvestigator.com/2014/01/12/history-rhymes/>

⁶⁹¹ Maynard Smith 1992, p. 34.

Certes, les convergences sont délicates à prédire, mais avec l'exemple de l'œil, on remarque que des adaptations revenant de nombreuses fois sont non seulement profitables pour la survie de manière générale, mais qu'elles le sont relativement à la présence d'autres espèces (e.g. des proies ou des prédateurs), et donc dans la lutte pour l'existence⁶⁹². Dans ce même registre, nous pourrions invoquer les convergences chez des lézards insulaires⁶⁹³, ou la répétabilité des expériences d'évolution *in vitro*. Comme le remarque Orgogozo⁶⁹⁴, ces expériences, ainsi que les cas d'évolution répétée au niveau phénotypique ou génétique, donnent des arguments en faveur de la prédictibilité de l'évolution à une certaine échelle et donc contre la contingence Gouldienne. À ce sujet, les expériences du groupe de Lenski sont particulièrement célèbres⁶⁹⁵. Et si l'on met de côté l'apparition inattendue d'une lignée citrate+ chez certaines des bactéries étudiées⁶⁹⁶, on ne sera pas étonné par la réaction de Gould devant cette première série d'expériences qui présentent un bon nombre d'évolutions convergentes :

Apparemment tout ce qui éloigne les populations bactériennes des conditions les plus simples et les plus contrôlées du laboratoire et les rapproche de celle des variations génétiques et environnementales complexes prévalant dans la nature, abaisse considérablement la prédictibilité des résultats de l'évolution, tout en donnant plus de poids aux aspects contingents de cette dernière⁶⁹⁷.

Il est remarquable que face à des expériences par lesquelles on peut pratiquement rejouer le film de la vie⁶⁹⁸, Gould est forcé de se replier sur le versant épistémique de sa théorie de la contingence. Ces simulations seraient donc trop simples pour représenter convenablement la complexité de l'évolution et abaisserait de manière irréaliste la barrière prédictive qu'il place « si haut ». En conclusion, il nous semble que les répétitions générées par la sélection – les

⁶⁹² Comme le remarquait Bernard (1878, p. 146-147), il y a dans les relations qu'entretient une espèce avec son environnement biotique, des faits à la fois « nécessaires » mais qui sont « en réalité accidentels et contingents dans leur déterminisme » et qui se situent « en dehors de la finalité physiologique ». Cependant, le savant nous affirme que « l'organisme vivant est fait pour lui-même, il a ses lois propres intrinsèques. Il travaille pour lui et non pour d'autres. Il n'y a rien dans la loi de l'évolution de l'herbe qui implique qu'elle doit être broutée par l'herbivore, rien dans la loi d'évolution de l'herbivore qui indique qu'il doive être dévoré par un carnassier, rien dans la loi de la végétation de la canne qui annonce que son sucre devra sucrer le café de l'Homme. » Nous lui ferons remarquer que de nombreuses espèces portent dans leur constitution les stigmates adaptatifs des interactions écologiques qu'elles établissent et qu'à défaut de représenter des obligations (« elle doit, il doit »), les relations entre espèces dessinent un ensemble de contraintes altérant la constitution et le comportement des espèces de telle sorte qu'elles puissent servir à la prédiction en mobilisant la sélection naturelle et la logique, certes faillible, des convergences impulsées par des rôles écologiques.

⁶⁹³ Cf. Losos *et al.* 1999.

⁶⁹⁴ Orgogozo 2015, voir notamment la section 2.

⁶⁹⁵ E.g. Lenski et Travisano 1994 ; Travisano *et al.* 1995 ; Blount *et al.* 2008. Nous réexaminerons le potentiel de l'évolution expérimentale pour notre projet en 2.4 et de manière topique à différents endroits de cette thèse.

⁶⁹⁶ Voir Blount *et al.* 2008.

⁶⁹⁷ Gould 2002, p. 1307.

⁶⁹⁸ En effet, on congèle les bactéries qui donneront les 12 souches initiales et celles qui donneront d'autres souches ultérieures, de telle sorte qu'on puisse les « réveiller » et les replacer dans un même milieu pour rejouer le film de la vie. Certes, les conditions initiales ne seront pas tout à fait identiques, mais cela représente la meilleure manière d'approximer l'expérience Gouldienne avec les simulations informatiques de l'évolution.

convergences – représentent bien une menace pour la contingence que défend Gould. En cela, nous suivons un diagnostic de Simon Conway Morris, rappelé ici par Dennett :

Gould ne nie pas les convergences – mais comment le pourrait-il ? – alors il tend à les ignorer. Pourquoi ? Peut-être parce que, suivant l’intuition de Conway Morris, c’est un coup fatal porté à la contingence⁶⁹⁹.

Cependant, il faut remarquer que pour Conway Morris la sélection tient un rôle presque accessoire dans l’apparition de ces répétitions. Il nous faudra donc reprendre les différentes formes de répétabilité dans l’évolution, leurs causes et leurs dénominations respectives. C’est ce que nous ferons notamment au chapitre IV.

2.3.2.2.5. Les extinctions selon Gould : des *just so stories* ?

Contre une sélection qui rythme le temps ordinaire de l’évolution, celui marqué par la répétition de problèmes que doivent affronter les organismes par leur constitution et leurs comportements, les extinctions de masse représentent bien une forme de hasard ou d’imprévu. Et si l’on peut rapprocher extinction et sélection pour n’y voir que des tamis par lesquels sont filtrés les êtres vivants⁷⁰⁰, le crible des extinctions de masse présente des particularités que l’on retrouve associées à notre acception courante du hasard, soit quelque chose de bref, fort et rare. C’est pourquoi les crises de la biosphère occupent une place de choix dans l’exposé de la contingence selon Gould. Comme l’expliquent à ce sujet Sterelny et Griffiths : « Plus une extinction de masse apparaîtra soudaine, comme le résultat brutal et imprédictible d’un changement dans les conditions de vie, et plus fort sera le contraste⁷⁰¹. » De même, Huneman comprend ces extinctions comme une sorte de « justification⁷⁰² » de la conception gouldienne.

Cependant, la manière dont Gould présente ces catastrophes ne reflète pas vraiment le consensus qui semble s’établir à leur sujet. D’une part, il y a de très nombreux épisodes

⁶⁹⁹ Dennett 1995, p. 306. Quitte à nous éloigner un peu de la citation d’origine, nous avons préféré rendre ainsi l’idée de *fatal weakness*. Voir aussi sa discussion des simulations informatiques contre la contingence gouldienne (Ibidem, p. 305 *sq.*), ainsi que la thématique des *good tricks* dans ce même ouvrage.

⁷⁰⁰ Voir Gould 1989b. Gould (1984) considère que le tamis incarné par la sélection est une sorte de force négative – ce que nous discuterons au chapitre V – tandis que le tamis des extinctions serait positif.

⁷⁰¹ Sterelny et Griffiths 1999, p. 303.

⁷⁰² « Ici, je considère que la thèse de la contingence selon Gould peut être comprise comme une justification pour un type d’aléatoire fort (*wild randomness* qu’il oppose à la *mild randomness*) dans la mégaévolution ou dans le temps de la macroévolution. » Huneman 2017, p. 368. Voir aussi la page 369 où le philosophe français considère que la modélisation partant de la microévolution risque de s’avérer inapplicable pour des échelles temporelles de haut rang. Cependant, on remarquera que toute extrapolation se révélera incertaine sur de longues échelles de temps. Par conséquent, l’invocation des extinctions de masse n’est pas nécessaire pour mettre en difficulté une version forte de l’extrapolationnisme.

d'extinctions au Phanérozoïque qui présentent des points communs qui peuvent être étudiés, et permettraient leur prédiction selon une analyse hempélienne. Aussi, il n'y a que peu d'épisodes extinctions brefs qui peuvent s'élucider uniquement par un ou des impacts de corps extraterrestres⁷⁰³. Ces crises présentent un déterminisme multifactoriel, avec des causes récurrentes qui nous permettent d'en saisir les spécificités, voire dans certains cas de prédire leurs effets si elles venaient à se renouveler. C'est le cas des rebonds post-extinction de la biodiversité, ce que reconnaissait déjà Gould⁷⁰⁴. Plus préjudiciable pour ses positions est le fait que l'on peut démontrer que même des extinctions de grande ampleur présentent une certaine sélectivité relative à leurs causes comme à la constitution des organismes qui devront les subir. Enfin, le « jeu normal⁷⁰⁵ », soit le modèle d'extinction par compétition que Gould (1984) désignait par l'hypothèse de la reine rouge de Van Valen (1973) reste fréquemment valable, à l'exemple du grand échange interaméricain⁷⁰⁶. Pour conclure cette section, nous dirions simplement que les extinctions de masse ne sont que des appels évocateurs à la contingence d'autant plus forts qu'ils profitent du sens relatif de celle-ci, soit un en dehors de la théorie qui peut être en partie résorbé du point de vue de la prédictibilité en adoptant la perspective de l'évolution cosmique et en coordonnant au mieux les données venant d'autres disciplines. Nous reprendrons toutes ces questions aux chapitres IV et VII, mais il nous semble que les crises du vivant ne peuvent en définitive constituer une « justification » – pour reprendre le mot de Phillippe Huneman – dûment argumentée d'une contingence et d'une imprédictibilité de l'évolution qui ne sauraient être surmontées.

Il y a peu nous terminions notre section 2.2.3 par une interrogation portant sur l'avenir philosophique de la notion de contingence, et si nous voulions lui donner un écho, nous demanderions cette fois-ci : que reste-t-il de la contingence selon Gould ? Voici notre réponse faisant office de bilan. L'étude critique des thèses de Gould est riche d'enseignements pour qui entreprend de se projeter dans le futur du vivant. Elle nous indique qu'il faut délaïsser les appréciations subjectives et les formulations vagues portant sur les détails de l'histoire et la part respective qui reviendrait au hasard et aux processus déterministes. Elle nous oblige à poursuivre l'effort en direction de la théorie générale, en repensant notamment les rôles complémentaires du point de vue de la prédiction des contraintes et de la sélection. Elle nous pousse à réfléchir davantage aux échelles spatio-temporelles et à la précision de nos

⁷⁰³ Voir notamment Bailer-Jones 2009. Gould (1989a) semble invoquer un impact d'astéroïde pour expliquer la décimation de certaines formes de vie au Cambrien moyen, ce qu'aucune étude ne vient clairement corroborer.

⁷⁰⁴ Voir Gould 1984, p. 19 ; mais aussi Raup 1991, p. 195 ; Jablonski 2001, p. 5390 ; Eldredge, p. xi, in Ward.

⁷⁰⁵ Raup 1991, p. 197. Nous y reviendrons au chapitre IV.

⁷⁰⁶ Voir notamment Stehli and Webb 1985, mais il en sera davantage question au chapitre VII.

prédictions. Mais au-delà de toutes ces considérations, elle nous invite à l'humilité devant la fabuleuse complexité de l'histoire et « les surprises de l'évolution⁷⁰⁷ ».

2.4. La prédiction et le défi de la complexité en biologie de l'évolution : mesures et modèles

Ainsi donc, la complexité résume la notion gouldienne de contingence et paraît ruiner la mise en œuvre d'un projet prédictif qui voguerait dans le sillage du déterminisme laplacien. Or, un tel programme n'est réalisable qu'en disposant de connaissances suffisantes sur les conditions initiales afin de limiter l'effet de voile noir qui se forme lorsque l'on s'essaie à la prédiction des systèmes chaotiques et complexes. Cette difficulté, qui n'est pas propre à la biologie, nous la rencontrons déjà avec Gould et Kochanski, mais encore Mayr quand il compara la situation en biologie de l'évolution avec celle en météorologie. Néanmoins le passage des systèmes inanimés aux organisations biologiques l'amplifie et à en croire François Jacob : « De la matière au vivant, il n'y a pas une différence de nature, mais de complexité⁷⁰⁸. » Il existe donc un défi de la complexité et l'on ne saurait le juguler qu'en dévoilant ce qu'elle revêt. Sans quoi, ce mot se figera en un concept « mal défini », inapte à produire une articulation féconde des savoirs comme le considère Morange⁷⁰⁹, soit un véritable repoussoir pour le progrès des connaissances qui ne peut subsister qu'en étant hypostasié sous le beau nom de contingence du vivant. Dans cette section, nous nous proposons de considérer la profusion de formes organiques comme une première version de la complexité avec laquelle les biologistes doivent composer et qui représente un facteur limitant pour notre capacité à prédire l'évolution. Puis, nous interrogerons les stratégies de modélisation mises en œuvre pour répondre au problème de la complexité.

⁷⁰⁷ Pour reprendre le sous-titre de Gould 1989a.

⁷⁰⁸ Jacob 1970, p. 197.

⁷⁰⁹ « ...lorsque la rencontre entre biologistes et physiciens est organisée sous un chapeau thématique – comme la complexité [il] est tellement vaste et mal défini qu'il disperse les efforts d'articulation. » Morange 2005, p. 192.

2.4.1. La richesse du vivant et sa mesure comme facteurs limitant notre capacité à prédire l'évolution

Déjà au XIX^e siècle, Weldon considérait que seule la connaissance d'un grand nombre de paramètres mesurables dans les populations naturelles nous autorise à prédire leur avenir :

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 futur⁷¹⁰.

On pourrait croire que l'auteur s'est montré raisonnable en restreignant ses desiderata à « un grand nombre d'espèces » et non la biosphère dans son entièreté. Toujours est-il que la mise en œuvre d'un dessein prédictif doit tendre vers l'élaboration d'un inventaire complet de la biodiversité à l'échelle mondiale⁷¹¹, car sinon il ne s'agirait que d'une projection locale restreignant arbitrairement la portée des interactions écologiques qui sont modélisées. Des quelques dizaines de milliers d'espèces connues du temps de Linné⁷¹², nous sommes parvenus à décrire plus de 2.500.000 espèces⁷¹³ et l'on suppose qu'il en existe bien davantage⁷¹⁴. C'est là une incertitude que déplorent de nombreux auteurs⁷¹⁵. Elle est le résultat nécessaire du gigantisme du catalogue entrepris, mais aussi des biais divers expliquant que des taxons

⁷¹⁰ Weldon 1893, p. 329. Nous empruntons sa traduction à Gayon 1992, p. 207.

⁷¹¹ Rappelons pour mémoire que le mot-valise biodiversité a été forgé par Walter Rosen en 1986 à l'occasion du *National Forum on BioDiversity* qui s'est tenu du 21 au 24 Septembre 1986. Sur l'origine de ce mot, voir Wilson 1988, p. vi, mais aussi Federau 2016, p. 154.

⁷¹² Voir Biberg, in Linné [1972], p. 100.

⁷¹³ C'est là une donnée produite à partir du site *Global Biodiversity Information Facility* : <https://www.gbif.org/>. Ce site est un agrégateur de ressources sur la biodiversité mondiale avec des liens vers des articles scientifiques, des cartes permettant de visualiser les aires de répartition des différentes espèces et la dernière fois que leurs membres ont été observés, ainsi que d'autres informations utiles. On recensait au 3 Juillet 2022 quelques 1.786.672 espèces animales, 1.973 archées, 38.753 espèces de bactéries, 165.728 espèces de champignons, 537.321 espèces de plantes, 6.660 espèces de virus, 105.352 espèces de chromistes, 4.987 espèces de protistes (ce qui est une valeur très basse), et d'autres groupes moins importants.

⁷¹⁴ On a par exemple des estimations hautes spéculant sur l'existence de 10 à 15 millions d'espèces, tandis que les plus larges avancent jusqu'à 100 millions d'espèces. Sur ce point, voir par exemple Ruse et Travis 2009, p. 84. Dobson *et al.* (2008) supposent qu'il existe entre 70.000 et 300.000 espèces de vers parasites. Ici encore, l'imprécision de nos données sur la biodiversité est criante.

⁷¹⁵ E.g. Barnosky *et al.* 2011, voir la section intitulée *Data disparities*.

n'aient pas reçu la même attention que d'autres faisant l'objet d'une plus vaste littérature⁷¹⁶. Outre la richesse spécifique, nous disposons d'estimations amples sur la biomasse et la démographie de différents groupes⁷¹⁷. Comme nous l'avons vu avec Weldon, il faudrait bien plus d'informations pour alimenter nos spéculations. La biodiversité phénotypique n'est pas la moins documentée étant donné qu'elle est en partie renseignée par les études de terrain qui sont à l'origine des estimations susmentionnées. En revanche, la biodiversité génétique reste un territoire largement inexploré. Une revue anonyme⁷¹⁸ publiée sur un journal du groupe Nature prétend que l'on n'a séquencé que $1/10^{22}$ % de tous les acides nucléiques, soit une portion lilliputienne des quelques 5.3×10^{37} bases azotées qui pourraient bien exister (cf. Landenmark *et al.* 2015). À cela, il faudrait adjoindre des données sur le protéome et le transcriptome, mais les travaux dans ces domaines ne concernent rarement d'autres espèces que la nôtre, et sont encore rares⁷¹⁹. Il y a tant de paramètres biologiques qui doivent être recensés que l'on peut à bon droit convenir avec Wilkins et Godfrey-Smith (2009, p. 202) : « qu'une description complète de tout système biologique réel implique un nombre ridiculement élevé de dimensions. » Autant dire qu'elle semble impossible, ce qui signifie que la biologie de l'évolution n'atteindra jamais les standards de prédictibilité s'appliquant à des systèmes physiques plus simples. Cela est d'autant plus vrai qu'en l'état des connaissances la mesure complète d'un système biologique ne fait pas que le perturber, mais « requiert sa destruction » comme le remarquait Mayr (1961, p. 1505).

Que l'on nous interroge sur un hypothétique problème de la mesure en biologie et nous serions tenté de rejeter le singulier d'une telle interrogation, considérant que la situation n'est en rien comparable à celle que connaît la mécanique quantique depuis l'article séminal d'Heisenberg (1927). Ce problème nous semble inviter le pluriel en ce qu'il engage à la fois des questions philosophiques, théoriques et techniques pour lesquelles des chercheurs infiniment plus habiles et informés se sont déjà exprimés⁷²⁰. Quant à la prédiction, il faut accepter que nous manquions à jamais d'informations comme ce fut le cas de « Buzz » Holling⁷²¹ en son temps ou d'autres plus récemment : « Les données sur l'évolution sont

⁷¹⁶ Régnier et collègues ont montré que les mollusques étaient sous-étudiées. Voir Régnier *et al.* 2009, 2015 ; Cowie *et al.* 2017. Pour une discussion générale des biais d'estimation de la biodiversité, voir Sheehan 1977.

⁷¹⁷ Pour la biomasse, voir par exemple Bar-On *et al.* 2018, p. 6507. Pour la taille des populations des groupes les plus étudiés, voir par exemple <https://ourworldindata.org/biodiversity>

⁷¹⁸ Anonyme 2011, p. 628.

⁷¹⁹ Pour des données, certes datées, sur la taille du transcriptome humain, voir Perteau 2012.

⁷²⁰ Voir Leonelli (2016) pour une réflexion d'envergure sur ces questions, mais encore McCulloch (2013) et Stephens *et al.* (2015) pour des discussions plus courtes.

⁷²¹ En discutant d'une possible approche permettant d'améliorer la prédiction des populations qui peuplent les écosystèmes, et ce notamment du point de vue de leur stabilité par opposition à leur risque d'extinction, Holling

toujours incomplètes⁷²² » et le resteront. On peut tout au plus espérer que les choses s'améliorent avec plus de moyens, de nouvelles technologies telles que des sondes et des drones constamment déployés pour effectuer des relevés, mais l'on ne peut croire qu'un *deus ex machina* viendra prochainement changer la donne. Quelle technologie nous donnerait de connaître exactement les particularités des 10^{31} virus⁷²³, d'un peu moins de bactéries⁷²⁴ ou des 10^{19} insectes que l'on croit parcourir la Terre recouverte de ses 3.000 milliards d'arbres⁷²⁵ ? Accepter l'impossible mesure d'un monde biologique qui ne se lassera jamais d'être arpente ne vaut pas résignation. Il y a tant à faire pour prendre en compte les multiples incertitudes qui embrument notre regard sur l'état présent de la biosphère ; nos modèles doivent être à même d'accommoder ce qui est mal estimé, voire ce qui est inconnu, à condition qu'il soit et reste numériquement insignifiant.

2.4.2. La modélisation de l'évolution, son rapport à la théorie générale et ses limitations

De notre précédente section, nous retenons l'importance de penser ce que sont les modèles en général et d'analyser les stratégies de modélisation employées par les biologistes. Nous commencerons donc par définir ce que sont les modèles et présenter quelques-unes de leurs caractéristiques saillantes en biologie de l'évolution. Après quoi, nous discuterons des ressources que nous offrent les modèles provenant de l'évolution expérimentale. Cependant, nous ne discuterons pas ici des simulations informatiques de l'évolution, car c'est un sujet que nous réservons pour le chapitre suivant. Enfin, nous délivrerons quelques perspectives sur l'état d'une biologie prédictive qui se comprendrait presque exclusivement comme une construction de modèles continuellement raffinés.

(1973, p. 19) déclare que « de telles mesures nécessitent une immense connaissance d'un système et il est peu probable que nous ayons fréquemment tout ce qui est nécessaire. »

⁷²² Lässig *et al.* 2017, p. 6.

⁷²³ Anonyme 2011, p. 628.

⁷²⁴ Copley (2002) donne un ordre de grandeur de 10^{28} pour les bactéries océaniques. Pour le nombre total de bactéries, les estimations restent sensiblement proches avec une différence d'un ou deux ordres de grandeur.

⁷²⁵ Crowthe *et al.* 2015.

2.4.2.1. Caractérisation générale de l'activité de modélisation

Précédemment, nous avançons avec Marion Vorms (2009) que les théories servaient de supports pour nos représentations et la production d'inférences, qu'elles aient un caractère prédictif ou non. Comme nous le verrons, la modélisation se comprend également comme un mode de représentation et plus accessoirement une source de prédictions, car cela ne concerne qu'une classes de modèles⁷²⁶. L'activité de modélisation semble donc respecter l'esprit de la thèse de la symétrie⁷²⁷. Mais attardons-nous plutôt sur les spécificités de la représentation que portent en eux les modèles. Pour ce faire, nous nous appuyerons sur les définitions proposées par Leconte dans sa thèse pour y découvrir quelques invariants :

Sens 1 : Un modèle est une interprétation logique d'un système d'énoncés formulés dans un langage donné. C'est le sens du mot modèle que l'on emploie dans l'expression « théorie des modèles » par exemple. Sens 2 : Un modèle est une version d'une théorie ou d'une hypothèse que l'on obtient en fixant un certain nombre de paramètres libres dans les équations de cette théorie ou hypothèse. [...] Sens 3 : Un modèle est une représentation concrète ou abstraite d'un système qui ignore ou déforme volontairement certaines de ses propriétés pour représenter ses autres propriétés et leur comportement. Sens 4 : Un modèle est toute forme d'hypothèse, de concepts ou d'équations utilisés par des scientifiques pour représenter un objet cible, que celui-ci soit un système réel ou un autre modèle⁷²⁸.

Si l'on écarte la première définition en raison de sa spécificité, on s'aperçoit rapidement que l'activité de modélisation consiste en la formation d'une image, physique ou abstraite, qui se distingue par sa simplicité. Cela est tout à fait visible avec le sens 2 pour lequel on fixe « un certain nombre de paramètres » ; le sens 3 qui prévoit que l'on « ignore ou déforme volontairement » des propriétés ; ou la définition du CNRTL donnée en note, puisque l'on ne conserve que « les structures essentielles » de l'objet représenté. Cette simplification est aussi portée par le sens premier du mot modèle⁷²⁹ qui renvoie historiquement à « une représentation miniature d'un objet que l'on se donne de construire⁷³⁰ ». La miniaturisation offre des

⁷²⁶ Sur ce point, voir Licata, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 29.

⁷²⁷ C'est le cas pour cette définition que donne le CNRTL : « Système physique, mathématique ou logique représentant les structures essentielles d'une réalité et capable à son niveau d'en expliquer ou d'en reproduire dynamiquement le fonctionnement. »

⁷²⁸ Leconte 2017, p. 104.

⁷²⁹ Cf. Vorms (2009, p. 317-318) qui déclare ceci « En un premier sens, un modèle est un objet concret, comme un schéma ou une maquette tridimensionnelle, qui sert à en représenter un autre. Le modèle de la molécule d'ADN de Watson et Crick, le modèle réduit d'un avion ou d'un pont, offrent ainsi des représentations concrètes d'objets inaccessibles aux sens, ou impossibles à manipuler dans un laboratoire. » On notera qu'un modèle n'implique pas toujours une réduction de taille – c'est le cas pour la molécule d'ADN –, mais que l'on garde l'idée d'une déformation vis-à-vis de l'objet représenté, et plus généralement d'une perte d'informations qui doit cependant faciliter l'appréhension de l'objet par des scientifiques, des étudiants ou encore des profanes.

⁷³⁰ D'après le Wiktionnaire à l'entrée modèle.

avantages évidents en matière de réalisabilité, manipulabilité et ergonomie, mais elle implique aussi une diminution de la quantité d'information portée par la représentation, c'est d'ailleurs l'idée que se fait tout un chacun de ce que doit être une maquette ou un schéma. Les modèles peuvent donc être saisis comme des « descriptions limitées et idéalisées⁷³¹ ».

Ainsi la modélisation nous permet d'affronter la complexité d'un monde que l'on ne peut fidèlement représenter, soit que l'on manque de données, soit que l'on ne puisse le traduire en des équations solubles analytiquement et interprétables par des agents dotés de capacités cognitives limitées comme le considère Levins (1966, p. 421). Cependant, l'on ne peut y voir la panacée, car comme tout remède elle peut se changer en poison par l'usage qu'on en fait – si l'on veut filer une métaphore que nous inspire Paracelse⁷³². En effet, la modélisation est affaire de dosage entre les différents paramètres qu'intègre le modèle. À en croire Richard Levins (Ibidem, p. 422), tous les savants souhaiteraient produire des modèles maximisant ces trois critères : la généralité, le réalisme, la précision. La généralité renvoie à la portée du modèle et donc aux questions suivantes : est-ce que le modèle s'applique à un petit nombre ou un grand nombre de cas différents ? sur de petites ou de grandes échelles spatio-temporelles ? Quant au réalisme, il décrit la capacité d'un modèle à représenter fidèlement la réalité en intégrant d'une manière ou d'une autre des entités théoriques ou des éléments physiques qui sont des contreparties de ce que l'on peut trouver dans l'objet ou le processus représenté. Il peut s'agir du plus ou moins grand nombre d'équations représentant les phénomènes météorologiques, biologiques et géochimiques dans les modèles du climat. Enfin, la précision se rapporte à la finesse des valeurs qui sont utilisées pour construire la modélisation comme celles obtenues par le modèle, et ce notamment lorsqu'il est prédictif⁷³³. Cependant, Levins remarque qu'il est en pratique impossible de satisfaire en même temps ces trois objectifs et que l'on a tendance à sacrifier l'un des critères au profit des deux autres⁷³⁴.

⁷³¹ Nous empruntons cette formule à Merlin, in Kupiec 2009, p. 166. Voir aussi Mitchell 1992, p. 142 *sq.*

⁷³² Theophrast Bombast Von Hohenheim est notamment célèbre pour avoir déclaré que « Toutes les choses sont poison, et rien n'est sans poison ; seule la dose fait qu'une chose n'est pas poison. » On abrège parfois son aphorisme en disant que « Toute potion est [aussi] un poison ».

⁷³³ Ici, une remarque s'impose. L'éventail de sens que l'on peut associer à la notion de réalisme combiné aux problèmes philosophiques évidents que pose une interprétation réaliste de certaines valeurs, et plus largement des objets mathématiques, font qu'il n'est pas aisé de distinguer le réalisme de la précision. Cette difficulté est redoublée lorsque l'on considère la résolution temporelle du modèle.

⁷³⁴ On peut sacrifier la généralité en se concentrant sur des prédictions ayant une faible portée temporelle, c'est le cas de certains modèles portant sur la gestion des ressources halieutiques ; on peut sacrifier le réalisme, c'est le cas dans les équations de Lotka-Volterra où de nombreux phénomènes d'intérêt sont tout simplement ignorés ; on peut sacrifier la précision, ce qui peut déboucher sur un modèle purement qualitatif. Cf. Levins 1966, p. 422. Sur les limitations des modèles et les conceptions de Levins, voir aussi Levins 1968, le chapitre I et tout particulièrement la page 6, mais encore Huneman et Dutreuil 2014.

2.4.2.2. Les modèles formels en écologie et en génétique des populations

Feu Richard Levins (†2016) était mathématicien et écologue, mais ces propos peuvent s'appliquer à une variété de disciplines comme la météorologie et l'épidémiologie. D'ailleurs, la récente crise du COVID a démontré pleinement que des modèles prédictifs pouvaient se révéler défaillants en raison d'un manque cruel de précision et de réalisme⁷³⁵. Toujours est-il que l'une des spécialités de Levins – l'écologie – abrite un modèle affichant à la fois une vaste portée, une assez bonne précision, mais une absence de réalisme d'autant plus déroutante qu'il a livré quelques prédictions justes, comme le remarque Philippe Huneman⁷³⁶. Il s'agit de la théorie neutre unifiée de la biodiversité et de la biogéographie de Hubbell en ce qu'elle incorpore une « hypothèse d'équivalence écologique selon laquelle chaque individu, et ce quelle que soit l'espèce à laquelle il appartient, présente le même taux de naissance et de mort, ce qui signifie que tout se passe comme s'il n'y avait pas de sélection⁷³⁷. » Si la théorie ne manque pas de commentateurs et de critiques⁷³⁸, il nous faut dire qu'il semble plus raisonnable d'admettre que des processus viennent limiter voire compenser l'action de la sélection naturelle à une certaine échelle et dans une certaine mesure plutôt que de recevoir en l'état les hypothèses invraisemblables de ce modèle, nonobstant sa fécondité⁷³⁹.

Quant à la génétique des populations, la complexité de son objet d'étude a bien nécessité l'élaboration de modèles simplifiés auxquels s'appliquent les limitations que prévoyait Levins. Comme le reconnaissent Crow et Kimura (1970, p. 216), la réalité est bien trop complexe et aucun modèle ne peut correctement la décrire. Chaque modèle de génétique des populations se comprend alors comme une « sursimplification » (*oversimplification*) et devant le trilemme de Levins, les deux savants annoncent préférer la généralité et le réalisme à l'exactitude et la précision (Ibidem 1970, p. 2-3). Toutefois, il nous semble que ce n'est pas toujours la précision qui se trouve délaissée. La génétique des populations est saturée de modèles comme le note Rosenberg en considérant l'affinité de cette discipline avec

⁷³⁵ E.g. Ioannidis *et al.* 2020, le tableau 3. En sus du manque de données et donc de précision, l'hypothèse d'homogénéité dans la transmission et l'absence de prise en compte de la structure des populations humaines expliquent l'échec de certaines prévisions.

⁷³⁶ Huneman, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 102.

⁷³⁷ Ibidem, p. 102.

⁷³⁸ Pour une présentation de la théorie, voir Hubbell 1979 ; 2001. Une discussion critique des perspectives de la théorie par ses partisans peut être découverte chez Rosindell *et al.* 2012. Pour une discussion moins partisane, voir Huneman, in Ceccarelli et Frezza 2018 ; Huneman 2016 ; Pocheville 2010, 2011. Enfin, pour lire un article franchement critique, il convient de consulter Ricklefs 2003.

⁷³⁹ On peut supposer avec McGill et Nekola (2010, p. 595) que l'hypothèse neutre (ou d'équivalence) n'est pas celle qui explique les bons résultats de la théorie de Hubbell, mais que ce sont plutôt les suppositions relatives aux limitations de la dispersion des espèces ou encore au remplacement régional des espèces qu'il faut saluer.

l'approche sémantique des théories⁷⁴⁰, et c'est pourquoi il nous faudrait produire une longue enquête pour nous assurer de l'hypothèse que nous allons formuler, mais il semble que les généticiens des populations ont presque invariablement préféré conserver la généralité pour se défaire tantôt de la précision, tantôt du réalisme⁷⁴¹. Le pragmatisme des théoriciens est sans doute en cause si l'on considère que les modèles se montrent prédictifs en « faisant abstraction » de nombreux détails (Sober 1984, p. 49), faute de quoi les équations se révéleraient impossible à traiter⁷⁴². Nous ne sous-entendons pas qu'ils aient abandonné toute ambition en direction du réalisme, puisqu'ils visent bien la représentation adéquate de certains processus : « Dans l'analyse de systèmes complexes, le mieux que nous puissions espérer sont des modèles qui capturent certaines caractéristiques essentielles⁷⁴³. » Ils sont cependant contraints d'accepter des hypothèses irréalistes et des simplifications excessives sous peine de produire des modèles purement qualitatifs ou de se voir réduits à l'impuissance heuristique. Ici encore, la situation nous semble parfaitement résumée par Jean Gayon :

Confrontés à cette question redoutable, les fondateurs ont fait deux choses. D'une part, ils ont construit des modèles simplifiés, à forte capacité prédictive. [...] 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 de 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 gagneraient en généralité*. Aussi bien faut-il voir dans les spéculations à ce niveau une méditation fondamentale sur les scénarios possibles de l'évolution⁷⁴⁴.

Ayant à l'esprit notre postulat et cette dernière déclaration, on saisit mieux cette formule cruciale dont Jean Gayon avait le secret (Ibidem, p. 332) : « La génétique théorique des populations est une sorte de topique transcendantale de la science de l'évolution ». Les mots

⁷⁴⁰ Cf. Rosenberg 1994, p. 318. L'affinité que nous rapportons est visible dans la thèse de Vorms (2009, p. 316), et c'est pourquoi nous nous permettons de la citer *in extenso* : « plusieurs philosophes des sciences (par exemple Giere, 1988 ; Morgan et Morrison, 1999 ; Suárez, 1999 ; Cartwright, 1983, 1999 ; Frigg, 2002, 2006, 2009), au cours de ces dernières décennies, ont affirmé que l'analyse de l'activité et de la connaissance scientifiques gagnerait à se concentrer sur les modèles utilisés par les scientifiques, aussi bien dans l'apprentissage que dans la recherche. Une des thèses partagées par ces différents auteurs est que la pratique scientifique ne consiste pas à appliquer des théories en suivant un schéma hypothético-déductif consistant à tirer les conséquences empiriques d'un ensemble d'axiomes, mais à construire des modèles, conçus comme des outils partiellement indépendants des théories, dont l'élaboration exige une grande part d'invention. Selon eux, ce sont les modèles, et non les théories, qui représentent respectivement les phénomènes et en permettent la prédiction et l'explication. »

⁷⁴¹ Cette hypothèse est tout du moins défendue par Queller 2017. Il considère que les théorèmes fondamentaux de la théorie de l'évolution, et en premier lieu ceux de Fisher et Price, présentent une grande portée et une relative simplicité au prix d'une diminution de leur précision et des détails qu'ils sont en mesure d'intégrer.

⁷⁴² Sur le caractère insoluble de certaines équations présentes dans les modèles de biologie de l'évolution, voir Levins 1968 au chapitre 1 ; Huneman 2015a, et tout particulièrement la section 2.1.1.

⁷⁴³ Maynard Smith 1978a, p. 39.

⁷⁴⁴ Gayon 1992, p. 337, nous soulignons. « La question redoutable » fait référence à la manière dont on représente l'action des différentes forces évolutionnaires.

sont forts et s'imposent à notre attention. L'idée de topique peut s'unir avec l'adjectif transcendantal puisqu'ils invitent l'un comme l'autre à saisir une déconnexion qui s'enracine dans leur dualité sémantique. La topique renvoie aux catégories générales chez Kant, mais encore aux lieux, tant physiques qu'abstraites ; le transcendantal peut se lire de deux manières : suivant le sens courant en ce que la génétique des populations s'élève bien par son degré de généralité au-dessus des spécificités écologiques de telle ou telle population – et donc de leur *topos*, mais aussi selon le sens kantien, si l'on considère que c'est par le dépouillement de ces mêmes spécificités que les conditions de possibilité d'une connaissance authentique de la dynamique évolutive sont fondées. Il y aurait plus à dire sur la prétention à l'universalité de la génétique des populations et son incapacité à produire autre chose que des modèles restreints puisqu'ils fixent la variation de l'environnement, mais ce sont des considérations que nous explorerons dans la suite de notre exposé.

2.4.2.3. Une approche féconde pour la prédiction : l'évolution expérimentale.

À l'opposé des modèles formels et leur caractère désincarné, l'évolution expérimentale occupe l'angle du réalisme dans le triangle conceptuel proposé par Levins. Toutefois, la tangibilité évidente de cette évolution contrôlée ne l'a pas prémunie des reproches attaquant son manque de réalisme. Pour Gould, c'est justement parce qu'il ne reproduit pas la complexité de l'évolution naturelle que le darwinisme des paillasses présente une irréalité qui lui permettait de récuser ceux qui mobilisent les résultats de l'évolution expérimentale contre la contingence. La critique gouldienne étant rappelée, il nous faut maintenant témoigner des avantages de l'évolution expérimentale. Outre ses applications pratiques évidentes (agriculture, médecine, etc.), cette approche permet de défaire l'idée d'une évolution que l'on ne pourrait jamais observer ou même concevoir étant donné l'immensité des temps géologiques qu'elle nécessiterait pour se déployer (Darwin 1872, p. 422), ce qui lui confère une plus-value pédagogique indéniable. Aussi, elle porte les bénéfices inestimables de la démarche expérimentale : le savant quitte la posture passive dans laquelle il était enchaîné par la simple observation ; il est désormais aux commandes d'une nature qui semble soumise à sa volonté⁷⁴⁵. C'est d'ailleurs cette liberté d'action qui la rend précieuse pour notre enquête : les

⁷⁴⁵ Les déclarations établissant le savant comme un principe masculin soumettant une nature répondant d'un archétype féminin sont courantes dans la littérature. En voici deux exemples : « Il en est de même des mystères de la nature, elle laisse plus aisément échapper son secret lorsqu'elle est tourmentée et comme torturée par l'art

expérimentateurs peuvent mettre à l'épreuve leurs prédictions, tester aussi bien la part du hasard que l'action de différentes forces de l'évolution. Il y a donc là un vivier de ressources utiles pour penser la prédictibilité du procès de l'évolution et c'est pourquoi nous entendons proposer un bref panorama de l'évolution expérimentale. Ne pouvant produire l'œuvre décente d'un historien, nous nous contenterons de présenter quelques expériences qui seront mobilisées dans le corps du texte ou en note à différents endroits de notre manuscrit. Nous ne parlerons pas des expériences qui précèdent ou sont contemporaines de la constitution de la Synthèse Moderne, comme les travaux de Muller, Castle, et L'Héritier bien qu'elles permettent en leur temps de faire progresser notre compréhension des différents mécanismes de l'évolution⁷⁴⁶. Le lecteur pourra trouver un exposé des expériences produites avant les années 50 chez Falconer (1992). Nous avons choisi de nous concentrer sur des travaux qui suivent l'édification de la Synthèse Moderne ; nous les avons rassemblés en trois blocs⁷⁴⁷.

que lorsqu'on l'abandonne à son cours ordinaire, la laissant dans toute sa liberté. » Bacon 1620, Aphorisme XCVIII ; « L'expérimentateur doit forcer la nature à se dévoiler » Bernard 1865, p. 36. La supériorité de la voie expérimentale sur l'observation est un lieu commun tout aussi courant. Nous pensons à Mill (1843, p. 472) qui fondait la supériorité de l'expérimentation sur l'observation par la considération suivante : on peut produire à l'envi des situations que l'on ne trouve pas normalement dans la nature ; ou encore le discours de réception à l'Académie Française de Pasteur (1882). La méthode expérimentale y est chargée de qualifications grandioses. Elle serait « merveilleuse » et celui qui la pratique ressemble à un explorateur, et mieux c'est un conquérant : « L'expérimentateur, homme de conquêtes sur la nature ». En effet, l'expérimentation présente ce bénéfice sur l'observation passive de nous donner accès à des « faits qui ne se sont point encore manifestés et n'existent, pour la plupart, qu'en puissance de devenir dans les lois naturelles. » De surcroît, cette méthode serait un guide non pas infailible, mais puissant, car elle nous donne d'éliminer « certains faits », en questionnant la nature jusqu'à ce qu'elle nous livre des réponses satisfaisantes, puisqu'elle « ne s'arrête que quand l'esprit est pleinement satisfait ». Enfin, elle donne « la justification de nos principes et la preuve de nos découvertes ».

⁷⁴⁶ Nous pensons notamment aux expériences de Castle sur la sélection massale (Castle et Phillips 1914 ; Castle 1915) ; les travaux de Muller (1927 ; 1928 ; 1930) sur les mutations ; l'expérience de L'Héritier *et al.* (1937) qui permet de tester une hypothèse suivant laquelle des insectes pourraient perdre leurs ailes – on parle d'aptérisme – dans des régions venteuses et généralement à proximité du domaine marin (voir aussi Gayon 2014b). Enfin, le démomètre de L'Héritier et Teissier (1933) a permis la production de nombreux protocoles expérimentaux.

⁷⁴⁷ Le premier porte sur les virus et leurs enzymes, le deuxième traite surtout sur des bactéries et leurs enzymes, et le troisième des macrobes. Remarque : Nous n'avons que peu traité les cas d'évolution expérimentale sur des plantes, ce que nous regrettons. Pour une revue de quelques protocoles d'évolution expérimentale produits essentiellement après la constitution de la synthèse moderne, voir Kawecki *et al.* 2012, Losos (2017) et surtout les parties II et III, ou encore Colegrave et Collins (2008) qui traitent essentiellement des promesses de l'évolution expérimentale pour mieux appréhender la notion d'évolutivité.

Tableau 1 : description de quelques publications sur l'évolution expérimentale.	
Les catégories sont à gauche ; les références et leur court descriptif à droite.	
Virus, polymérase virales, enzymes diverses	<p>_Mills <i>et al.</i> 1967. Expériences historiques sur la Qbéta polymérase où l'on sélectionne des enzymes pour la vitesse de réplication et l'on obtient une diminution de la taille des séquences synthétisées.</p> <p>_Orgel 1979. Une revue des expériences sur la Qbéta polymérase avec une discussion de l'action des inhibiteurs et de la sélection naturelle.</p> <p>_Bull <i>et al.</i> 1997. Une étude des convergences du point de vue des mutations et de la <i>fitness</i> chez le phage Xphi174, pour l'adaptation à l'hôte et la température du milieu. Voir aussi Bull <i>et al.</i> 2000.</p> <p>_Oehlenschläger et Eigen 1997. Cette publication rend hommage et poursuit les expériences de Leslie Orgel sur la Qbéta polymérase.</p> <p>_Wichman <i>et al.</i> 1999. Expérience avec deux lignées de bactériophages, on y découvre de nombreuses mutations convergentes (environ 50 % dans les deux lignées) et une évolution qui est presque entièrement adaptative.</p> <p>_Wahl et Krakauer 1999. Discussion de l'importance de la chance dans l'acquisition de mutations bénéfiques chez Xphi174 ; leur fréquence est reconnue comme un facteur limitant le rythme de l'évolution. Les auteurs notent que la probabilité que des mutations présentent un grand effet est supérieur pour des mutations acquises précocement, ce qui évoque la loi des rendements décroissants.</p> <p>_Bull <i>et al.</i> 2000. Étude des convergences chez des virus et des raisons pour lesquelles des mutations sont fréquentes et présentent un fort impact sur la <i>fitness</i>.</p> <p>_Bush 2001. Étude chez différents organismes (virus, bactéries, champignons) de l'influence génétique de deux modes de sélection (purifiante et directionnelle) et de la dérive. Il discute le rapport entre mutations silencieuses et non silencieuses.</p> <p>_Holder et Bull 2001. Mise en compétition de deux phages : PhiX174 et G4. On étudie les particularités de leur adaptation dont le rythme est noté : il est rapide, mais suivi d'un ralentissement dans les deux souches.</p> <p>_Rokyta <i>et al.</i> 2005. Test de la théorie du paysage mutationnel avec le phage phiX174. Le modèle permet de prévoir la <i>fitness</i> de nouvelles mutations.</p> <p>_Voytek et Joyce 2007. Mise en compétition de ribozymes pour différents substrats, on observe une divergence et l'on vérifie le principe d'exclusion compétitive pour une sorte d'écologie moléculaire.</p> <p>_Hall <i>et al.</i> 2013. Expériences visant à tester de manière répétée (l'idée de rembobiner le film selon Gould est évoqué) l'adaptation de phages à leurs hôtes bactériens. De nombreux cas d'évolutions convergentes sont notées dans une relation que l'on peut décrire comme une course aux armes entre le parasite et les bactéries infectées. Les bénéfices de la spécialisation pour un hôte donné sont discutés.</p>
Bactéries, molécules bactériennes, eucaryotes unicellulaires et mycètes de petite taille	<p>_Lenski <i>et al.</i> 1990. La première publication du « groupe de Lenski » avec description du protocole suivi, étude de l'adaptation et de la divergence des populations bactériennes issues des 12 populations ancestrales. Les auteurs observent une augmentation de la <i>fitness</i> moyenne de 37 % sur 2000 générations, discutent le théorème de Fisher (ici, la <i>fitness</i> est mesurée à partir du taux de croissance intrinsèque que l'on peut comparer entre une population donnée et ses ancêtres). La vitesse de l'adaptation est aussi étudiée : elle est rapide dans les premiers temps puis décroît (allure logarithmique).</p> <p>_Lenski et Travisano 1994. Une autre publication du groupe de Lenski dans laquelle on observe une convergence des tailles, des <i>fitness</i>, mais quelques exceptions et des variants pour ce qui est de la vitesse de croissance. Le rôle crucial du hasard dans l'histoire adaptative est supporté par les auteurs.</p> <p>_Travisano <i>et al.</i> 1995a. Tests des facteurs historiques, de la contingence et de la</p>

sélection dans une publication du groupe de Lenski.

_Travisano *et al.* 1995b. Continuation des expériences de Lenski, test de l'adaptation bactérienne dans différents environnements.

_Sniegowski *et al.* 1997. Une publication du groupe de Lenski dans laquelle sont discutées les conditions pour que des *E. coli* acquièrent un fort taux de mutation.

_Rainey et Travisano 1998. Expérience dans laquelle des *Pseudomonas* sont cultivées dans un milieu de croissance avec une hétérogénéité, on observe alors une évolution divergente dans trois directions différentes, soit une adaptation prédictible aux opportunités écologiques comme le précisent les auteurs.

_De Visser 1999. Expérience du groupe de Lenski avec une attention donnée aux mécanismes mutateurs, mais aussi à la vitesse d'adaptation en lien avec le caractère limitant du taux de mutation dans les populations asexuées. Des retours décroissants en termes de *fitness* pour de nouvelles mutations sont constatés.

_Papadopoulos *et al.* 1999. Une publication du groupe de Lenski dans laquelle la rapidité du rythme d'évolution est notée, ainsi que l'importante diversité génétique acquise au cours des 10.000 générations de bactéries qui viennent de se succéder.

_[de] Crécy-Lagard *et al.* 2001. Sélection de souches bactériennes pour leur adaptation à un milieu pauvre en thymine.

_Orencia *et al.* 2001. Production d'un protocole pour tester à des fins prédictives l'évolution d'une bêta-lactamase bactérienne contre un antibiotique, la céfotaxime.

_Hall 2002. Étude de l'évolution de la bêta-lactamase type TEM (le type principal) avec des techniques de mutagenèse : l'ordre des mutations et le nombre de mutations survenant quasi-simultanément s'avèrent décisifs pour comprendre les trajectoires évolutives de cette enzyme qui neutralise les antibiotiques contenant des noyaux bêta-lactames.

_Barlow et Hall 2002. Mutagenèse sur la bêta-lactamase. La prédiction des résistances aux antibiotiques que neutralise cette enzyme est au cœur de l'article.

_Cooper *et al.* 2002. Expérience du groupe de Lenski où l'on observe de nombreux cas de convergence et de parallélisme, des mutations convergentes sont repérées, elles affectent notamment des gènes de régulation.

_Weinreich *et al.* 2006. Étude de l'évolution de la bêta-lactamase. Les auteurs s'intéressent aux trajectoires évolutives possibles et remarquent qu'elles sont limitées, ce qui leur permet de critiquer le « rejouer le film » Gouldien. L'ordre d'acquisition des mutations se révèle essentiel pour comprendre les trajectoires susmentionnées. Aussi, certains gains d'activité de la bêta-lactamase induisent des contreparties, comme une baisse de la stabilité de l'enzyme.

_Blount *et al.* 2008. Une publication du groupe de Lenski discutant notamment de la lignée ayant acquis le phénotype citrate+ et des compromis adaptatifs associés. L'importance de la contingence historique (i.e. des mutations précédentes et donc l'histoire évolutive) pour l'acquisition de ce phénotype est aussi discutée.

_De Visser *et al.* 2009. Il s'agit de comparaisons entre l'évolution expérimentale d'un petit ascomycète asexué et celles obtenues par des simulations portant sur des espèces sexuées. On remarque que les espèces à reproduction sexuée voient leur adaptabilité gênée par les particularités du paysage adaptatif.

_Lenski 2011. Pour une présentation brève des expériences du groupe de Lenski. L'article contient notamment une discussion des compromis liés à l'acquisition par une lignée du phénotype citrate+ : elles métabolisent moins bien le glucose.

_Barrick et Lenski 2013. Pour une revue des protocoles et des mérites de l'évolution expérimentale avec des bactéries comme modèles.

_Herron et Doebeli 2013. Protocole avec *E. coli* sur différents substrats. Il montre l'importance de l'ordre des mutations pour les trajectoires évolutives divergentes, mais aussi de la compétition et la sélection fréquence-dépendante.

_Toprak *et al.* 2013. Présentation d'un morbidostat permettant d'automatiser et de tester de nombreuses situations d'évolution expérimentale avec des microbes.

_Maddamsetti *et al.* 2015. Publication du groupe de Lenski avec un intérêt tout

	<p>particulier pour la théorie neutre, les mutations synonymes servant d'indicateur du neutralisme. L'article supporte l'uniformité du taux de mutation ponctuelle sur tout le génome bactérien étudié et relève les conséquences négatives impliquées par l'acquisition d'un phénotype hypermutateur.</p> <p>_Baym <i>et al.</i> 2016, pour l'expérience dite du <i>Megaplate</i>. Il s'agit d'une étude de l'adaptation de bactéries à des concentrations croissantes d'antibiotiques. L'expérience est intéressante en ce qu'elle permet de visualiser le rythme de l'évolution des populations étudiées et présente de ce fait un remarquable intérêt pédagogique. Des compromis adaptatifs consécutifs à l'acquisition d'une plus grande résistance aux antibiotiques sont envisagés.</p> <p>_Good <i>et al.</i> 2017. Une autre publication du groupe de Lenski, incluant un suivi fin des fréquences alléliques, une production d'analyses génomiques toutes les 500 générations. On remarque la coexistence de sous-populations stables qui s'expliquerait par des échanges de nutriments (ici, l'acétate) et des effets de fréquence-dépendance négative.</p> <p>_Yen et Papin 2017. Tests d'antibiotiques sur <i>Pseudomonas aeruginosa</i>, une bactérie induisant une forte mortalité chez des patients fragilisés, et notamment ceux atteints de mucoviscidose. Les auteurs font plusieurs découvertes qui pourront enrichir nos stratégies thérapeutiques, à savoir l'existence de compromis adaptatifs (acquérir une résistance pour une molécule peut faire perdre la résistance pour une autre), l'ordre dans lequel une bactérie acquiert des résistances est déterminant pour comprendre et prédire l'évolution de cette capacité.</p> <p>_Herron <i>et al.</i> 2019. Dans cet article, qui fait suite à d'autres publications sur un même modèle, les auteurs observent l'évolution vers la multicellularité d'algues de l'espèce <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> en présence d'un prédateur (<i>Paramecium tetraurelia</i>). On peut donc considérer que cette évolution vers plus de complexité s'explique en partie par l'avantage sélectif que confère une plus grande taille.</p>
<p>Macrobes</p>	<p>_Levene <i>et al.</i> 1954. Expériences sur des drosophiles avec une attention toute particulière portée au polymorphisme des populations étudiées.</p> <p>_Kettlewell 1955. Les expériences historiques sur le mélanisme industriel chez <i>Biston betularia</i>. Haldane en critiqua la méthodologie.</p> <p>_Park et Lloyd 1955. Les auteurs présentent une démonstration de la faiblesse de la compétition interspécifique chez des coléoptères du genre <i>Tribolium</i>, mais ils demandent que l'on n'extrapole pas cette faiblesse à partir de leurs résultats.</p> <p>_Sankaranarayanan 1964. Évaluation du fardeau génétique chez des drosophiles irradiées. Voir aussi Sankaranarayanan 1965.</p> <p>_Wade 1977. Il s'agit de deux séries d'expériences visant à tester l'efficacité des sélections de groupe et individuelle chez des populations de coléoptères du genre <i>Tribolium</i>. La réalité de la sélection de groupe est supportée, celle-ci reste efficace même lorsqu'elle s'oppose à la sélection individuelle, mais elles peuvent aussi agir en synergie. Enfin, l'apparition d'une variance entre les populations, et ce quelle qu'en soit la cause (dérive par extinctions répétées) semble être un réquisit pour une sélection de groupe, qui du reste n'est pas affectée qualitativement, mais quantitativement par le taux de migration.</p> <p>_Endler 1980 ; Endler 1983, voir aussi Endler 1986. Différentes expériences sur la coloration des guppies mâles. Les influences respectives de la sélection sexuelle et naturelle sont notamment testées par introduction de prédateurs et en changeant la couleur du substrat.</p> <p>_Nothel 1987. Test de la capacité d'adaptation des drosophiles à des taux de mutations très élevés.</p> <p>_Weber et Diggins 1990. On sélectionne des drosophiles pour leur résistance aux vapeurs d'alcool à l'aide d'un dispositif spécial (<i>inebriometer</i>).</p> <p>_Schluter 1994. Mise en compétition d'épinoches pour l'alimentation avec pour résultat une remarquable accentuation de la sélection divergente entre des variants</p>

qui vivent près de la surface et d'autres plus en profondeur.

_Marden *et al.* 1997. Sélection des drosophiles en conditions de vol inhabituelles.

_Reznick *et al.* 1997. Des guppies sont soumis à une sélection directionnelle affectant des traits de l'histoire de vie, on observe des taux d'évolution plus rapides que ceux suggérés par les données paléontologiques. Le taux d'évolution est d'ailleurs supérieur chez les mâles en raison de leur plus grande diversité.

_Stearns *et al.* 2000. Expérience de sélection des traits (stratégie r/K) associés à l'histoire de vie chez des drosophiles. On vérifie que la durée de vie est inversement corrélée à la létalité extrinsèque et à la fécondité.

_Giraud *et al.* 2001. Étude de l'évolution de bactéries présentant un phénotype mutateur. Ses bénéfiques en cas de changement de l'environnement sont remarqués, mais ils peuvent être perdus en cas de stabilisation de l'environnement.

_Brakefield 2003. Une expérience pour tester par sélection artificielle l'évolution des ocelles des papillons, leur vitesse d'apparition, l'importance de la variabilité génétique, le rôle des contraintes développementales.

_Le Galliard *et al.* 2004. Expériences portant sur la sélection chez des lézards des performances physiques comme l'endurance ; l'optimalité n'est pas atteinte en raison de contraintes et de facteurs divers tels que l'âge ou le régime alimentaire. Voir aussi Le Galliard et Ferrière (2008) pour le rôle de la sélection sexuelle.

_Herrel *et al.* 2008. Discussion des résultats de l'introduction de lézards sur des îles de l'Adriatique. On observe une rapide évolution phénotypique, aussi bien sur des traits quantitatifs que qualitatifs.

_Tully & Ferrière 2008. Il s'agit d'expériences sur des collemboles avec un intérêt particulier pour des traits étroitement associés avec la reproduction.

_Levis *et al.* 2015. Des modifications phénotypiques remarquables sont produites en altérant le régime alimentaire de têtards. Ici, ce ne sont ni des mutations, ni la sélection qui sont invoquées pour rendre compte des changements observés, mais davantage la plasticité.

_Lumley *et al.* 2015. Il s'agit d'un protocole prenant pour modèle un coléoptère, le ver de farine (*Tribolium sp.*). Le caractère protecteur vis-à-vis des extinctions d'une sélection sexuelle agissant de manière purifiante est avancé.

_Cook *et al.* 2012. Amélioration des expériences de Kettlewell 1955 sur le mélanisme industriel. La forme mélanique a ici un coefficient de sélection de 0.1, ce qui est très important. On confirme que les oiseaux sont bien la principale source de pression sélective.

_Barrett *et al.* 2019. Il s'agit de tester dans des clôtures au Nebraska l'effet de la prédation pour l'évolution de la livrée de souris en ceci qu'elle leur confère par homochromie un plus ou moins bon camouflage.

Finissant le tour d'horizon que propose le tableau 1, il faut reconnaître les sévères limitations que présentent ces tests de l'évolution. Il y a tout d'abord des raisons pratiques et éthiques obvies qui expliquent que l'on ne puisse simuler le procès évolutif sur de larges échelles spatiales – nous pensons à des biomes ou même la biosphère –, mais cela s'applique également pour des échelles temporelles qui excèdent de loin les décades et les années. Un autre élément frappant qui se dégage de la littérature que nous avons consultée se manifeste par l'absence de découvertes surprenantes. Les modèles investigués confirment presque toujours les hypothèses que leurs concepteurs s'étaient donné de tester ; ils ne s'extraient pas d'un schéma vérificationniste dans lequel on confirme ce que l'on s'était donné de démontrer,

ce qui leur confère une vertu d'exposition certaine, mais ne saurait étonner le lecteur avisé⁷⁴⁸. Sans doute que des déterminismes propres au monde académique expliquent en partie cet état de fait, mais l'on peut aussi conjecturer que l'évolution expérimentale constitue un champ de recherche qui ne peut en l'état que préciser notre savoir sur l'évolution et non le bouleverser⁷⁴⁹. Pour finir, il faut remarquer que les modèles d'évolution expérimentale – et hormis quelques rares cas – sont difficilement généralisables du fait de la diversité des objets biologiques, bien qu'ils puissent produire des résultats et des intuitions transposables.

2.4.2.4. Perspectives sur la modélisation

Du fait de ces « desiderata contradictoires » (Levins 1966, p. 431) que le savant tente de concilier, la construction d'un bon modèle s'apparente à la quadrature du cercle. Des compromis doivent être sans cesse négociés comme nous l'avons vu avec les théoriciens de la génétique des populations. En effet, les acteurs de cette discipline se devaient de répondre à la complexité des situations rencontrées en excluant par des hypothèses restrictives ce qu'ils ne pouvaient manipuler par les mathématiques. Mais reste la question de savoir lequel de ces paramètres doit être préféré durant l'élaboration de modèles prédictifs. On serait tenté de croire qu'avec une puissance de calcul suffisante – celle que nous laissent miroiter les progrès inouïs de l'informatique –, seule notre ambition fera office de guidage épistémique et nous poussera nécessairement à maximiser en priorité la portée temporelle de nos modèles. Mais ce serait faire preuve de naïveté, car cela équivaudrait à éluder que la réalisation d'un tel objectif nécessite justement d'optimiser également la précision suivant la théorie du chaos. La situation serait bien différente s'il ne s'agissait pas de prédire l'histoire future de la biosphère, mais simplement de la réduire à quelques valeurs remarquables, comme l'évolution de la biodiversité spécifique. Quant à la précision ultime, nous avons conclu – peut-être à tort – qu'elle était hors d'atteinte. Délaisser le réalisme pour accroître la précision et la portée nous amènera vers une impasse bien connue, puisque nous la rencontrons avec Hubbell ou encore les prédictions fondées sur les *big data* qui sollicitent le concours d'ordinateurs et de nombreux algorithmes. Nous ne saurions plus dire pourquoi le modèle fonctionne, ce qui

⁷⁴⁸ Cela ne veut pas dire qu'il ne puisse s'émerveiller du « monstre » de Spiegelman comme de l'apparition de la lignée citrate+ étudiée par Blount *et al.* 2008.

⁷⁴⁹ Cette opinion serait évidemment réfutée par la production en laboratoire d'une forme de vie qui ne serait pas simplement le fruit d'une recombinaison d'éléments que l'on trouve dans des organismes préexistants, comme le sont *Mycoplasma laboratorium*, (*Mycoplasma mycoides* JCVI-syn1.0), *Caulobacter ethensis*-2.0, les Xenobots.

revient à délier sa force explicative de sa prodigalité prédictive. On peut certes adopter une conception pragmatique de la vérité scientifique comme le fit Leconte pour résoudre le dilemme du réaliste⁷⁵⁰, mais nous évoluerions alors dans un monde dans lequel l'argument du miracle s'est inversé ; un monde dans lequel les succès prédictifs sont acclamés alors même qu'ils reposent sur de fausses fondations.

Une remarque similaire s'applique à la robustesse et au pluralisme qu'elle invite. Quand on construit une simulation, on doit considérer l'incertitude des paramètres, mais aussi du modèle⁷⁵¹. Une manière de réduire cette deuxième incertitude est de privilégier des modèles qui engendrent un résultat (ou un éventail de résultats) dit robuste en ce qu'il ne « dépend pas des hypothèses et des simplifications spécifiques à chaque modèle⁷⁵² ». Comme le formulait Levins : « si des modèles, en dépit de leurs suppositions différentes, conduisent à un résultat similaire, nous avons alors un théorème robuste qui est relativement indépendant des détails du modèle. La vérité se trouve ainsi à l'intersection de mensonges indépendants⁷⁵³. » Si la robustesse apporte ses avantages, elle a néanmoins pour contre-coup d'éroder la part de réalisme que présente l'activité de modélisation. Pris entre notre pragmatisme, notre désir d'expliquer de manière unitaire les phénomènes, comme le rejet concomitant d'un pluralisme qui se dévoierait par la multiplication cacophonique des modèles, on reconnaîtra aisément que la modélisation est un « art [qui] naît de contraintes⁷⁵⁴ ». Afin de restaurer l'harmonie entre ces aspirations divergentes, il semble que l'activité de modélisation devrait respecter l'esprit de la thèse de la symétrie, en cherchant à équilibrer, non pas toujours, mais le plus souvent, les pouvoirs explicatif et prédictif que l'on souhaite conférer à nos modèles. Pour cela, il faut nourrir une forte exigence théorique et donc repenser le rapport qu'entretiennent les modèles à la théorie. Or, l'on conçoit souvent les modèles comme des interprétations d'une théorie :

La relation qu'entretiennent les axiomes de la théorie et le modèle est plutôt une relation de spécification ou de définition, dans un sens, et d'interprétation, dans l'autre : les

⁷⁵⁰ Cf. Leconte 2017. Voir la page 527 où il oppose l'argument du miracle à la justesse des prédictions fondées sur des idéalizations, ce qui constitue le cœur du dilemme du réaliste. Sa conception pragmatique de la vérité scientifique est exprimée synthétiquement en page 534. Le lecteur trouvera un soutien à une conception pragmatique des modèles et des mécanismes en écologie chez McGill et Nekola 2010, p. 600.

⁷⁵¹ Il faut redouter qu'aux « incertitudes des paramètres » et donc de la mesure se surimposent les « incertitudes du modèle » comme en conviennent Mouquet *et al.* 2015.

⁷⁵² Merlin, in Kupiec *et al.* 2009, p. 169. Sur l'analyse de robustesse, voir aussi Merlin 2009, p. 340 *sq.* ; Godfrey-Smith 2006, p. 737 *sqq.*

⁷⁵³ Levins 1966, p. 423. Comme l'annonce l'article de Wimsatt 1987, il faut saisir les « faux modèles comme des moyens vers des théories plus vraies. »

⁷⁵⁴ « L'art naît de contraintes, vit de lutte et meurt de liberté. » Gide 1911, p. 14.

axiomes spécifient (ou définissent) des structures, lesquelles sont des interprétations des axiomes⁷⁵⁵.

On comprend que c'est par l'interprétation des axiomes que se dessine un espace de liberté dans lequel la description et la prédiction des phénomènes s'effectuent en se rapportant à la théorie, mais sans jamais s'y réduire. Le modèle peut donc se construire dans une relative indépendance vis-à-vis de la théorie-mère, ce qui libère l'inventivité des savants. Néanmoins, cette créativité pourrait éventuellement retarder les progrès d'une biologie prédictive. Il existe un risque d'enlèvement pour une science dans laquelle foisonnent des modèles qui ont pour effet pervers de protéger la théorie de la falsification⁷⁵⁶. Aussi délétère serait le mouvement inverse qui identifierait la théorie à une collection de modèles, reconfigurant ses énoncés et en un vaste archipel dont on peinera à saisir la cohérence. Une telle conception est monnaie courante⁷⁵⁷ et détonne avec la clarté apparente d'une théorie de l'évolution appréhendée par son versant historique, soit la narration de l'histoire des organismes. L'unité théorique est davantage morcelée si l'on considère que ladite histoire n'est pas simplement un processus biologique. Par conséquent, la mise en œuvre d'un programme prédictif se voit compliquée par l'existence d'une foule de modèles qui s'élèvent sur des socles taillés par la pratique et les objectifs de leurs concepteurs. La seule échappatoire semble résider dans l'unification au coup par coup comme le pressent Mitchell :

Sans algorithmes combinatoires ou un cadre théorique unifié pour intégrer la multitude de processus causaux contribuant à des phénomènes biologiques complexes, on se retrouve avec une approche fragmentaire [*piecemeal unification*] de l'intégration⁷⁵⁸.

On peut lire une intuition assez similaire chez Bapteste et Huneman :

De manière remarquable, ce mode d'unification [la théorie dynamique des réseaux que promeuvent les auteurs, NDA] de diverses disciplines scientifiques serait original : l'intégration ne serait pas une unification au sens du positivisme logique - à savoir réduire une théorie à une théorie avec des lois plus fondamentales, ou une théorie avec une extension plus large. Ce serait une unification fragmentaire⁷⁵⁹ [*piecemeal unification*].

⁷⁵⁵ Vorms 2009, p. 318.

⁷⁵⁶ Pour des affirmations similaires, voir Morange 2011a, p. 73 ; Godfrey-Smith 2006, p. 738. On peut considérer avec Horan (1988) que s'en remettre à la construction de modèles et épouser une conception sémantique pour la théorie de l'évolution nous pousse vers l'antiréalisme. Pour mieux saisir le lien entre interprétation des axiomes d'une théorie, la modélisation, et la conception sémantique, voir Vorms 2009, p. 209 *sqq.*

⁷⁵⁷ Nous en voulons pour preuve Godfrey-Smith (2009, p. 31) : « Pour dire les choses simplement, on peut concevoir la théorie de l'évolution comme contenant une collection de modèles abstraits portant sur les processus fondamentaux » ; ou encore Rosenberg (1994, p. 105) qui, en cohérence avec sa conception instrumentaliste de celle-ci, discerne dans la théorie de l'évolution « un ensemble de modèles » constitués pour affronter la complexité du monde biologique. Pour Levins (1966, p. 431), une théorie peut être comprise comme un « amas [*cluster*] de modèles » avec des modèles qui convergent pour produire un résultat robuste, des modèles complémentaires et enfin des modèles qui diffèrent par leur importance hiérarchique.

⁷⁵⁸ Mitchell 1992, p. 143.

⁷⁵⁹ Bapteste et Huneman 2018, p. 11/16.

Le geste théorique engagé par ses auteurs dispose de la force de l'évidence : « rien de ce qui existe sur Terre n'évolue et ne se comprend en isolement⁷⁶⁰ » : une approche processuelle est soutenue pour laquelle les organismes, anciens, présents et à venir, sont pensés comme des « processus⁷⁶¹ » ; l'évolution devient « la science des réseaux évoluant⁷⁶² ». Ce changement de perspective prend corps par l'entremise de nombreux graphiques attractifs montrant des *patterns* d'évolution à l'aide de nœuds, tirets et flèches. Cependant, il est douteux qu'un tel modèle puisse avoir une vertu autre que didactique ; vertu qu'il perdrait immédiatement s'il en venait à être étoffé pour représenter de manière détaillée un processus évolutionnaire. Dès lors, on peine à l'imaginer comme fondation d'un éventuel modèle prédictif, et ce d'autant plus que tout, des organismes aux interactions en passant par les phénomènes abiotiques, a valeur de processus qui ne sont pas hiérarchisés quantitativement ou causalement⁷⁶³. Tout ou presque de ce qui se produit en ce monde est représentable sous forme de réseaux, mais un outil si accueillant peut-il être le ferment de nouvelles découvertes ? Sans parti pris théorique fort, le discours consensuel sur l'interdépendance peut se révéler contre-productif. Outre la circularité de leur définition, et son applicabilité à des phénomènes qui ne sont nullement biologiques, on pourrait suspecter qu'il manque à ce modèle une théorie dynamique originale et unificatrice permettant de connecter les différents réseaux autrement que par des graphiques. La synthèse transdisciplinaire qu'ils visent régressera en une interdisciplinarité prisonnière du piège de l'unification fragmentaire dont on ne se tire que par un véritable changement de paradigme ou l'acceptation d'un ordonnancement des problèmes théoriques selon la voie réductive. C'est une option que nous explorerons en confrontant la thèse de la symétrie aux perspectives de l'émergentisme et du réductionnisme.

⁷⁶⁰ Ibidem, p. 3/16.

⁷⁶¹ Ibidem, p. 12/16.

⁷⁶² Ibidem, p. 2/16, également p. 7/16. C'est une théorie que l'on trouve aussi dans Baptiste 2018.

⁷⁶³ À l'exception des processus que l'on trouve déjà dans des réseaux phylogénétiques modernes : reproduction, symbiose, transferts horizontaux, etc. Sur les travaux du collaborateur de Huneman, voir Baptiste (2003 ; 2007).

Chapitre III

La thèse de la symétrie face à l'antagonisme

De l'émergence et du réductionnisme

Introduction de ce chapitre

Tout au long de notre analyse de la thèse hémipélienne, nous avons croisé un ensemble de pistes menant par divers chemins à l'intersection des routes divergentes qu'empruntent le réductionnisme et l'émergentisme. Nous en rappellerons quelques-unes afin de mieux guider la suite de notre enquête. Avec les écrits de Bergson (1907), Smuts (1926), Popper (1982), on entrevoyait les contours d'une évolution dominée par l'émergence de nouveautés qui se signalaient par leur affinité latente avec le concept de contingence et leur incompatibilité manifeste avec la thèse de la symétrie. Plus récemment, nous admettions que la contingence gouldienne masquait la complexité d'un monde que l'on ne peut appréhender commodément par la voie réductive ; il s'agissait notamment du problème de l'explosion combinatoire que nous évoquions avec Audrey Coreau (2009). En outre, il n'est pas inhabituel de rencontrer la complexité associée à l'émergence et la simplicité au réductionnisme : pour Rosenberg « la simplicité est la pierre angulaire du réductionnisme⁷⁶⁴ » ; quant à Morange, il s'est montré critique d'une complexité s'annonçant comme un « au-delà » du réductionnisme et qui incarnerait « le nouveau Saint Graal de l'explication de la vie⁷⁶⁵ ». Toutefois, il s'agit là d'une relation qui peut contextuellement s'inverser⁷⁶⁶. Enfin, la précédente section nous a amené à considérer la nécessité de connecter nos modèles afin d'éviter un morcellement qui peut sans doute obérer l'activité prédictive et il y a des raisons de penser que l'existence des processus émergents préviennent l'édification d'un « super-modèle⁷⁶⁷ ».

Notre démarche étant justifiée, nous pouvons introduire les sous-parties qui composent ce chapitre. Il débutera par une présentation du concept d'émergence que l'on rapportera à la thèse de la symétrie et à laquelle succèdera une analyse du caractère hiérarchique du vivant par le prisme de l'émergence et de la réduction que nous croiserons avec son examen d'un

⁷⁶⁴ Rosenberg 1994, p. 33.

⁷⁶⁵ Morange 2003, p. 205. Pour ne pas trahir la pensée de son auteur, il nous faut dire que dans le texte d'origine la complexité est associée à la systémique et l'auto-organisation.

⁷⁶⁶ En effet, un niveau émergent peut être plus simple à modéliser ou tout simplement décrire avec des concepts appropriés que sa base d'émergence. C'est ce que considèrent Maris *et al.* (2017, p. 3 du PDF) pour l'écologie.

⁷⁶⁷ « Au contraire, les processus émergents suggèrent que [...] la 'convergence' des différentes approches en un 'super-modèle' ne peut pas être garantie. » Licata, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 30.

point de vue diachronique et synchronique. Enfin, nous aborderons quelques simulations informatiques de l'évolution que l'on peut analyser en mobilisant une variété d'émergence, et nous en profiterons pour dégager les enseignements qui informeront sa prédictibilité.

3.1. Introduction critique aux thèses de l'émergentisme

3.1.1. Histoire et spécificités du concept d'émergence

Le concept d'émergence fait littéralement référence à ce qui sort des eaux ou plus largement à ce qui jaillit. Il convoque donc le champ lexical de la surprise, ce qui nous incline d'ores et déjà à le penser comme tributaire d'un contexte épistémique donné. L'usage comme l'étymologie du mot émergence évoquent la nouveauté⁷⁶⁸. En philosophie, il s'applique principalement à la vie⁷⁶⁹ et à l'esprit⁷⁷⁰, mais convient aussi bien à tous les niveaux d'organisation de la matière, à l'exclusion de ceux considérés comme la base ultime de l'ontologie. Ce socle ontologique est actuellement occupé par les particules élémentaires. Ainsi donc, on regardera comme émergents des composés tels que les hadrons ; les atomes ; les molécules ; les cellules ; les groupes d'organismes, ce qui inclut les espèces⁷⁷¹ et les sociétés⁷⁷² ; et ce jusqu'à dieu⁷⁷³. Si une telle progression ravive dans notre esprit les postulats de l'évolution cosmique dont nous avons acté la récente genèse, il faut dire que l'archéologie du concept d'émergence n'est guère plus ancienne⁷⁷⁴. Le mot apparaît vraisemblablement dans la littérature philosophique sous la plume de Georges Henry Lewes dans la seconde

⁷⁶⁸ Cette relation entre émergence et nouveauté apparaît chez Morgan 1923, p. 1 ; elle est même si récurrente qu'on puisse identifier le problème de l'émergence à celui de la nouveauté (cf. Andler *et al.* 2002, p. 939).

⁷⁶⁹ Cf. Lewes 1875, Tome I, p. 190.

⁷⁷⁰ E.g. Kim 1993 et Morgan 1923, chapitre II.

⁷⁷¹ Nous y reviendrons dans ce chapitre, mais aussi au chapitre V.

⁷⁷² Cela est tout à fait remarquable chez Durkheim : « Mais, dira-t-on, puisque les seuls éléments dont est formée la société sont des individus, l'origine première des phénomènes sociologiques ne peut être que psychologique. En raisonnant ainsi, on peut tout aussi facilement établir que les phénomènes biologiques s'expliquent analytiquement par les phénomènes inorganiques. En effet, il est bien certain qu'il n'y a dans la cellule vivante que des molécules de matière brute. Seulement, ils y sont associés et c'est cette association qui est la cause de ces phénomènes nouveaux qui caractérisent la vie et dont il est impossible de retrouver même le germe dans aucun des éléments associés. Elle est dans le tout, non dans les parties. Ce ne sont pas les particules non vivantes de la cellule qui se nourrissent, se reproduisent, en un mot, qui vivent ; c'est la cellule elle-même et elle seule. Et ce que nous disons de la vie pourrait se répéter de toutes les synthèses possibles. » Durkheim 1895, préface, p. xv. Voir aussi Le Bon (1895, p. 18) pour une déclaration similaire.

⁷⁷³ Ou plutôt la Dêité comme propriété émergente. Sur ce point, voir Alexander 1920, p. xxiii de la préface du tome I, mais aussi le livre IV, et enfin Morgan 1923, p. 27.

⁷⁷⁴ Nous nous permettons d'employer le mot archéologie à la manière de Foucault 1966.

moitié du XIX^e siècle⁷⁷⁵. Bien qu'il n'employât pas un même vocabulaire, John Stuart Mill (1843) nous entretient bien de notions similaires. En effet, ces deux auteurs ont développé une même analyse dichotomique de la relation causale :

1. Soit un effet est prédictible comme la somme arithmétique ou vectorielle d'un ensemble de causes ; il y a donc proportionnalité ou linéarité dans la relation de cause à effet. Les lois traduisant ces relations sont dites homopathiques et obéissent à un mode de composition des causes propre au « monde mécanique⁷⁷⁶ » pour Mill ; chez Lewes, cette sommation produira « un effet résultant⁷⁷⁷ ». Pour ces deux auteurs, l'exemple-type de cette relation est incarné par la seconde loi de la dynamique.

2. Soit un effet n'est pas prédictible par la sommation des causes, et dans ce cas Mill considère que la relation causale obéit à des lois hétéropathiques qui produisent des effets « hétéropathiques⁷⁷⁸ », tandis que Lewes parle des « effets émergents⁷⁷⁹ ». Le paradigme de cette relation est donné principalement par la chimie et secondairement par la biologie⁷⁸⁰.

Ainsi, cette « distinction fondamentale⁷⁸¹ » repose sur le type de synthèse qui s'opère. Avec la dialectique de lois homopathiques ou encore de la résultante, on assemble des éléments de telle sorte que l'on conserve une homogénéité par l'additivité qui est d'ailleurs une « garantie de la sûreté des raisonnements⁷⁸² », tandis que dans l'autre cas on débouche sur une transition radicale au cours de laquelle des lois « cèdent place à de nouvelles⁷⁸³ », il y a donc rupture qualitative, mais aussi hétérogénéité entre les causes et la propriété ou l'entité nouvellement formée. Or, nous l'avons vu avec les dernières citations, cette nouveauté donne lieu à l'apparition de lois inédites qui diffèrent des précédentes par leur forme comme le considère aussi Max Kistler⁷⁸⁴. Il n'y donc pas de « raisons de désespérer » quant à la possibilité d'une

⁷⁷⁵ Lewes 1875, Tome I, p. 98. On trouve parfois 1874 pour la première occurrence de ce terme et le premier tome de l'ouvrage de Lewes qui l'a introduit (*Problems of Life and Mind*), mais la première édition dont nous disposons est bien datée de 1875.

⁷⁷⁶ Voir Mill 1843, chapitre VI, p. 266-267.

⁷⁷⁷ Lewes 1875, p. 98.

⁷⁷⁸ Mill 1843, p. 269. L'auteur considère que ces lois hétéropathiques ne peuvent pas être déduites des lois qui régissent les « substances plus simples » comme les atomes, mais cela ne veut pas dire que l'on ne pourra jamais connaître de lois propres aux entités chimiques et biologiques.

⁷⁷⁹ Cf. Lewes 1874, p. 98, pour une discussion de la seconde loi de la dynamique comme effet résultant. Cette résultante peut être connue analytiquement selon l'auteur, ce qui n'est pas le cas des effets émergents : qu'ils se rapportent à la vie ou à la chimie, ces derniers ne peuvent être déduits de la connaissance de leurs parties.

⁷⁸⁰ Voir Mill 1843, p. 267, pour l'exemple de la chimie et de la molécule d'eau, mais aussi Lewes 1874, p. 97.

⁷⁸¹ Ibidem, p. 268. Pour l'auteur, la sommation représente le cas général et les lois hétéropathiques sont par conséquent spéciales.

⁷⁸² Cf. Lewes 1874, p. 99.

⁷⁸³ Mill 1843, p. 268.

⁷⁸⁴ Kistler 2006b, p. 238.

connaissance scientifique des émergents, bien que l'on ne puisse pas non plus attendre une réduction complète des lois hétéropathiques aux lois homopathiques⁷⁸⁵.

La précédente dichotomie subsistera dans des publications récentes, c'est par exemple l'émergence à « valeur spécifique » de Van Gulick (2001) qui fait écho à l'idée de résultante chez George H. Lewes en ce qu'elle est agrégative, mais elle sera complétée par différentes dénominations. Citons notamment l'émergence « modérée » comme apparition de propriétés nouvelles et l'émergence « radicale » comme impossibilité de déduire l'apparition et le comportement de l'émergent par la connaissance de sa base d'émergence (Kim 2005, p. 3-4), ou encore la distinction entre une version faible qui n'est qu'épistémique d'une version forte de l'émergence chez Gargaud et Lecointre (2013). Utilisant le mode de présentation des relations de survenance développé par Kim⁷⁸⁶, ils considèrent que l'émergence forte implique qu'une propriété *P* survient sur un état microscopique *m* sans que l'on puisse pour des raisons ontologiques ou conceptuelles ramener à sa base d'émergence les propriétés macroscopiques associées à *P* (Gargaud et Lecointre 2013, p. 484 *sqq.*). Cependant, l'émergence forte semble admettre une forme supérieure avec la possibilité d'une causalité descendante qui ferait que la propriété émergente *P* puisse diriger instantanément le comportement microscopique de sa base d'émergence. Cette éventualité, les auteurs la rejettent comme « illusoire⁷⁸⁷ » et ne reçoivent qu'une causalité descendante différée qui agit en réalité par la base microscopique. Mais il convient de se demander avec Kim si cette causalité différée n'est pas superfétatoire vis-à-vis de la causalité opérant au niveau microscopique et qui génère la propriété émergente. Si l'on admet la « suffisance nomologique⁷⁸⁸ » des propriétés de bas niveau, il vient que les propriétés émergentes n'ont pas de pouvoir causaux spécifiques. Ce sont des épiphénomènes que l'on peut identifier et donc réduire aux comportements de leur base d'émergence⁷⁸⁹.

⁷⁸⁵ La citation est tirée de Mill 1843, p. 269. Il faut néanmoins dire que cet auteur ménage, sans toutefois en préciser les conditions, l'éventualité d'une réduction partielle des lois hétéropathiques aux lois homopathiques.

⁷⁸⁶ La distinction entre l'émergence et la survenance n'a pas été définitivement fixée dans la littérature et les deux termes sont à l'origine synonymes (McLaughlin 1997). Cependant, l'usage tend à consacrer l'émergence comme une forme de connexion souple entre deux niveaux ontologiques ou d'analyse des phénomènes, tandis que la survenance qualifie plutôt une détermination nécessaire entre une propriété et le niveau inférieur auquel elle est associée et à partir duquel elle survient. C'est notamment le cas chez Kim 2005.

⁷⁸⁷ Cf. Gargaud et Lecointre 2013, p. 485. Ce rejet s'appuie sur l'analyse d'exemples venant de l'économie, de la biologie et enfin la question philosophique par excellence si l'on en croit l'*incipit* du *Mythe de Sisyphe* (Camus 1942), soit le problème du suicide.

⁷⁸⁸ Cf. Kim 2005. Voir aussi le « maître argument pour l'épiphénoménalisme » chez Sober et Shapiro 2007, p. 7 de la version PDF.

⁷⁸⁹ La qualification des propriétés émergentes en tant qu'épiphénomènes est un point de contention majeure entre les savants et notamment en philosophie de l'esprit. T.H. Huxley (1874) l'admet pour la conscience, tandis qu'Alexander (1927, T.2, p. 8) s'y oppose vigoureusement, considérant que l'esprit n'est pas une « sorte de noblesse » ne produisant rien et « dépendant du travail de ses inférieurs ».

3.1.2. Des convergences entre l'émergentisme, la contingence et la thèse de la symétrie

Si l'on comprend les problématiques de l'émergence et de la résultante comme des modes de relation entre des entités ou des propriétés⁷⁹⁰, on peut alors en définir trois variétés fondamentales avec Jaegwon Kim :

1. La survenance (la détermination). La propriété M survient sur les propriétés N_1, \dots, N_n , ou est déterminée par celles-ci, au sens où, lorsque quelque chose a N_1, \dots, N_m , il a nécessairement M. 2. La prédictibilité. L'occurrence de M – le fait que M soit instanciée à un moment donné – peut être prédit à partir de l'occurrence de N_1, \dots, N_n ; l'information complète concernant le cas où N_1, \dots, N_n sont instanciés dans un système suffit pour prédire si le système instancie M. 3. L'explicabilité. La raison pour laquelle un système instancie M peut être expliquée, comprise, et rendue intelligible à partir du fait qu'il instancie N_1, \dots, N_n ⁷⁹¹.

Après cette présentation synthétique, Kim conclut que l'émergence contrevient généralement à l'explicabilité et la prédictibilité, et de manière marginale à la survenance comme détermination nécessaire. L'imprédictibilité et l'inexplicabilité des émergents à partir de leur base est d'ailleurs une constante de la littérature. On la rencontre chez Baldwin (1909, p. 87), mais encore Morgan à ceci près qu'il considère que la prédictibilité est restaurée en cas de réapparition de la propriété émergeant sur une même base physique. On pourrait supposer que les répétitions – ou les convergences des biologistes – dévaluent l'émergence en survenance et cimentent le lien fort qu'établit Morgan entre la nouveauté radicale et la véritable émergence⁷⁹². De là, nous pouvons affirmer qu'avec l'émergentisme, la connexion qui unit l'explication à la prédiction se conserve, mais de manière négative. Ce qui est imprédictible en partant d'un jeu de lois fondamentales est également inexplicable dans le cadre de ces mêmes lois. Mais au-delà de cette confirmation paradoxale de la symétrie, il faut remarquer que l'émergence s'oppose à la prédictibilité comme au modèle déductif-nomologique puisque l'on ne peut plus faire de syllogisme pour déduire le comportement des systèmes complexes ; elle « rompt donc l'univocité » que promeut la théorie hempélienne, et invite par là même un pluralisme dans l'activité de modélisation à caractère prédictif⁷⁹³.

Comme nous l'avons documenté, la contingence échappe à la thèse de la symétrie et c'est pourquoi nous pouvons établir de manière corollaire une affinité entre ce concept et celui d'émergence. Le lecteur ne sera donc pas étonné que l'on emprunte au corpus kantien

⁷⁹⁰ Morgan (1923, p. 19) conçoit l'émergence comme une nouvelle forme de relationnalité (*relatedness*).

⁷⁹¹ Simplifié depuis Kim 2005, p. 6.

⁷⁹² Morgan 1923, p. 5-6.

⁷⁹³ Nous tenons la dernière citation et les considérations que nous venons de présenter de Licata, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 36.

des thèses qui rapprochent la contingence du vivant des impasses dans lesquelles s'engage à nos yeux un émergentisme radical. Pour ce faire, nous n'allons plus en référer au Kant de la première *Critique*, mais à celui de *La critique de la faculté de juger* (1790) :

Mais comme le particulier, en tant que tel, contient quelque chose de contingent vis-à-vis du général et que la raison exige cependant aussi de l'unité dans la liaison des lois particulières de la nature, c'est à dire la légalité (laquelle légalité du contingent se nomme finalité), alors que la *déduction des lois particulières à partir des lois générales, eu égard à ce qu'elles contiennent en elles de contingent, est impossible a priori par détermination du concept de l'objet*, le concept de finalité de la nature dans ses produits sera un concept nécessaire pour la faculté humaine de juger vis-à-vis de la nature, mais non par un concept touchant à la détermination des objets eux-mêmes, donc un principe subjectif de la raison pour la faculté de juger, lequel en tant que régulateur (et non pas constitutif) vaut avec autant de nécessité pour notre faculté humaine de juger que s'il était un principe objectif⁷⁹⁴.

Si l'on met de côté la problématique de la finalité, et que l'on se souvient que « la faculté de juger en général est la faculté qui consiste à penser le particulier comme compris sous l'universel » (Kant 1790, § 4), on serait tenté de voir dans la contingence une manière souple de rapporter dans notre entendement ce particulier que représente chaque organisme vis-à-vis des lois universelles que l'on saisit comme nécessaires. Ainsi ancrée dans notre entendement, la contingence rejoint la thématique de l'émergence et de l'irréductibilité puisqu'elle nous donne de penser « cet excès sur les lois de la nature⁷⁹⁵ » qui distinguerait les êtres organisés. Malheureusement, la réflexion que nous propose Kant sur la finalité et la contingence débouche sur un autre « asile de l'ignorance⁷⁹⁶ », en ceci qu'elle barre la voie menant à une investigation évolutionniste portant sur l'origine des organismes :

Il est en effet tout à fait certain que nous ne pouvons même pas connaître de façon suffisante les êtres organisés et leur possibilité interne suivant des principes simplement mécaniques de la nature, bien moins encore nous les expliquer ; et c'est même si certain que l'on peut sans hésiter dire qu'il est absurde pour les êtres humains même simplement de concevoir un tel projet, ou d'espérer que puisse un jour surgir encore un Newton qui rende compréhensible, ne serait-ce qu'un brin d'herbe d'après les lois naturelles que nulle intention n'a ordonnées ; bien au contraire faut-il absolument refuser ce savoir aux hommes⁷⁹⁷.

De même que la contingence gouldienne défendait que l'on puisse constituer une théorie capable de rendre compte selon des lois fondamentales du tableau de l'histoire de la vie dans ses moindres détails (cf. 2.3.2.2), la position kantienne nous intime de reculer devant un « tel projet. » Pourtant ce projet nous le voyons progresser chaque jour, car c'est celui d'une

⁷⁹⁴ Kant 1790, § 76, nous soulignons. Pour une analyse fine de cette citation, voir Huneman 2008a, p. 277 *sq.*

⁷⁹⁵ Huneman 2008a, p. 427. Par lois de la nature, il faut comprendre les lois de la mécanique et par excès, il faut entendre une « irréductibilité aux lois de la nature » (Ibidem, p.402).

⁷⁹⁶ Spinoza 1677, p. 127.

⁷⁹⁷ Kant 1790, § 76.

biologie débarrassée des forces vitales et de la téléologie. Le « Newton du brin d’herbe » existe et se réalise à travers la communauté scientifique⁷⁹⁸. Nous avons suffisamment documenté la proximité des concepts d’émergence et de contingence en remarquant qu’ils établissent un rapport ouvert entre le particulier et l’universel, orientant ainsi la recherche scientifique dans une direction féconde, tout en lui interdisant de s’y engager pleinement.

3.1.3. Éléments pour la critique du concept d’émergence

Ainsi, la contingence et l’émergence refrènt la satisfaction de nos désirs épistémiques. C’est là une négativité paradoxale pour un concept positif puisqu’il s’applique justement à des nouveautés factuelles. Nous disposons donc de la première pierre de la critique de l’émergence que nous allons ériger. Nous mentionnions dans l’introduction de ce chapitre que l’émergence était tributaire d’un contexte épistémique donné. Cela explique que la galaxie des émergentistes abrite des auteurs aux positions variées, comme l’indique justement Malaterre :

La prise en compte de ces éléments contextuels rend alors explicite des divergences possibles d’opinion quant au caractère émergent ou non d’un phénomène donné à un instant donné : le caractère émergent d’un phénomène dépend non seulement de la formulation propositionnelle de ce phénomène mais également des intérêts cognitifs de la personne à l’origine de la caractérisation émergente, de ses préférences en termes d’explications et de connaissances scientifiques mobilisables⁷⁹⁹.

Il y a là un autre signe de la continuité remarquable entre une contingence qui se rapporte à la finitude de notre faculté de connaître⁸⁰⁰ et une émergence qui dépendra des « connaissances scientifiques mobilisables » par celui qui qualifie ainsi un phénomène donné. Mais cette contextualité du caractère émergent se renforce quand on l’appréhende d’un point de vue temporel. Souvenons-nous de l’irréductibilité du monde chimique chez Mill, Lewes et Broad, pour considérer ce qu’il advint de la prétendue irréductibilité des propriétés de la molécule d’eau⁸⁰¹ : elles furent expliquées de manière réductive. Un même raisonnement s’applique à la « chimie spéciale⁸⁰² » dont parlait Bernard. Il y a donc une précarité de l’émergence en tant

⁷⁹⁸ Quant à Martens (2012, p. 104), il identifie plus simplement le Newton que Kant n’espérait pas à Darwin.

⁷⁹⁹ Malaterre 2008, p. 314.

⁸⁰⁰ Cf. Huneman (2008a, p. 371), ce qui lui permet d’affirmer qu’il n’y a de finalité et de contingence que pour un entendement fini. C’est une considération que le philosophe français développe notamment en pages 402-404.

⁸⁰¹ Toutefois l’on trouvera des auteurs qui reconnaissent cette réduction particulière et soutiennent que les lois de la chimie ne sont pas pleinement réductibles à celles de la physique afin de préserver l’autonomie de cette discipline. C’est ce que propose notamment Manafu (2011, p. 189) dans sa thèse.

⁸⁰² « L’affirmation d’une identité ontologique entre les deux ordres de la Nature, vivant et non vivant, laisse donc ouverte la question de l’irréductibilité. Celle-ci peut n’être que d’ordre épistémique (tout en étant fondamentale). Pour reprendre les propos de Jacques Loeb, le nombre de réactions chimiques dans un organisme un peu

que prédicat : ce qui s'imposait comme des « limites de la connaissance⁸⁰³ » à des savants ne le sera pas forcément pour ceux de la génération suivante en raison de progrès théorique et technique. La réduction est une caractéristique de l'histoire des sciences (Nagel 1961, p. 337), tant et si bien que cette discipline nous invite presque à penser inductivement la réduction prochaine de ce que l'on considère présentement comme émergent. C'est là une conviction que nous partageons avec Christophe Malaterre dont nous saluons la prudence :

Autrement dit, j'ai l'intime conviction qu'avec suffisamment de temps et de ressources intellectuelles, tout phénomène naturel particulier est susceptible de recevoir une explication réductive. Cependant la nature produit un nombre si grand de phénomènes que, par manque de temps et de ressources, jamais l'homme ne sera en mesure de tous les expliquer⁸⁰⁴.

Enfin, un autre stigmate de la négativité que nous associons au concept d'émergence se dévoile par son improuvabilité. Au terme de son enquête philosophique sur les modes d'explication de l'abiogénèse, Malaterre (Ibidem, p. 315) conclut que « la recherche s'est avérée vaine » quant à la possibilité d'affirmer de manière pérenne le caractère émergent de la vie. Il en vint à exiger que la charge de la preuve pour cette hypothétique qualité revienne aux émergentistes afin qu'ils déterminent « les conditions de l'émergence pratique » et ce « indépendamment du contexte scientifique ». Mais que l'on remonte près d'un siècle dans le passé et l'on verra qu'un partisan conséquent – C.D. Broad⁸⁰⁵ – de l'émergentisme avait déjà accepté cette charge sans toutefois l'honorer. A-t-on progressé depuis ? Non, à en juger par la thèse de Malaterre que nous venons de citer. Au fond, l'on pourrait concéder qu'un siècle ne suffise, mais cela ne résoudrait rien. Prouver l'émergence revient à sceller une impossibilité et à moins d'être arrivé au bout de la science où seule persiste à nos yeux la question ontologique fondamentale, on ne peut en donner une conception positive qui fasse accroître par et non contre elle-même la somme de nos connaissances.

complexe, est tel qu'il rend toute prévision de comportement de l'organisme en entier impossible. Mais cette irréductibilité de fait ou de principe peut également résulter du fait que la vie recourt pour ainsi dire à une chimie spéciale, à des composés organiques différents, des processus de synthèse qui lui sont propres. En somme, pour reprendre les termes de Claude Bernard, elle recourt dans la Nature à un 'chimiste spécial' usant de procédés différents de ceux employés dans les laboratoires. » Lechermeier 2015, p. 207-208.

⁸⁰³ Nous employons cette formule à dessein pour rappeler les revirements d'Emil du Bois-Reymond (1872 ; 1880). Depuis son adresse de 1872 intitulée *Les limites de la connaissance* à celle de 1880, il a quelque peu revu ses positions. Sans doute que certaines de ses intuitions seront pérennes (e.g. l'explicabilité de l'origine du mouvement, de la matière et de la force), mais pour d'autres leur explication réductive semble acquise ou à portée de main (cf. l'origine de la vie, des sensations, de l'apparente téléologie des organismes, de la pensée et du langage), ce dont il convient pour certains des éléments que nous venons d'énumérer.

⁸⁰⁴ Malaterre 2008, p. 316.

⁸⁰⁵ « Il revient au partisan de l'émergence de déterminer la condition précise sous laquelle le passage d'un ordre au suivant peut s'opérer ; énoncer avec certitude quels sont les traits irréductiblement caractéristiques de chaque ordre ; et d'en déduire les traits caractéristiques qui peuvent être déduits. » Broad 1925, p. 93.

Pourtant, et contre ce que nous venons d'affirmer, l'émergence a revêtu une forme de positivité lorsqu'elle fut brandie pour rejeter une hypothèse jugée plus coûteuse d'un point de vue épistémique. Broad, que nous venons de citer, soutenait une forme d'émergence vitale justement parce qu'elle lui semblait étayer la marche d'une science libérée de l'hypothèse déiste. Que l'on pense au vieux problème philosophique d'une nature incapable de faire des machines vivantes⁸⁰⁶, et l'on saisira sa préférence pour une forme atténuée de vitalisme qui ne nécessite pas l'idée d'un dieu ingénieur secourant un mécanisme dont on peine à tirer conceptuellement la genèse des organismes⁸⁰⁷. Toutefois, l'on trouvera bien des auteurs pour souhaiter la fin du « règne » du mécanisme – c'est le cas de Baldwin⁸⁰⁸, sans pour autant appeler de leurs vœux ce qui peut sembler n'être qu'une « continuation du vitalisme par d'autres moyens⁸⁰⁹ ». L'émergence peut certes être acceptée comme un mal nécessaire pour saisir faute de mieux des transitions radicales, telles que l'apparition de la vie, mais force est de constater que son incapacité à jeter des ponts solides entre les niveaux d'organisation nous entraîne fatalement à accepter des dualismes comme le remarquent Gargaud et Lecointre⁸¹⁰. Aussi, le détournement de Clausewitz nous apparaît dans toute sa justesse quand on se remémore ce que nous disions de l'improvabilité de l'émergence et qu'on le juxtapose à cette fameuse citation de Monod : « Le vitalisme a besoin, pour survivre, que subsistent en biologie, sinon de véritables paradoxes, au moins des 'mystères⁸¹¹'. » N'entendions-nous pas

⁸⁰⁶ Sur ce point, voir tout particulièrement Huneman 2009b ; 2008a, chapitre II, et p. 321 sur la critique de la préformation comme hypothèse hyperphysique nécessitant une intervention divine, mais encore Kant 1763.

⁸⁰⁷ Cf. Broad 1925, p. 91-93.

⁸⁰⁸ Cf. Baldwin 1909, p. 88. Pour sa part, Morgan (1923) embrasse bien un émergentisme qu'il conçoit non comme une forme de vitalisme (Ibidem, p. 12), mais plutôt une « protestation » contre le mécanisme (p. 7-8).

⁸⁰⁹ Nous citons Huneman (2011a, p. 215) qui pastiche Carl Von Clausewitz dans son essai sur l'émergence en remplaçant la guerre par l'émergence et la politique par le vitalisme.

⁸¹⁰ Cf. Gargaud et Lecointre 2013, p. 487. Les auteurs évoquent la vie et la matière, le physique et le psychique.

⁸¹¹ Monod 1970, p. 47. Le caractère mystérieux, et même antiscientifique, du vitalisme est aussi repéré par Van Bertalanffy (1949, p. 25) qui le regarde comme « purement intenable » et le rejette avec plus de vigueur que le mécanisme au profit de sa théorie des systèmes dont le lecteur percevra les affinités avec certaines variétés d'émergentisme (Ibidem, p. 258 *sqq.*). En outre, Van Bertalanffy discerne que le vitalisme s'appuie de manière tacite sur des schèmes mécanicistes auxquels s'ajoute un « ingénieur temporel », ou encore un « principe organisateur » (Ibidem, p. 38-39). Selon lui, ce rôle est tenu par l'entéléchie dans la doctrine de Driesch, mais, nous l'avons vu, c'est historiquement à Dieu qu'il fut attribué. Néanmoins, la conception de Van Bertalanffy est tout aussi fautive en ce qu'elle postule, aussi bien ontogénétiqument que phylogénétiqument, une complexité et une capacité de régulation primitives qui s'amenuiseraient éventuellement avec le temps pour laisser place à une « mécanicisation » subséquente des organismes (Ibidem, p. 35). S'il ne se livrait pas à cet artifice, semblable à notre sens à l'intervention des forces vitales ou d'un créateur considérée d'un point de vue fonctionnel dans l'économie explicative des différentes doctrines, il serait contraint d'admettre une complexification par ajout dont on peut rendre compte par la pensée « analytico-sommative » qu'il juge insatisfaisante (Ibidem, p. 28-29). Le lecteur découvrira une autre critique de Bertalanffy chez Cunchillos (2013, section 8) pour lequel il n'existe que deux théories hiérarchiques : celle des unités de niveau d'intégration de son maître Cordón qu'il entend développer, et celle de Bertalanffy qu'il pense « stérile » en ceci qu'elle ne se distingue pas suffisamment du réductionnisme et laisse ouverte la question du nombre de niveaux hiérarchiques. Si nous louons la pensée systémique de Cunchillos comme l'approche intégrative de son mentor, il faut avouer que bon nombre de leurs conceptions nous disconviennent. En premier lieu, nous ne saurions accepter, en raison des positions que nous

chez Karl Popper l'expression d'un tel culte à mystères ? Lui qui discernait dans l'univers « l'émergence de réelles nouveautés⁸¹² » a consacré l'apparition de la conscience comme un phénomène « très vraisemblablement insoluble⁸¹³. » L'émergence, tout comme le vitalisme, est bien une religion à mystères et compte parmi ses fidèles Morgan qui va jusqu'à déclarer qu'il faut l'accueillir avec une forme de « piété⁸¹⁴ ».

La critique acerbe que nous venons d'asséner s'applique également aux variétés d'holisme dont la proximité avec le vitalisme a été remarquée par Mayr⁸¹⁵. Smuts et ses épigones plus ou moins confirmés⁸¹⁶ peuvent à bon droit être accusés de réintroduire *nolens volens* un « mysticisme caché » comme l'affirmait Kupiec⁸¹⁷. Le lecteur pourra juger cet étalage de reproches comme excessif, mais toujours est-il que même un savant admirateur de Bergson et ne cachant pas sa « sympathie⁸¹⁸ » pour l'émergentisme a produit une critique tout aussi dévastatrice. S'appuyant sur les définitions du Webster, Wright (1935b, p. 371 *sq.*) note que l'émergence recouvre une série de définitions irréconciliables et qu'il n'est en définitive qu'un concept antiscientifique qui nous « décourage de trouver de l'ordre » ; il nous conseille de remplacer le plus souvent la qualification d'émergent par celle de résultant, considérant par ailleurs que désigner les effets non additifs comme émergents est pour le moins insatisfaisant.

avons soutenues au chapitre II, que les entités composant la hiérarchie biologique constituent « des agents et que leurs actions sont contingentes » (Ibidem, s. 8), pas plus que nous soyons entrés dans « l'univers d'Épicure, dans lequel le futur, contingent, n'est pas prédictible » (Ibidem, section 15). Qui plus est, nous croyons qu'invoquer « l'indétermination quantique » et la tenir pour « nécessaire, mais non suffisante, dans le but d'expliquer la liberté humaine » (Ibidem, section 6) relève de l'imprudence et s'oppose à l'avis éclairé de Schrödinger (1936) derrière lequel nous nous sommes rangé. Enfin, il semble que Cunchillos et son mentor entretiennent une forme de pensée surannée en fixant les qualités essentielles de certains niveaux comme on le fit pour des grades, puisque le premier parle de « la nature de l'unité animale » dont on ne manquera pas de remarquer qu'elle informe de manière disproportionnée, avec l'idée de conscience qui lui est intimement associée, sa conception hiérarchique, ce qui est aussi vrai de Cordón qui déclara même que « la conscience – et la liberté qui en découle – est une propriété générale de la réalité qui se produit, avec sa modalité correspondante, à tous les niveaux d'intégration. » Le lecteur découvrira davantage la doctrine de ces auteurs en lisant Cunchillos (2014), ainsi que le site suivant qui est dédié à la pensée de Cordón et duquel nous avons tiré la précédente citation :

<https://faustinocordon.org/aportaciones-teoricas/los-limites-de-la-teoria-de-unidades-de-nivel-de-integracion>

⁸¹² Popper 1978, p. 352-353.

⁸¹³ Popper 1982, p. 27.

⁸¹⁴ L'idée que l'on devrait faire preuve de piété devant les phénomènes d'émergence est répétée à de nombreuses reprises, voir p. 8 et 12 ; elle est vraisemblablement inspirée par Alexander, cf. Morgan 1923, p. 4.

⁸¹⁵ Cf. Mayr 1982, p. 75. La jonction entre ces deux conceptions apparaît clairement dans la formule qui indique que « le tout est plus que la somme des parties ».

⁸¹⁶ Nous pensons notamment à Pichot (1980, p. 35) et Jantsch (1980, p. 246), ou encore Koestler (1978, partie III), et enfin pour la biologie comme la philosophie de l'esprit Thomas Nagel (1986 ; 2012).

⁸¹⁷ Cf. Kupiec 2008, p. 275. Pour le théoricien de l'hétéro-organisation, il existe même une proximité entre l'holisme et l'animisme ; la conception émergentiste qui ne propose pas de mécanisme s'apparente à de la « pensée magique » (Ibidem 2008, p. 143-144).

⁸¹⁸ Cf. Wright 1931, p. 154. Il affirme sa sympathie pour l'émergence et l'évolution créatrice, mais juge que ces conceptions n'ont pas leur place dans des publications scientifiques. Il semble donc qu'elles doivent rester des interprétations que l'on confine dans le domaine privé. Néanmoins, il faut dire que Wright (1935b, p. 373) semble admettre que l'apparition de la culture constitue bien une forme d'émergence authentique.

3.2. L'émergentisme, le caractère hiérarchique du vivant, et la multiréalisabilité

La fragilité des conceptions émergentistes étant démontrée, il convient d'expliquer leur endurance et tout particulièrement dans le champ de la biologie de l'évolution. Nous nous proposons ici d'éclairer cette étonnante longévité par le caractère éminemment hiérarchique du vivant et la multiréalisabilité de ses composants, qu'il s'agisse de processus ou d'entités.

3.2.1. Le caractère hiérarchique du vivant et l'émergence diachronique

Notre brève étude de l'émergence nous a permis de fixer que ce concept s'appliquait à des nouveautés qui surgissent à partir d'entités présentant en regard des émergents une sorte d'infériorité qui se décline de multiples manières : antériorité dans l'ordre chronologique, taille plus petite, plus grande simplicité. De toute évidence, la notion de progrès accomplit un jumelage entre l'émergentisme et l'évolution biologique, mais à bien considérer les entités non biologiques qu'intègrent les modèles stratifiés produits par Morgan ou encore Oppenheim et Putnam⁸¹⁹, on y verra bien plutôt un *aggiornamento* de l'antique échelle des êtres étudiée par Lovejoy (1936), si ce n'est un panoptique de l'évolution cosmique. Quoi qu'il en soit, les modèles hiérarchiques du cosmos firent florès au XX^e siècle, avec des productions émanant de non-biologistes – nous pensons notamment aux holons et l'holarchie de Koestler (1978, p. 28-29), ou de biologistes à l'instar des intégrons émergents de Jacob (1970, p. 320 *sq.*) qui s'emboîtent les uns dans les autres à la manière des poupées russes. Gould s'est d'ailleurs imposé comme le promoteur incontournable d'une restructuration de la théorie de l'évolution selon une conception hiérarchique⁸²⁰. La littérature est presque saturée d'instances de la représentation hiérarchique et l'on conçoit bien avec Pattee (1973) que « tous les problèmes d'émergence sont en fait des problèmes d'organisation hiérarchique⁸²¹. » Il nous faut maintenant analyser cette hiérarchie biologique, ce que nous ne pourrions pas faire de manière exhaustive. Nous noterons cependant avec Mayr (1982, p. 74) qu'il existe des « hiérarchies

⁸¹⁹ Cf. Oppenheim et Putnam 1958, p. 9. Kim (2005, p. 63-68) offre une discussion critique de ce modèle multi-niveaux et celui de Morgan. Il considère d'une part qu'ils ne devraient pas avoir « force d'ontologie » pour s'appliquer plutôt à nos représentations, et d'autre part qu'on ne peut les prendre pour de simples séries de progression croissante étant donné qu'un niveau dit supérieur n'émerge pas forcément d'un niveau inférieur, c'est le cas des animaux vis-à-vis des plantes dans le modèle de Morgan. Enfin, il remarque que certains niveaux peuvent apparaître de multiples manières, ce que nous nous proposons justement de discuter dans cette question.

⁸²⁰ E.g. Gould 1980a ; 1980b ; Vrba et Gould 1986 ; Gould et Lloyd 1999 ; Gould 2002.

⁸²¹ Pattee 1973, cité par Mayr 1982, p. 74.

constitutives » à l'intérieur des organismes⁸²² et des hiérarchies agrégatives qui indiquent soit des groupes d'organismes sans préjuger de leur degré de filiation, soit des classifications supra-individuelles comme le système linnéen que l'on se figure par un ensemble de groupes emboîtés⁸²³. Ces catégories sont actuellement présentes de telle sorte qu'on peut les étudier du point de vue synchronique, mais elles résultent aussi d'un développement qui s'exécute selon une double temporalité, celle des individus et celle des temps géologiques, permettant que l'on puisse les analyser d'un point de vue diachronique. Or, ces catégories sont appréhendées dans la vie de tous les jours selon une approche synchronique et macroscopique qui ne nous laisse pas saisir d'emblée la série de réorganisation subie par les éléments microscopiques qui les composent. Ainsi, nous sommes inconsciemment enclins à préférer une causalité descendante qui s'oppose au réductionnisme. Prenons un exemple pour mieux nous faire comprendre. Nous indiquons dans une note que Camus (1942) avait raison d'élever le suicide au rang des problèmes philosophiques fondamentaux. Contre un instinct de conservation inscrit dans notre organisme et soutenu par notre environnement social, l'acte du désespéré semble incarner de manière éclatante le pouvoir de l'esprit sur la matière et par cela une causalité descendante en vertu de laquelle un état mental dégradé puisse commander à la chaîne des organes, tissus, cellules, molécules et atomes, les gestes qui précipiteront le malheureux vers sa fin tragique. Mais que se passe-t-il quand on regarde les choses d'un point de vue diachronique ? Pour rendre compte du mouvement de l'ensemble des structures microscopiques appartenant à cet organisme en partant des lois des niveaux fondamentaux, nous sommes contraints de rembobiner deux fois le film de la vie, mettant bout à bout l'histoire globale des organismes et celle de la personne. Il y a là une infinie suite de reconfiguration physique des éléments qui revêt une signification informationnelle au sens d'une contrainte formatrice : les atomes et les molécules étaient forcés d'occuper tel espace et de produire tel mouvement. Cette information est certes perceptible quand nous pensons à l'ADN ou au substrat neurologique de la mémoire, mais il faut l'entendre dans un sens plus général. Quand on essaie d'élucider l'existence et le comportement d'entités appartenant à un haut niveau de la hiérarchie organisationnelle d'un point de vue synchronique, la réduction semble effectivement inaccessible en raison de la formidable *compression* qu'a subie l'information qui l'aurait rendue autrement disponible. De cela, même un partisan subtil d'une

⁸²² Ce sont donc les molécules, organites, cellules, tissus, organes, etc.

⁸²³ Bien que la phylogénétique ait bouleversé nos pratiques en matière de classification, la taxinomie en groupes emboîtés reste en usage, incluant désormais de nombreux rangs hiérarchiques qui n'existaient pas du temps de Linné. On trouve désormais en partant du plus bas : sous-espèce ; espèce ; genre ; famille, ordre ; classe ; embranchement ou phylum ; règne ; domaine, et ce sans compter des niveaux intermédiaires que l'on construit à l'aide des mots latins *infra* et *super*, et d'autres que nous n'avons pas cités.

position antiréductionniste garantissant l'autonomie de sa discipline en convient et nous n'avons pas trouvé mieux que Durkheim pour l'illustrer :

Il est vrai que, de l'aveu de Comte, il est impossible d'appliquer cette méthode déductive aux périodes plus avancées de l'évolution. Seulement cette impossibilité est purement pratique. Elle tient à ce que la distance entre le point de départ et le point d'arrivée devient trop considérable pour que l'esprit humain, s'il entreprenait de le parcourir sans guide, ne risquât pas de s'égarer⁸²⁴.

Pour conclure cette section, nous dirions que l'émergence diachronique, bien comprise comme un synonyme de l'évolution cosmique, semble démystifiée au point de n'être plus que « le symétrique inverse du réductionnisme⁸²⁵ ». C'est ainsi que l'intelligibilité d'une analyse réductive est restaurée et que l'unité de la science devient une hypothèse « crédible » et « justifiée » comme le considéraient Oppenheim et Putnam (1958, p. 28). Penser autrement reviendrait à nier la réalité de cette histoire et accepter des pis-aller explicatifs comme le vitalisme, l'holisme et l'émergence radicale.

3.2.2. La multiréalisabilité comme obstacle à la réduction

À en croire nos récents développements, rien ne s'oppose véritablement à la réduction des phénomènes biologiques, si ce n'est la « raison pratique » que mentionnait pour nous le sociologue français et qui traduit seulement la complexité mirobolante d'une telle entreprise. La « flèche de l'explication pointe vers le bas » nous dit Pross⁸²⁶ et ceux qui sont décidés à la suivre ne doivent pas craindre de se perdre dans un réductionnisme qui nous enfermerait, à en

⁸²⁴ Durkheim 1895, chapitre V, section 2, p. 98. Comme nous le disions dans le corps du texte, Durkheim est farouchement antiréductionniste, voici d'ailleurs deux extraits pour se convaincre de la proximité de ses thèses avec celles des émergentistes que nous avons présentées : « En effet, il est bien certain qu'il n'y a dans la cellule vivante que des molécules de matière brute. Seulement, ils y sont associés et c'est cette association qui est la cause de ces phénomènes nouveaux qui caractérisent la vie et dont il est impossible de retrouver même le germe dans aucun des éléments associés. C'est qu'un tout n'est pas identique à la somme de ses parties, il est quelque chose d'autre et dont les propriétés diffèrent de celles que présentent les parties dont il est composé. L'association n'est pas, comme on l'a cru quelquefois, un phénomène, par soi-même, infécond, qui consiste simplement à mettre en rapports extérieurs des faits acquis et des propriétés constituées. N'est-elle pas, au contraire, la source de toutes les nouveautés qui se sont successivement produites au cours de l'évolution générale des choses ? (Ibidem, p. 102) ; « En un mot, il y a entre la psychologie et la sociologie la même solution de continuité qu'entre la biologie et les sciences physico-chimiques. Par conséquent, toutes les fois qu'un phénomène social est directement expliqué par un phénomène psychique, on peut être assuré que l'explication est fautive. » (Ibidem, p. 103). Ainsi, il défend l'autonomie de sa discipline (Ibidem, p. 143), mais pense que l'on peut seulement dériver l'ordre social de celui qui le précède (p. 104), ce qui est évidemment intenable d'un point de vue diachronique.

⁸²⁵ Pour reprendre la formule d'Andler *et al.* 2002, p. 947.

⁸²⁶ Pross 2011, p. 4. Il faisait alors référence à Weinberg (1992) sans autre précision. Quoiqu'il en soit, le lecteur intéressé pourra lire une défense du réductionnisme par le prix Nobel de physique en consultant les chapitres II et III, ou plus précisément la page 20.

croire Popper (1982, p. 135), dans « une série de question sans fin ». Néanmoins ce danger, ainsi que l'inconfort que nous remarquons, ne constitue pas l'unique obstacle à la réduction. Il en existe un autre qui mérite toute notre attention et qu'un travail préparatoire sur ce concept saura révéler. Avec Mayr (1982, p. 69 *sqq.*), on peut identifier trois types de réductionnisme. Le premier, constitutif, porte sur la composition et non l'organisation des entités biologiques et ne pose pas de problèmes. Ernst Mayr affirme que la « composition matérielle » n'est pas différente de celle que l'on trouve dans des entités non vivantes, ce qui est vrai dans une certaine mesure. Il a cependant raison de soutenir que les phénomènes biologiques ne sont pas en « conflit avec les processus physico-chimiques en vigueur dans les atomes et les molécules. » Ainsi, la différence entre matière organique et inerte « ne porte pas sur la substance » dont sont faits les organismes, mais leurs structures moléculaires et supramoléculaires, autrement dit leur organisation. Le second, dit explicatif, porte sur la nécessité de décomposer un système et d'en étudier les parties pour véritablement le comprendre. En biologie, cela revient bien souvent à prendre la molécule comme niveau d'origine. Ainsi, le réductionnisme explicatif pourrait accepter ce slogan : « Toute la biologie moléculaire est la biologie⁸²⁷. » C'est là une position extrême que le biologiste d'origine allemande ne soutient pas, considérant que ce réductionnisme peut s'avérer tout aussi bénéfique que limité. Enfin la troisième forme de réductionnisme, qualifiée de théorique, prévoit que l'on puisse « montrer que des théories et des lois, formulées dans un domaine scientifique donné (généralement un domaine plus complexe ou élevé dans la hiérarchie), représentent des cas particuliers de théories et de lois formulées dans un autre domaine de la science » (Ibidem, p. 71). Discutant du tandem formé par la biologie et la physique, Mayr considère que la réduction de la première à cette dernière implique la traduction et la « déduction » de toutes les lois et concepts que comporte la science du vivant. C'est là une référence implicite aux conceptions de Nagel sur la traduction des énoncés et la dérivabilité des contenus théoriques⁸²⁸. Poursuivant son analyse, Mayr (Ibidem, p. 72) juge que le réductionnisme théorique est « faux » puisqu'il nous fait confondre les « processus » qui sont bien réductibles avec des « concepts » qui ne pourraient l'être ; il serait d'ailleurs pernicieux de vouloir traduire des notions comme « L'espèce, la compétition, le territoire, la migration et l'hibernation » qui reçoivent leur signification en fonction des « cadres conceptuels » dans

⁸²⁷ Mayr 1982, p. 70.

⁸²⁸ Ernst Nagel a cependant été cité quelques pages en amont, mais sans références précises. Pour plus de détails, voir Nagel 1961, p. 346-347. Une présentation de ces deux conditions de réductibilité est donnée par Gayon (1995, p. 122) : « 1) “Condition de connectabilité” soit la possibilité de définir (traduire) une théorie dans les termes d'une deuxième. 2) “Condition de dérivabilité” les lois et les théorèmes de la théorie la moins inclusive peuvent être dérivées de la théorie la plus inclusive. »

lesquels on les mobilise. Il n’y aurait d’ailleurs aucun bénéfice à les transposer de force dans le langage de la physique. Ce serait là une approche stérile qui n’aboutit « rarement, voire jamais [...] à quelque progrès ». Ernst Mayr couvre le réductionnisme théorique d’un amas de qualifications dépréciatives, tant et si bien que l’on s’attend à lire dans les prochaines lignes la formule que Pascal réserva naguère à Descartes : le réductionnisme théorique est « inutile, et incertain », ce qui n’aurait pas manqué d’être à-propos⁸²⁹.

Mayr a peut-être raison quand il affirme qu’il n’y a pas d’intérêt à réduire des contenus théoriques aussi spécifiques que les « parades nuptiales » à des contenus observationnels aisément transcriposables dans le langage de la physique. Mais cette concession ne doit pas occulter le fait que d’autres concepts – e.g. le territoire, la compétition, la migration – gagneraient à être convertis dans ce même langage si l’on entend construire une simulation informatique à même d’intégrer et de prédire les effets d’un changement survenant dans l’environnement physique *lato sensu*. Soutenir cette vertu particulière du réductionnisme théorique ne revient pas à nier la composante psychologique de l’explication que nous avons d’ailleurs acceptée comme une critique valide du modèle D-N (cf. chapitre I). Hempel ne l’ignorait pas lui-même puisque c’est par la double reconnaissance de cette composante et de la « fertilité heuristique⁸³⁰ » des termes théoriques qu’il concluait son dilemme du théoricien (1958 ; 1965) portant sur leur indispensabilité. Toujours est-il que la conception hempélienne de la prédiction entretient une « affinité élective⁸³¹ » avec l’allégorie d’un savant omniscient – cf. le génie de Laplace en 2.1.1 – qui ne souffre pas des limitations du commun des mortels. En d’autres termes, il n’a que faire des vertus que nous accordons à certains concepts théoriques de notre point de vue humain, trop humain. Comme l’a justement formulé Vorms, la prédiction hempélienne s’apparente à « un pur calcul, non compris, que pourrait faire un ordinateur⁸³² ». Et c’est pour cela que nous avons besoin de traduction afin que nos machines puissent non seulement calculer l’évolution dans son arrière-plan physique et en déchiffrer les conséquences sur les entités biologiques – l’inverse étant aussi important –, mais surtout pour

⁸²⁹ Pascal [1963], voir le fragment 887. Le fragment 84 permet de saisir pourquoi cette référence aurait été adaptée dans le cas présent : « Il faut dire en gros : cela se fait par figure et mouvement. Car cela est vrai, mais de dire quels et composer la machine, cela est ridicule. Car cela est inutile et incertain et pénible. Et quand cela serait vrai, nous n’estimons pas que toute la philosophie vaille une heure de peine. » Sur les interprétations de cette formule et ses multiples versions, voir Pompey 2019 et secondairement Magnard 1991.

⁸³⁰ « Mais si nous reconnaissons qu’une théorie satisfaisante devrait également fournir des possibilités d’induction servant à la fois pour l’explication et la prédiction et qu’elle devrait viser une économie systématique et une fertilité heuristique, alors il est clair que les formulations théoriques ne peuvent pas être remplacées par des expressions en termes d’observables seulement ». Hempel 1965, p. 222. À ce propos, la citation de Hempel que commente Vorms (2009, p. 205) est tout aussi, si ce n’est davantage, éclairante.

⁸³¹ Nous empruntons cette formule à Weber 1905, p. 83.

⁸³² Vorms 2009, p. 205.

nous les signaler et donc les représenter (cf. 3.3). Cela, nous l'avons compris à la lecture de la thèse de Vorms. Partant d'une réflexion générale sur la nature des théories scientifiques et d'études de cas en mécanique classique et génétique, son enquête aboutit à la résorption de l'unité apparente de cette notion que soutenait la conception syntaxique, pour lui substituer la notion de « version⁸³³ » qui prend davantage en considération la manière dont les individus manipulent et transforment le contenu de la théorie en fonction de leurs capacités comme de leurs besoins. La notion de version est complétée par celle de format qui témoigne des modalités de la représentation des éléments de la théorie, ainsi que de leur productivité différentielle. Il y a là deux impensés pour le problème qui nous occupe. Premièrement, il n'est pas difficile de questionner la pertinence de la notion de version quand il ne s'agit plus de l'appliquer à une seule théorie mais une conjonction de théories, comme c'est le cas pour l'évolution cosmique. On retrouve ici le problème d'une dispersion contreproductive que nous considérons à propos de la modélisation. Admettre qu'il existe « autant de modes d'emploi⁸³⁴ » que d'agents, cela revient au mieux à nier la possibilité d'une transdisciplinarité effective, au pis dégrader la communauté scientifique en une tour de Babel. Deuxièmement, nous avons admis une antinomie entre la prédiction hempélienne comme calcul et la représentation fonctionnelle des résultats de ce calcul. Marion Vorms reconnaît volontiers qu'un ordinateur, ou plutôt la suite de calculs qu'il effectue, n'est pas tel quel un outil de représentation⁸³⁵, mais ce n'est que secondairement qu'il peut le devenir. Or, le calcul, qu'il soit accompli par un humain compétent ou une machine, incarne précisément un idéal d'objectivité excluant les différences d'interprétation qui dérivent des dimensions cognitive et psychologique de l'activité théorique. On pourrait alors imaginer une théorie prédictive de l'évolution qui se condense en une longue suite d'équations représentant le monde en devenir. Il y aurait certes là quelque chose d'incompréhensible pour le commun des mortels, à moins d'en produire quelques équivalences dans le langage observationnel. Aurions-nous la garantie de tenir enfin une représentation débarrassée de tout élément psychologique ou cognitif ? Ou serions-nous

⁸³³ « C'est afin de rendre compte de la dimension cognitive de cette activité que j'ai proposé la notion de version. La version d'un agent, c'est, comme je l'ai souligné au début de ce travail, la théorie pour l'agent, la théorie en tant qu'elle est comprise et utilisée par cet agent. » Vorms 2009, p. 546.

⁸³⁴ Ibidem, p. 548.

⁸³⁵ « Un ordinateur qui, si on y entre certaines données, fournit des résultats justes à propos, par exemple, du temps qu'il fera demain, n'est pas un outil théorique, parce qu'il n'est pas un outil de représentation. Le mécanisme qu'il met en œuvre pour accomplir son calcul n'est pas conceptuel ; ce calcul n'est pas effectué en vertu d'une hypothèse générale à propos des phénomènes. Autrement dit, on n'appellera pas « théorie » un simple instrument de calcul parce qu'on attend d'une théorie qu'elle nous dise quelque chose à propos des phénomènes. Une théorie est donc, de façon indissociable, un discours sur le monde et un instrument de calcul. » Vorms 2009, p. 2-3. Toutefois, on ne peut pas affirmer que l'applicabilité de ses thèses à l'informatique ou plus généralement aux mathématiques constitue un véritable angle mort de son travail de recherche, puisqu'il s'agit de questions qu'elle a envisagées, voir par exemple p. 13 et p. 197 *sq.*

en présence d'une « version » de la théorie de l'évolution spécialement formatée en vue de prédire ? À ces questions, la conception de Vorms ne peut apporter de réponses fermes et définitives justement parce qu'elle accrédite l'impossibilité de séparer ce qui relève de « différences épistémiques objectives » et d'autres d'ordre « psychologique ou cognitive⁸³⁶ ». Il est d'ailleurs tout à fait remarquable que Vorms ait choisi le mot de version alors même que l'un de ses sens signifie justement traduction. En lectrice assidue de Duhem, elle n'ignore pas que la traduction requiert une interprétation qui paraît justifier l'emploi qu'elle fait de ce mot, mais c'est là une « trahison⁸³⁷ » fort limitée puisqu'elle invite plutôt à considérer l'existence d'un substrat de signification que l'on peut communiquer.

Notre hypothèse est donc que la conception syntaxique se révèle supérieure pour le projet transdisciplinaire et prédictif que nous visons. Cela étant dit, notre propos n'est pas de nier que la notion de version est un outil fécond pour accroître notre intelligence de l'activité théorique telle qu'elle s'effectue en pratique et non telle qu'elle est reconstruite par les épistémologues. Pourtant, les difficultés que nous soulevons ne pourront se résoudre simplement par l'édification d'une version optimisée de la théorie de l'évolution pour la prédiction au sens de Vorms. Une telle reconfiguration ne peut être le fait d'un agent mais d'une communauté coordonnée car sa réalisation excède bien les capacités computationnelles d'un individu ; le mélange de représentations idiosyncrasiques qu'il pourrait former à cet égard sera si déséquilibré qu'il se révélera presque incommunicable. En conséquence, il nous faut un langage commun et une théorie au sens fort, ce qui n'exclut pas que des personnes se l'approprient d'une manière qui leur est propre. Nous avons besoin que les machines traduisent à partir de ce langage commun les concepts de différentes disciplines afin de produire des prédictions sur le futur de la vie.

Nous y reviendrons. Pour l'instant, il faut poursuivre l'effort portant sur la traduction de termes théoriques dont la polysémie est indiscutable, comme la compétition, la migration, l'espèce, la sélection, etc. Or, pour bon nombre de ces termes, la réduction explicative semble plus facile que pour d'autres. C'est évident dans le cas des migrations si l'on traduit ce

⁸³⁶ « Cependant, ici encore, la prise en compte des processus inférentiels que la manipulation de différentes représentations exige de la part des agents m'a conduite à constater que la frontière entre une différence épistémique objective, valant pour tous les agents, et une différence cognitive ou psychologique, en vertu de laquelle deux agents n'emploient pas la même représentation de la même manière, ne peut pas être fixée de manière précise. » Vorms 2009, p. 548.

⁸³⁷ « ...qui traduit trahit, *traddutore traditore* ; il n'y a jamais adéquation complète entre les deux textes qu'une version fait correspondre l'un à l'autre. » Duhem 1906, partie 2, ch. 3. En dehors des problèmes relatifs à la précision des valeurs et plus largement à l'utilisation de l'outil mathématique, nous récusons qu'il existe une « infinité de faits théoriques différents [qui] peuvent être pris pour la traduction d'un même fait pratique ».

concept par un ensemble de mouvements coordonnés de structures physiques plus ou moins stables. Ce faisant, nous n'aurions là qu'une traduction incomplète, car processuelle comme le remarquait Mayr, et il faut bien que son rapport aux autres concepts soit aussi défini en termes d'événements physiques ou de contenus observationnels représentables notamment par un support informatique. Le caractère vague des concepts est évidemment problématique, sans être insurmontable. Un travail de clarification est continuellement entrepris par de nombreux savants et nous tâcherons d'y apporter notre contribution (cf. chapitre VI). Si l'on admet cela, la réduction dans le cadre d'une explication des phénomènes biologiques ne semble pas poser, outre sa complexité, de problèmes rédhibitoires. À l'inverse, leur prédiction et donc leur représentation à partir de leur traduction physique est plus délicate en ce que l'ordinateur – ou le calculateur humain – devrait par avance connaître toutes les formes physiques qui peuvent justement entrer dans les ensembles formés par chaque concept biologique. Il existe donc une asymétrie entre la prédiction et l'explication ; elle se rapporte à la production de pontages interthéoriques. Ainsi, c'est la conjonction de l'imprécision et de la multiréalisabilité des contenus théoriques de la biologie qui grève l'effort de traduction, parce qu'elle brouille la correspondance entre les termes théoriques et observationnels que l'on peut ramener à des phénomènes physiques. L'émergence se conçoit bien comme une incapacité à « traduire le prédicat » (Kistler 2006b, p. 233) puisque la relation entre la base d'émergence et l'émergent n'est pas toujours comparable à une application injective ; elle nous semble davantage surjective comme le remarquent également Gargaud et Lecointre⁸³⁸.

Ici, l'analogie avec la théories des ensembles nous permet de visualiser à peu de frais l'écart entre l'explication et la prédiction. En effet, la réduction explicative présuppose que la propriété émergente – ou l'élément de l'ensemble d'arrivée – soit déjà connue, ce qui, nous le notions avec Morgan, rend possible la prédiction dans le cas d'une répétition ou en biologie d'une convergence, tandis qu'il n'en va pas de même pour une prédiction partant d'un bas niveau organisationnel, et pour laquelle on ignore la nature des propriétés de haut niveau qui lui sont associées. Cela nous permet de soutenir avec Max Kistler (2006b, p. 53) qu'il est « erroné de conclure, comme le font les défenseurs du physicalisme antiréductionniste, de la multiréalisabilité à l'irréductibilité. » Cependant, Kistler discutait alors de la température dans le cadre de la thermodynamique, soit une discipline qui nous offre des lois universelles préservant la symétrie que prévoit le modèle déductif-nomologique. Il n'en va pas de même

⁸³⁸ Cf. Gargaud et Lecointre 2013, p. 480-481. On peut dire que la survenance selon Kim est une injection si la totalité des états de haut niveau n'est pas réalisée dans la nature, dans le cas contraire il s'agira d'une bijection.

quand on s'intéresse aux fonctions biologiques. Comme l'a remarquablement compris Marie-Claude Lorne (2004, p. 8-10), l'analyse fonctionnelle représente un point aveugle de la théorie hempélienne car la multiréalisabilité y est si prégnante qu'elle court-circuite la production d'inférences déductives. En effet, la biologie abonde d'entités et de processus qui sont multiréalisables, ce qui nuit à l'effort prédictif⁸³⁹. La possible déconnexion dans la relation structure-fonction est au cœur de ce problème et s'applique à différents phénomènes et entités qui pourront être qualifiés d'émergents pour cette raison, comme c'est le cas des innovations évolutives⁸⁴⁰, des convergences, des niches écologiques⁸⁴¹, mais encore des molécules de reconnaissance et des appareils sensoriels⁸⁴².

3.2.3. L'émergence et la sélection naturelle

Au-delà des maigres exemples que nous venons d'évoquer, notre discussion du concept kantien de contingence exprimé dans la troisième *Critique* nous a suggéré l'existence d'une propriété multiréalisable par excellence. Il s'agit de la viabilité. Si nous nous refusons d'affirmer par manque de preuve qu'« être en vie est indifférent au substrat⁸⁴³ », le fait est que nous avons entretenu l'idée que cette propriété admettait en regard des lois fondamentales de la physique une infinité de formes possibles. À cet infini se superpose celui de la viabilité différentielle qui est fonction de l'environnement et des espèces qu'on y trouve. Il y a donc tout lieu d'associer la problématique de la multiréalisabilité et de l'émergence à la sélection naturelle. Une connexion que Philippe Huneman n'a pas manqué d'établir et de commenter :

L'excès sur les lois, alors même que la scientificité exige que toute la nature puisse être conçue sous des lois, voilà qui indique pour longtemps le problème épistémologique singulier que pose la biologie naissante. On tiendra pour preuve de la persistance du problème l'emploi récurrent du concept de *supervenience* dans la philosophie contemporaine de la biologie, pour dire que le propre des prédicats biologiques est de venir en sus de la description physique et de ses catégories, sans toutefois de posséder d'efficacité causale évidente ni de qualification ontologique qui lui soit propre. Il se pourrait même que la sélection naturelle, cœur de la théorie biologique aujourd'hui,

⁸³⁹ Sur ce point, voir par exemple Mayr (1988, p. 19) où il traite de la multiréalisabilité comme obstacle à la prédiction, mais aussi Sober 1999, p. 544 *sq.*

⁸⁴⁰ On trouvera des nouveautés évolutives qualifiées d'émergentes, de multiréalisables et d'imprédictibles chez Mayr 1960, p. 374-375 ; Myers et Knoll 2001, p. 5389, mais aussi Müller et Newman 2005.

⁸⁴¹ Sober (1984, p. 84) qualifie de survenant des propriétés telles que le fait d'être une proie ou un prédateur.

⁸⁴² Ce sont là des exemples donnés par Kistler 2006b.

⁸⁴³ Sterelny et Griffiths 1999, p. 361.

requière d'être conçue comme survenant en excès sur les lois de la nature, en étant porteuse d'un type spécifique de légalité⁸⁴⁴.

Cette intuition à propos de la sélection naturelle est renouvelée dans l'un des derniers mouvements d'une conclusion lourde de sens :

La difficulté épistémologique majeure que sa connaissance [l'ordre du vivant, NDA] présente aujourd'hui, difficulté que concentre le principe de sélection naturelle, est *la conjonction d'une intelligibilité nomothétique et d'une intelligibilité historique* : en ce sens, les sciences de la vie héritent bien de cette problématique de la compatibilité et de l'articulation de schémas explicatifs distincts, qui fut l'horizon épistémologique de la 3ème critique kantienne, et commandait son approche de l'analytique du schème de l'organisme alors en constitution⁸⁴⁵.

Nous ne saurions trop insister sur l'importance de cette réflexion pour la suite de notre enquête. Si le principe de sélection naturelle condense cette « difficulté », c'est justement parce qu'il nous offre d'établir la « conjonction » des lois et de l'histoire ; qu'il peut « articuler » ces « schémas explicatifs », comme il peut nous faire saisir leur disjonction ; disjonction qui ne peut être que partielle dans la mesure où la survenance des propriétés biologiques ne saurait enfreindre les lois physiques. Nous y voyons un encouragement pour reconceptualiser la sélection naturelle de telle sorte qu'elle parachève cette « conjonction » incomplète et qu'elle articule au mieux différents niveaux d'intelligibilité du changement, non plus seulement à des fins explicatives, mais désormais prédictives.

Un même raisonnement s'applique aux concepts d'adaptation et de *fitness* en tant que résultats de la sélection naturelle. En effet, nombreux sont les auteurs qui ont remarqué que l'adjectif survenant ou émergent qualifiait adéquatement la *fitness*, que celle-ci exprime une quantité spécifiée telle que la durée de vie ou le nombre de descendants, ou qu'elle figure comme un élément non défini de la théorie⁸⁴⁶. Ainsi, la *fitness* se présente à nous comme un produit, une synthèse entre un environnement et un organisme. Mais reprenant notre fil d'Ariane de la thèse de la symétrie, il nous faut noter que cette synthèse est pour le moins ambiguë. Contre une *fitness* que l'on saisit immédiatement comme explicative par le

⁸⁴⁴ Huneman 2008a, p. 427.

⁸⁴⁵ Ibidem, p. 429, nous soulignons l'extrait qui nous semble le plus décisif.

⁸⁴⁶ Citons notamment Beatty (1995, p. 57) qui remarque sa multiréalisabilité ou Sober (1984, p. 48) qui la conçoit comme survenante, ce qui signifie pour lui que l'on ne peut l'identifier à une quelconque « propriété physique ». Il soutient ainsi une position lui permettant de rejeter à la fois le réductionnisme et le vitalisme. Quant à Godfrey-Smith et Rosenberg, ils associent bien la survenance à la *fitness*, mais divergent quant à savoir sur quelle base physique s'effectue ce surgissement. Pour Rosenberg (1994, p. 149), il s'agit de l'ensemble formé par « l'organisme et son environnement », tandis que chez Godfrey-Smith (2009, p. 54), la *fitness* s'explique toujours par le jeu combiné d'un environnement et des particularités des organismes, mais il relie préférentiellement l'idée de survenance à la part de la *fitness* qui s'enracine dans leurs caractéristiques intrinsèques, ce qu'il désigne par le paramètre *S*, établissant par là une double référence aux coefficients de sélection notés *s* et à l'idée de survenance.

paramètre S de Godfrey-Smith, il s'en trouve pour la considérer prédictive – sous des conditions que nous ne préciserons pas ici –, mais non rétrodictive. Une telle opinion est défendue par Sober (1984, p. 136) pour qui on ne peut pas toujours extraire des valeurs numériques servant à sa mesure (e.g. le nombre d'enfants, l'espérance de vie) une explication. En somme, c'est comme si en présence d'une opération mathématique, on pouvait prédire le résultat à partir des valeurs qu'on intègre dans une formule, mais qu'il est impossible de retrouver ces mêmes valeurs en faisant le chemin inverse. Pour détourner un exemple célèbre (Kant 1781, p. 41), nous dirions qu'il est infiniment plus facile de produire la somme de $7 + 5$ que de deviner en présence de son résultat l'opération qui en fut à l'origine. Cependant rien n'interdit qu'une chance inouïe nous suggère que le nombre 12 a été obtenu par l'opération précédente, mais nous n'avons là en théorie qu'une chance sur l'infini. Cela n'appellerait pas d'autres commentaires, s'il n'y avait pas un parallèle plus profond à méditer. Nous n'aurions pas osé tirer Kant de son sommeil définitif pour qu'il nous apprenne à compter. Dérobons-nous devant la question du caractère *a priori* ou *a posteriori* des jugements mathématiques, afin de considérer uniquement qu'ils sont synthétiques pour le génie de Königsberg (Ibidem, p. 41), ce par quoi il faut comprendre qu'ils accroissent notre connaissance, alors que ce n'est nullement le cas des jugements analytiques qui « n'étendent pas du tout notre connaissance, mais seulement développent le concept que j'ai déjà et me le rendent intelligible à moi-même » (Ibidem, p. 38). Il est pour le moins intrigant qu'on découvre dans la littérature plus récente un conflit qui fasse écho à nos précédents développements. De manière schématique, nous nous contenterons ici de dire que la sélection naturelle et la *fitness* ont été vilipendées par certains savants en raison de leur présumée analyticité – il ne s'agirait donc que de tautologies –, tandis que d'autres leur associent un aspect synthétique étant donné l'additivité qui sous-tend leur caractère opérationnel. Cette idée de synthèse, nous la repérons avec Huneman dans l'idée de conjonction, mais si l'on y joint l'additivité, on la découvrira dans l'idée de résultante avec G.H. Lewes (1874) et la qualification de certains effets génétiques avec Sewall Wright (1935b). Pour Sober, ces deux appréciations sont imbriquées, car nous découvrirons qu'il qualifie la sélection naturelle de force résultante conjuguant de nombreuses lois des niveaux plus fondamentaux d'organisation de la matière. À ce propos, il déclara ceci :

Bien que la survenance exclue la théorie de l'évolution du paradis d'une loi-source universelle (physique) pour la sélection naturelle, elle ne condamne pas la théorie à un *traitement fragmentaire* et ad hoc de chaque population évoluant comme unique [...]. Il existe différents intermédiaires entre le paradis d'une part et l'enfer d'autre part. La

théorie de l'évolution fournit des théories générales sur la *fitness* en la reliant à d'autres propriétés survenantes⁸⁴⁷.

Que nous dit Sober en fin de compte ? D'une part, il semble affirmer que la sélection naturelle et la *fitness* ne sont pas en raison de leur caractère survenant semblables aux lois de la physique qui représentent sans doute le paradis précisément parce qu'elles sont des lois-sources de bas niveau pour lesquelles nous disposons d'élégantes équations mathématiques applicables universellement, ce qui d'un point de vue épistémique nous conduit aux Champs Élysées. D'autre part, il soutient que la *fitness* n'est pas une notion insulaire, radicalement émergente au point qu'on ne puisse la connecter avec d'autres propriétés et que l'on soit scientifiquement démuné à son sujet, ce qui serait l'enfer. Ainsi, il ne faut pas désespérer, car nous sommes au purgatoire ! Pour en sortir, notre thèse devra répondre aux nombreuses questions que ce chapitre a suscitées : de quelle manière faut-il connecter la *fitness* avec d'autres propriétés biologiques multiréalisables ? Dans quelle mesure peut-on réduire ou associer la *fitness* et ces autres propriétés à des variables physiques ? Sous quelles conditions la sélection naturelle et la *fitness* se rapportent-elles à une addition ? Que signifie le fait de les qualifier de résultantes ou d'émergentes ? Présentent-elles des pouvoirs causaux ou ne s'agit-il que d'épiphénomènes ? Cette longue liste nous indique qu'il nous reste un long chemin à parcourir pour nous approcher tel un Dante de notre Béatrice, mais dans cette marche nous avons un allié de poids, un meilleur guide que Virgile : le temps (cf. chapitre IX).

3.3. L'émergence computationnelle et la modélisation informatique de l'évolution

Dans cette section, nous scruterons l'état de l'art et les perspectives d'une modélisation informatique de l'évolution en les confrontant à ce qui se fait en climatologie, puis nous nous tournerons vers l'émergence computationnelle et le traitement du problème de la nouveauté dans les simulations informatiques de l'évolution.

3.3.1. La modélisation informatique de l'évolution : états de l'art et perspectives

Face à l'éventuel marasme d'une désunion de la science et la multiplication tous azimuts des modèles comme des versions, notre analyse nous fit privilégier une approche

⁸⁴⁷ Sober 1984, p. 51, nous soulignons l'expression « un traitement fragmentaire ».

réductionniste et donc unitaire de la science qui s'imposa comme le réquisit fondamental pour couler les fondations d'une tentative robuste de prédiction de l'évolution qui s'annonce, en dépit de ce que le réductionnisme peut laisser supposer à ses adversaires, hautement transdisciplinaire. Par conséquent, nous avons accepté que le langage commun d'un tel projet ne pourrait être que celui de la physique pour ce qui est de sa partie computationnelle, ce qui laisse ouvert la question de la conversion représentationnelle de ses résultats. En dehors des ordinaires tableaux, équations et autres graphiques, il est probable qu'une telle entreprise emprunte à l'immense catalogue de ressources constituées par et pour les jeux vidéoludiques afin de construire une interface visuelle de la morphologie des organismes à venir, de leurs interactions mutuelles, et plus largement de leur environnement. Idéalement, nous serions en possession d'une modélisation informatique de l'évolution à l'échelle planétaire. Pour qu'un tel fantasme se réalise, il faut que la thèse de Church-Turing-Deutsch soit vraie :

N'importe quel système physique [...] fini peut être parfaitement simulé par un modèle d'ordinateur universel utilisant des opérations mathématiques finies⁸⁴⁸.

Cette précision étant faite, il ne restera plus qu'à intégrer des données venant de nombreuses disciplines (physique-chimie, astrophysique, géologie et climatologie, biologie générale, etc.) par des fonctions calculables⁸⁴⁹ représentant avec un maximum de justesse les paramètres jugés les plus cruciaux. Il va sans dire qu'une telle modélisation ne sera pas d'entrée de jeu « réaliste », mais comme en climatologie, elle tendra vers davantage de fidélité et de portée au fur et à mesure qu'elle se trouvera raffinée par des avancées techniques diverses, l'intégration de nouvelles informations et la confrontation avec des modèles alternatifs. À ce propos, Les perfectionnements de la modélisation du climat sont aussi saisissants qu'encourageants. Le réalisme⁸⁵⁰ et la résolution spatiale des modèles se sont considérablement améliorés. De

⁸⁴⁸ Traduction simplifiée à partir de Deutsch 1985, p. 99. Comme nous l'avons suggéré dans une précédente note sur la précision et le réalisme de la modélisation, le temps, en tant que quantité infiniment divisible, soulève une aporie et nous ne saurions dire dans quelle mesure elle affecte la validité de la thèse que nous venons de citer. Mais s'il s'avère que ce n'est pas le cas, alors on pourra bien simuler une partie, qui est donc spatialement finie, de notre univers, à condition qu'il existe les outils mathématiques appropriés pour le faire. Sur la finitude des « opérations mathématiques », voir notamment Turing 1936, p. 231.

⁸⁴⁹ Le modèle d'ordinateur universel effectuant les calculs de la simulation est donné par la machine de Turing dont nous rappelions avec Deutsch (Ibidem, p. 99) que : « Toute 'fonction qui serait naturellement considérée comme calculable' peut être calculée par une machine de Turing universelle. » Ajoutons que toute fonction calculable peut être exécutée et résolue pour toute valeur par une machine de Turing qui s'arrête, mais cet arrêt peut ne pas survenir – c'est le problème de l'arrêt qui est indécidable selon Chaitin –, ou se produire dans un temps infiniment long, ce qui rendrait une telle fonction inutile dans le cadre d'un projet prédictif.

⁸⁵⁰ Depuis le premier rapport du GIEC (FAR, 1990) de nombreux paramètres ont été ajoutés aux phénomènes de convection atmosphérique, d'albédo et de dynamique des masses d'eaux océaniques, à savoir les aérosols (SAR de 1996) ; le cycle du carbone et la végétation dynamique (TAR de 2001) ; les réactions chimiques dans l'atmosphère ; la dynamique des glaces épicontinentales (AR 4 et AR5 de 2007 et 2013). FAR : *First Assessment Report* (premier rapport du GIEC), SAR : *Second Assessment Report* ; TAR : *Third Assessment Report*. Pour

mailles d'une largeur de 500 km en 1990 pour le premier rapport du GIEC (FAR), nous sommes passés à des mailles d'une largeur de 110 km en 2007 (AR4), et l'on prévoit même des mailles de taille kilométrique pour la météorologie à l'horizon 2024, ce qui nécessitera de manipuler une quantité impressionnante de données, de l'ordre de $8 \cdot 10^{19}$ octets (Schulthess *et al.* 2019, p. 34). Aussi, la puissance des ordinateurs et le temps de calcul se sont améliorés⁸⁵¹.

Ainsi, la climatologie progresse dans l'exécution de son projet prédictif, mais qu'en est-il de la biologie évolutive ? Pour répondre rapidement, nous dirions qu'il n'existe pas à l'instant où nous écrivons ces lignes d'équivalent en biologie à ce que produisent leurs confrères. Il ne s'agit pas tant de modéliser l'évolution que d'en simuler grossièrement certains aspects comme nous le verrons par la suite. Il faut cependant reconnaître les progrès majeurs qui ont été accomplis. Aux programmes relativement simples existant il y a quelques décennies, portant par exemple sur la modélisation de la morphologie des organismes⁸⁵², ou visant la simulation d'un mode d'évolution combinant ce qui s'apparente par une analogie discutable à des mutations et de la sélection⁸⁵³, se sont succédé des productions toujours plus ambitieuses. Cela dit, les conditions ne sont pas encore mûres pour que la biologie de l'évolution rivalise avec la climatologie et la météorologie. Les sciences du vivant présentent à cet égard un véritable retard qui ne peut s'élucider simplement par la quantité effarante de données à traiter (cf. 2.4.1). La complexité est double, avec en interne les limitations de la théorie de l'évolution vis-à-vis de la prédiction, et en externe la difficulté de constituer un super-modèle à l'intérieur duquel elle se trouve adéquatement couplée aux autres sciences de la nature ainsi qu'aux sciences humaines. Si la difficulté ne lui semble pas évidente, le lecteur pourra admettre à titre d'hypothèse un avenir dans lequel nous disposons de données robustes sur la quasi-totalité de la biosphère. Rien que pour enregistrer sur un support informatique l'ensemble des séquences nucléotidiques, il ne nous faudrait pas moins de 10^{21}

plus d'informations, nous renvoyons le lecteur au site du GIEC où il pourra consulter les anciens rapports en utilisant la commande de recherche : <https://www.ipcc.ch/languages-2/francais/>

⁸⁵¹ Pour s'en convaincre le lecteur pourra consulter le tableau 1 de Schulthess *et al.* (2019) et comparer ces données avec d'autres produites 18 ans dans le passé : *National Research Council* 2001, p. 53 *sqq.* On avait alors des simulations qui nécessitaient de l'ordre de $5 \cdot 10^{17}$ opérations en virgule flottante pour un modèle d'une portée d'un an avec des mailles standards. L'ordinateur sur laquelle est écrite cette thèse est d'ailleurs plus puissant que les superordinateurs servant en 2001 à la modélisation de la météorologie, mais il a ses défauts.

⁸⁵² Nous pensons notamment à Gould (1971) ou aux biomorphes de Dawkins (e.g. 1988, p. 201).

⁸⁵³ Voir par exemple le programme *Weasel* (belette) dans Dawkins 1986. Il s'agit de produire à partir d'une série de lettres un phrase concrète (*Methinks it is like a weasel*), ce qui vise à « simuler » le pouvoir cumulatif de la sélection agissant sur des mutations aléatoires (ici les changement de lettre). Ce programme s'inspire sans doute de l'hypothèse de singes tapant à la machine jusqu'à ce qu'ils produisent les livres des « bibliothèques les plus riches » selon Borel, ou encore de Shakespeare, voire *La Bible* dans d'autres versions. À ce sujet, voir Borel 1914, p. 164 *sqq.* pour « le mythe des singes dactylographes », et Wright 1968-1978, Tome 3, p. 443. Nous avons découvert cette dernière référence grâce à Miquel (1996) en section C1-2 de sa thèse.

superordinateurs⁸⁵⁴. Cette valeur monumentale n'est pourtant que la face émergée de l'iceberg, car d'autres machines devront s'ajouter, afin de non seulement stocker des informations sur le phénotype, le climat, la géologie, la géographie, et tant d'autres disciplines⁸⁵⁵, mais aussi les combiner par une formidable série de calculs. Si nous obligeons à la tâche le plus puissant superordinateur de l'année 2021 – le Fugaku –, et à la condition improbable qu'il soit épargné par les ravages du temps, notre machine n'aurait pas achevé de compiler ces données que l'univers prendrait fin⁸⁵⁶. Il ressemblera au Multivac d'Asimov (1956), mais l'on peut douter qu'il réponde à la question qui lui a été posée.

Face à ces obstacles qui semblent éloigner indéfiniment l'achèvement d'un programme prédictif intégral, un technophile optimiste fera valoir d'une part la promesse des ordinateurs quantiques et d'autre part l'intelligence artificielle et ses algorithmes auto-apprenants. On lui répondra que la capacité de calcul phénoménale que l'on prête à ces machines n'est pas encore exploitable et quand elle le sera, elle requerra toujours un travail en amont pour leur injecter des instructions judicieuses. Cela dit, il faut aussi répondre à ceux qui pensent que le problème de la prédiction peut se résoudre par le jeu d'algorithmes qui se corrigent eux-mêmes et que l'on pourrait implanter dans de puissants calculateurs recevant constamment des informations. La question est délicate et sa résolution dépasse de loin nos compétences. C'est pourquoi nous nous contenterons de commenter les opinions de deux savants à ce sujet. Avec sa théorie de la probabilité algorithmique, Solomonoff (1997a ; 1997b) pense pouvoir donner une solution pragmatique au problème de l'induction, et partant, de la prédiction. Son

⁸⁵⁴ Landenmark *et al.* 2015, p. 2/10.

⁸⁵⁵ Nous n'avons pas trouvé dans des articles revus par les pairs, des communications ou des livres, d'estimations de la quantité de données et de la puissance de calcul qui seraient nécessaires pour modéliser la biosphère en admettant peu ou pas de changements dans son voisinage cosmique. Si cela nous a échappé, nous le regrettons fortement. Quoi qu'il en soit, nous continuons de chercher à cette heure. En revanche, on trouve une multitude d'estimations pour le cerveau humain et l'univers, avec dans le premier cas des valeurs allant des téraoctets aux pétaoctets (pour une puissance de calcul de 10^{16} FLOPS), et dans le second une gamme de valeurs si large, que nous préférons la taire. Toujours est-il que l'on pourrait appliquer la limite de Bekenstein (1981) au problème qui nous occupe. Elle permet d'estimer la quantité d'information maximale qui serait requise pour décrire complètement une région finie de l'espace prenant la forme d'une sphère. La formule simplifiée est la suivante : $I \leq 2Rcm\pi / \hbar \ln 2$, où R est le rayon de la sphère, c la vitesse de la lumière dans le vide, m la masse de la sphère, \hbar la constante de Planck réduite qui vaut 1.05×10^{-34} kg/m²/s. Pour la Terre, avec une masse de $5.9 \cdot 10^{24}$ kg, et en prenant en compte dans le rayon l'atmosphère, soit $R = 6371 + 500 = 6871$ km, on obtient une valeur de $I \leq 10^{75}$ bits, mais il s'agirait là d'une planète irréallement isolée à la manière d'un village sous cloche.

⁸⁵⁶ Avec une puissance de calcul de 415 pétaflops, et dans le cadre d'une fin de l'univers par le *Big Rip* survenant hypothétiquement dans 22 milliards d'années, il lui faudrait, en acceptant une relation de linéarité entre la quantité de données à traiter et la puissance de calcul en FLOPS, résoudre pas moins de $2,8 \cdot 10^{35}$ opérations ($415 \cdot 10^{15} \cdot 22 \cdot 10^9 \cdot 3.15 \cdot 10^7$), ce qui représente une quantité d'informations très inférieure à notre hypothèse précédente, et bien qu'il s'agisse dans un cas de données et dans l'autre de calcul, on peut estimer que la quantité de calculs nécessaires à la modélisation prédictive d'un système donné est supérieure à celle requise pour simplement le représenter de manière parfaite. En cas de mort thermique de l'univers, c'est-à-dire dans plus de 10^{100} années, il pourra peut-être dans notre hypothèse irréaliste accomplir sa mission. Mais dans les deux cas, la Terre et ses habitants seront depuis bien longtemps disparus.

approche requiert une machine de Turing et fournirait au fur et à mesure qu'elle est employée des prédictions de plus en plus sûres, à l'aide un programme conçu pour reconnaître des régularités et s'auto-améliorer, et ce jusqu'à se rapprocher de manière asymptotique de la certitude d'un point de vue probabiliste. À l'écoute d'une présentation si engageante, le lecteur méfiant aura tôt fait de se demander s'il n'y a pas un prix exorbitant à payer pour voir à l'œuvre cet oracle. Après tout, on donnait bien des offrandes à la Pythie et autres « maîtres de vérité⁸⁵⁷ ». C'est là une intuition justifiée, car notre devin numérique se montre très gourmand et réclame de larges échantillons, voire une quantité époustouflante d'informations (Solomonoff 1997a, p. 75) et c'est seulement avec des ressources infinies que l'on obtiendra des probabilités de 0 ou de 1. Mais dans ce cas, la probabilité algorithmique deviendrait certainement incalculable suivant le sens que prend cette notion en informatique théorique. Par chance, il en existe une version plus faible appelée RBP⁸⁵⁸, mais ici encore on ne générera d'importants résultats qu'en gavant toujours plus l'algorithme (cf. Solomonoff 1997b, p. 6).

Un autre auteur mérite d'être mentionné pour ce qui est des algorithmes relatifs à l'apprentissage automatique. Il s'agit de Valiant. Celui-ci a produit le concept d'écorithme⁸⁵⁹ pour décrire le cas d'algorithmes qui apprennent de leur environnement et qu'il qualifie par un mélange de précaution et d'humour de *probablement approximativement correct* (PAC). Ils peuvent s'appliquer tout aussi bien aux humains qu'aux machines, mais aussi à l'évolution biologique. D'ailleurs, l'auteur reconnaît sans détour la réalité de cette évolution, mais il se montre critique vis-à-vis de la théorie darwinienne qu'il considère incapable de produire des prédictions quantitatives sur l'évolution de la complexité et son rythme d'apparition (cf. Valiant 2013, p. 17 et p. 98-99). Si nous reconnaissons sans contredit le caractère central du rythme de l'évolution, il nous semble regrettable qu'un énième savant vienne s'essayer à un sujet si compliqué sans proposer de pistes prometteuses, si ce n'est de véritables solutions. Si Dennett (1995, p. 50-51) concevait la sélection comme un algorithme, Valiant le dépasse en assimilant l'évolution tout entière à un algorithme de type PAC dont le but est d'apprendre à maximiser la capacité de survie, autrement dit la *fitness* (cf. Valiant 2013, p. 93). Cependant, il s'agit d'une version faible des algorithmes de type PAC dans la mesure où les rétroactions provenant de l'environnement ne sont pas directes et immédiates ; il faut prendre en compte le temps de génération ; les hypothèses ou solutions testées ne sont pas libres et dépendent de

⁸⁵⁷ Pour reprendre la formule de Marcel Detienne (1967) qui, précisons-le, ne s'applique pas uniquement aux devins, mais également aux aèdes et ceux qui sont chargés de rendre la justice.

⁸⁵⁸ *Resources bounded probability*, soit la probabilité limitée par les ressources.

⁸⁵⁹ Le lecteur en trouvera une définition dans l'introduction de son livre ou encore, pour une version plus concise, dans le glossaire (cf. Valiant 2013, p. 195).

l'étendue de la variation (Ibidem, p. 98-103). En d'autres termes, il ne dit rien d'autre que des générations de savants ont considéré avant lui et que nous serons amené à examiner par la suite, à savoir que l'évolution culturelle, ou encore l'évolution qui procède selon un mode lamarckien, présente moins de contraintes et se distingue par sa rapidité de l'évolution darwinienne⁸⁶⁰. De surcroît, l'auteur nous gratifie d'une équation qu'il s' imagine utile dans le cadre d'un algorithme prédictif. Il s'agit d'une fonction définissant la performance des organismes comme la somme, pour une variable x représentant un ensemble d'expériences, de la conjonction des sous-fonctions suivantes : f , soit la fonction qui spécifie la *fitness* idéale ; g , qui décrit la constitution du génome d'un organisme donné ; D , qui définit la probabilité qu'une expérience donnée se produise (Ibidem, p. 102). Mais ici encore, on pourra lui objecter qu'un tel modèle, s'il devait être implanté dans une machine pour servir un dessein prédictif, ne pourrait faire l'économie du problème que nous rencontrons chez Solomonoff. De fait, la machine doit apprendre à la fois des « expériences » faites dans le monde comme de ses « expériences » prédictives, qu'elles aient échouées ou qu'elles fussent couronnées de succès. Nonobstant la formidable efficacité des machines à venir, cet état de fait génère une limite forte du rythme auquel l'algorithme pourra progresser, car il doit suivre l'évolution en marche, que ce soit dans sa part biotique ou plus généralement dans l'évolution cosmique. Nous ne voulons pas nous montrer ironique en faisant remarquer que le problème du rythme s'impose à nouveau, mais nous aurions préféré davantage de développements d'un auteur qui ne prend pas la peine de profiter de l'expérience des évolutionnistes et choisit de s'en tenir à une littérature quasi-minimaliste qu'il ne s'approprie qu'approximativement⁸⁶¹. Ce savant ne manque pas de mots durs pour qualifier les simulations informatiques de l'évolution : elles furent « décevantes » et si l'on voit en elles une manière de représenter l'évolution par sélection naturelle et d'en augmenter notre intelligence, il y a là un « échec » que l'on ne peut « ignorer » (Ibidem, p 18). D'une part, et nous aurons à cœur de le démontrer dans ce qui suit, elles s'avèrent en fait riches d'enseignement pour celui qui se donne la peine de les explorer⁸⁶². C'est d'ailleurs une opinion que défendent Sterelny et Griffiths (1999, p. 363) pour qui ces modèles représentent un terrain d'expérimentation, si ce n'est de jeu, fertile en ce qu'il nous permet de trouver des « propriétés robustes » associées à la vie et qui enrichiront nos théories. D'autre part, c'est bien le lecteur qui peut exprimer sa déception quand il lui est

⁸⁶⁰ Il reconnaît d'ailleurs qu'avec suffisamment de temps (Ibidem, p. 99), l'évolution darwinienne peut produire les « mêmes résultats » qu'un mode d'évolution plus rapide.

⁸⁶¹ Le lecteur soupçonneux pourra consulter la bibliographie de Valiant et en particulier les références mobilisées au chapitre 6 qui porte sur l'application du modèle PAC à l'évolution.

⁸⁶² L'auteur évoque par des formules voilées le jeu de la vie de John Horton Conway (1970), mais il ne cite pas d'expériences plus récentes comme Tierra, Avida, Geb, etc.

donné de lire un exposé clair du problème central de la théorie de la complexité sur les classes P et NP , mais ne reçoit qu'un minuscule développement à ce sujet quand il s'agit de l'appliquer à l'évolution (Ibidem, p. 107). Rappelons que pour un problème NP complet, on peut vérifier la validité d'une solution assez rapidement, mais l'on ne peut trouver de manière simple cette même solution⁸⁶³. Cela s'applique fort bien à l'évolution si l'on se demande à quelle classe appartient le problème de sa prédictibilité ou qu'on restreigne ce problème à la question de l'adaptation future des espèces. Quoi qu'il en soit, nous ne voulons pas présager du potentiel de ces algorithmes et de l'auto-apprentissage. Peut-être que cette voie de recherche réussira mieux que la communauté savante armée de ses productions théoriques face au défi de la prédictibilité. Peut-être que des machines progresseront jusqu'à pouvoir reconnaître et écarter d'elles-mêmes des corrélations fallacieuses⁸⁶⁴. Peut-être qu'elles finiront par devenir autonomes dans leur recherche. Mais d'ici là, nous considérerons qu'il convient de les guider par un travail préparatoire sur la théorie de l'évolution (cf. partie II), et qu'il n'est pas vain d'étudier les programmes visant à imiter ce processus, quand bien même ils nous apparaîtraient franchement limités.

3.3.2. Apports de l'émergence computationnelle pour la prédictibilité de l'évolution

Avant d'en venir à l'étude de l'émergence computationnelle, nous allons rapidement présenter le jeu de la vie élaboré par le brillant mathématicien britannique James Horton Conway qui nous a récemment quittés (†2016). Cette simulation, en apparence modeste, de l'évolution biologique apparut au début des années 1970. Celui qui la découvre doit s'imaginer un vaste damier ou s'il préfère un échiquier sans bornes⁸⁶⁵. Sur cette grille on trouve donc une infinité de carrés ou plutôt des cellules qui peuvent prendre les couleurs suivantes : noir (*On* = en vie) ; gris (*Off* = mort) ; blanc : la cellule est inoccupée. On peut néanmoins s'en tenir au blanc et au noir ou colorer le jeu à volonté. Le décor étant posé, nous pouvons donner les règles du jeu de la vie. Chaque cellule a donc 8 voisins et si une cellule, quel que soit son état, a deux voisins dans l'état *On* (en vie), alors son état demeure inchangé. En revanche, si le nombre de voisins dans l'état *On* est de trois, la cellule devient en vie. Pour

⁸⁶³ Par exemple l'itinéraire d'un voyageur ou la répartition de personnes dans les chambres d'un hôtel.

⁸⁶⁴ Pour une opinion plus argumentée sur ce sujet, voir Montévil et Longo, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 142.

⁸⁶⁵ Bien qu'on puisse toujours lui en fixer. Les éléments qui ont servi à cette présentation viennent de sources variées, mais en particulier Dennett 1995, p. 163.

les autres valeurs, la cellule sera morte (*Off*)⁸⁶⁶. Comme le note Dennett, c'est en ces quelques principes que tient le règlement du jeu de la vie, qui est de ce fait entièrement déterministe : on peut connaître l'état futur de toutes cases en connaissant les états initiaux, qui sont produits normalement par celui qui lance la simulation⁸⁶⁷. En dehors de ce choix, on peut concevoir avec Dennett (*Ibidem*, p. 168) que cette simulation pourrait être exécutée par le génie de Laplace. Par ailleurs, il est manifeste que les règles représentent quelques phénomènes bien connus de la biologie, et qui se rapportent en particulier à la gestion des ressources et la densité de population, mais aussi à l'importance de la coopération ou encore la présence de partenaires pour se reproduire. Comme le résume pour nous Dennett (1995, p. 167) : « C'est tout, c'est la seule règle du jeu de la vie. [...] Soit c'est la surpopulation (plus de trois voisins en vie), soit c'est l'isolement (moins de deux voisins en vie), ce qui entraîne la mort. » Si le jeu de la vie ne s'en tenait qu'à ce pâle mimétisme, il eut vite été rangé dans un placard comme on en oublie tant d'autres de notre enfance. Mais il y a plus. Selon la disposition de départ des cellules en vie, une kyrielle de structures complexes peut surgir⁸⁶⁸. Il y a bien là une analogie évidente avec la genèse de la multicellularité. On peut donc avoir des motifs stables (*block, boat, beehive*) ; des structures oscillantes (*flasher ou blinker, pulser, toad*) ; des structures mobiles évoquant un planeur (*glider*) ou un vaisseau spatial ; des structures plus complexes (*gosper glider gun, puffer, rakes, guns*), dont certaines semblent engendrer à leur tour d'autres structures complexes et mobiles (e.g. le canon ou *gun* en anglais). Avec la règle indiquant qu'une case vide devienne en vie si elle est bordée par trois autres en vie, on a là un autre simulacre digital de la reproduction. Le jeu se joue chaque jour car à l'image de la vie qu'il est censé imiter, il fait émerger de la nouveauté à laquelle on ne s'attendait pas.

Ce parallèle, certes grossier, nous permet de saisir le rapport qui s'établit entre une telle simulation et les définitions de l'émergence que nous avons données. Nous pouvons en venir maintenant à l'étude de l'émergence computationnelle qui nous livrera d'autres convergences saisissantes avec les concepts et les difficultés rencontrés tout au long de ce chapitre. En effet, Huneman (2012a) remarque que l'émergence computationnelle partage avec son homonyme conceptuel cet ensemble de propriétés : surgissement de nouveautés, imprédictibilité et irréductibilité. En nous fondant sur le jeu de la vie et de précédentes analyses, nous allons tenter de démontrer la richesse de l'émergence computationnelle pour notre compréhension

⁸⁶⁶ Nous reprenons dans ses grandes lignes la présentation de ce jeu faite par Dennett (*Ibidem*, p. 167).

⁸⁶⁷ Ou de manière aléatoire avec un programme complémentaire.

⁸⁶⁸ Pour s'essayer au jeu de la vie et découvrir certaines des macrostructures qu'il peut produire, ainsi qu'un riche lexique, des explications et de nombreuses informations complémentaires, nous recommandons au lecteur de se rendre sur ce site : <https://playgameoflife.com/>

du problème général de la prédictibilité de la vie. Quand on s'essaie au jeu de la vie, on ne peut manquer de voir que les structures complexes, ou macroscopiques si l'on préfère, sont multiréalisables, ce qui nous prévient dans bien des cas de rembobiner le fil des événements et découvrir la situation précédente ou même celle de départ. Cela est encore plus vrai lorsque l'on considère l'état dynamique de ces structures macroscopiques⁸⁶⁹. À cet égard, la situation ressemble singulièrement à un cas d'asymétrie entre l'explication et la prédiction que nous avons repéré grâce aux analyses de Cournot et Gohau⁸⁷⁰. Toutefois les entités macroscopiques peuvent être produites par un ensemble de situations antécédentes que l'on peut identifier et la régularité de leurs comportements nous autorise des prédictions à leur sujet. Considérant cela, Philippe Huneman associe deux niveaux de prédictibilités à l'émergence computationnelle :

Une émergence robuste implique la possibilité de prédictions basées sur les dépendances contrefactuelles entre les entités au niveau macroscopique (notées ici m-prédictions). Ce qui apparaît dans ces exemples est une sorte de macroprédiction de second degré (la M-prédiction), qui s'établit entre les ensembles de paramètres et les ensembles d'entités qui se manifestent au niveau macroscopique (qui peuvent définir certains modèles). [...] Avec les M-prédictions, nous nous intéressons à ce qui est générique dans de multiples exécutions d'un programme donné avec des distributions initiales différentes, et des valeurs différentes pour les paramètres. [...] Évidemment, ces M-prédictions généralisent en quelque sorte les m-prédictions qui sont possibles dans une simulation donnée sur la base de ces m-régularités émergentes, à l'exemple du planeur⁸⁷¹ [...].

Les M-prédictions ne sont pas sans rappeler la dévaluation de l'émergence en survenance chez Morgan en cas de réapparitions d'une même structure ou d'un même phénomène. Suivant cette analyse, les M-prédictions affaiblissent la déconnexion radicale entre un niveau d'organisation fondamental et les niveaux supérieurs, mais pas au point de l'annuler, ce qui fait que l'on ne peut toujours pas produire de relation bijective si l'on considère l'ensemble des micro-états et la totalité des structures multicellulaires possibles en tant que conséquences d'états précédents, voire injective si l'on prend en compte dans l'ensemble des macro-états ceux que l'on peut produire en début de partie. On retrouve alors la propriété de surjectivité associée à la multiréalisabilité, mais aussi la possibilité de prédictions négatives. Par exemple, certaines configurations initiales se révéleront improductives quand bien même on déplacerait

⁸⁶⁹ Comme le formule Philippe Huneman (2011b) : « le critère d'incompressibilité [dont il sera question plus avant] – rempli par certaines de ces simulations, celles qu'on dira émergentes - correspond en même temps à une spécificité causale de processus émergents, à savoir l'impossibilité de rabattre le cheminement causal local, pas après pas, sur la dérivation à partir d'une règle globale qui décrirait par exemple l'état d'équilibre du système. »

⁸⁷⁰ Cf. Section 1.3.3.1. Il s'agissait de l'impossibilité de rétrodire les positions précédentes d'une bille au repos dans un bassin en l'absence d'informations complémentaires. Il est en effet plus difficile de rétrodire une structure fixe, qu'elle soit changeante ou non (e.g. *blinker* vs *block*) que de connaître les états précédents des cellules qui composent un planeur alors qu'il est en mouvement. Une pareille considération a été aussi avancée en discutant la rétrodition d'une partie d'échecs au chapitre II.

⁸⁷¹ Huneman 2012a, p. 9/20. Nous avons choisi de rendre le « niveau global » (*global level entities*) dans le texte d'origine par macroscopique pour simplifier la compréhension de ce passage.

leur position sur la grille de départ. Aussi, il existe des jardins d'Eden que l'on ne peut obtenir qu'en les créant par un arrangement spécifique des cellules en vie au début d'une simulation. On ne peut donc prédire que dans un nombre restreint de cas ce que va produire au niveau macroscopique une simulation donnée et pour tous les autres, nous sommes contraints d'attendre que le jeu suive son cours :

L'idée de base est qu'un processus de simulation informatique est émergent si et seulement si son résultat ne peut être atteint que par l'exécution de l'ensemble de la simulation ; en d'autres termes, on ne peut pas *compresser* la simulation. L'intérêt d'un tel critère est que l'émergence dans cette perspective s'avère objective, en ce sens qu'elle ne repose pas sur nos capacités épistémiques⁸⁷².

On pourrait se montrer sceptique devant une telle reformulation de l'imprédictibilité. Après tout, si nous possédions une modélisation parfaite de la biosphère et la puissance calculatoire de quelques machines réifiant l'esprit de Laplace, il nous suffirait qu'elles produisent le résultat du calcul pour un temps t donné dans le futur avant que ce temps t ne survienne dans le monde physique et nous aurions prédit au sens le plus courant. Malgré son bien-fondé d'un point de vue théorique, ce contre-argument est des plus fragiles, car non seulement il intègre l'hypothèse d'une connaissance totale qu'il est légitime de déconsidérer d'un point de vue pratique, mais il mésestime l'éventualité que le modèle parfait d'un système physique dont on cherche à reproduire la dynamique réplique aussi sa vitesse d'évolution⁸⁷³. C'est ce que nous semble considérer implicitement Kauffman (1995, p. 22) par cette déclaration :

Parmi les plus beaux (théorèmes) figurent ceux qui montrent que, dans la plupart des cas, il n'existe pas de manière plus rapide pour prédire ce que fera un algorithme que de simplement l'exécuter, en observant la succession d'actions et d'états au fur et à mesure qu'ils se déroulent. L'algorithme lui-même est sa propre description la plus courte. Dans le jargon de l'informatique, on dit qu'il est incompressible [...] Le moyen le plus court de prédire ce que ce système physique réel fera est simplement de le regarder.

Ainsi, l'émergence computationnelle porte ce message à l'intention des impatients qui viennent de le découvrir : que le jeu de la vie se déroule sur un écran ou qu'il se trame dans le monde réel, on ne peut en connaître le dénouement à moins d'y assister jusqu'à son terme. Le profane comprendra que l'on ne prédit pas l'issue d'une rencontre sportive au moment du coup d'envoi, à moins de disposer des informations précises sur les compétiteurs et leurs

⁸⁷² Ibidem, p. 2/20, nous soulignons. Le mot « atteint » peut être remplacé par le mot prédire à condition qu'il n'y ait pas eu de simulations préalables et que l'on ne puisse générer des M-prédictions.

⁸⁷³ D'un point de vue physique, si l'on s'en tient à la thèse de Deutsch-Church-Turing, et que l'on escamote le problème de la calculabilité, il nous semble qu'il s'agit d'une hypothèse plausible. Néanmoins, elle demande une plus ample investigation que nous ne pouvons pas ici fournir. Il existe peut-être d'un point de vue informationnel des modèles complets d'un système physique donné qui peuvent en reproduire le comportement de manière accélérée et par cela produire une prédiction, mais la complexité demeure encore et toujours le facteur limitant dans une perspective computationnelle.

affrontements passés⁸⁷⁴. De son côté, le savant comprendra que l'émergence computationnelle implique qu'entre un état du système étudié et un autre qui ne lui succède pas immédiatement, « il n'existe pas de raccourci⁸⁷⁵ ».

C'est là un point capital qui se rapporte à un problème que nous avons rencontré sous de multiples aspects. Nous disions que du point de vue des lois fondamentales, la vie semblait incompréhensible dans la mesure où l'on ne savait pas directement traduire l'émergence synchronique en une émergence diachronique. Partant d'un ensemble de lois et d'une situation initiale, nous ne pouvons, en l'état de nos connaissances, faire *le saut* jusqu'à la vie qui agit en nous et se dévoile sous nos yeux. Avec Bainville, nous reconnaissons que la science historique a pour vocation de résumer, et avec les instrumentalistes, nous attribuons à la science dans son entièreté la tâche de simplifier. Résumer et simplifier ne sont que d'autres manières de dire compresser. La loi est une manière de compresser une multitude de cas possibles en une courte expression. C'est d'ailleurs une caractéristique remarquable des lois scientifiques que de nous donner d'effectuer les raccourcis que l'émergence computationnelle nous refuse : quand on connaît des informations sur la masse d'un parachutiste et son coefficient de traînée, la pesanteur et la masse volumique du milieu qu'il va traverser, on peut véritablement *sauter* dans le temps la série de vitesses qu'il va atteindre une à une, pour connaître par avance sa vitesse terminale. Toutefois, nous disposons bien des lois pour la physique et pour le jeu de la vie, mais nous manquons de lois aussi robustes pour lier entre eux les niveaux d'organisation. Notre conviction est donc que l'incompressibilité est un *corrélat* de cette absence et que derrière ce corrélat se cache la cause de la rupture de symétrie entre l'explication et la prédiction. C'est une thèse qu'il nous faut développer, et pour cela il nous faut considérer les critiques de l'émergence computationnelle.

Comme l'émergence computationnelle présente une série de propriétés comparables à celles de l'émergence classique, on ne sera pas surpris de retrouver ci-après quelques échos des critiques qui ciblaient cette dernière. Philippe Huneman faisait valoir que l'émergence computationnelle constitue bien une propriété objective, la défendant ainsi de l'accusation de contextualité épistémique. Cependant, l'on pourra toujours avancer que les modèles et leurs formules mathématiques ne sont que traités par les machines et sont bien le fait d'hommes ou de femmes animés et contraints par leurs désirs épistémiques⁸⁷⁶. Certes, la compressibilité comme synonyme de simplicité n'est pas débarrassée des désirs humains comme le considère

⁸⁷⁴ Ce sont donc des M-prédictions dans la terminologie d'Huneman 2012a.

⁸⁷⁵ Huneman 2012a, p. 4/20.

⁸⁷⁶ Sur ce point, voir notamment Gargaud et Lecointre 2013, p. 482.

Solomonoff (1997b) qui remarque que ce motif s'exprime dans la recherche de théories, de lignes de code, et d'équations que l'on qualifie de belles ou d'élégantes, parce qu'elles sont courtes. Cela ne saurait affecter la position défendue par Philippe Huneman dans la mesure où c'est justement l'incompressibilité qui se présente objectivement comme le réel s'opposant à nos fantasmes : elle est une limite à nos souhaits. Encore faut-il que cette incompressibilité se révèle insurmontable et ne soit pas le stigmate d'une complexité transitoire que l'on parviendrait à transcender. Or, nous ne pouvons pas être assurés de cela :

Prouver que certaines simulations ne peuvent pas être compressées est une question difficile, et en effet les résultats de Chaitin dans la théorie de la complexité indiquent que ce problème est insoluble. Mais cela concerne notre compréhension de la compressibilité, qui n'affecte pas la question de savoir si l'incompressibilité fournit un critère satisfaisant d'émergence. Si tel est le cas, alors la difficulté d'établir l'incompressibilité signifierait simplement que nous ne pouvons avoir aucune certitude qu'un processus est effectivement émergent, seulement des jugements très probables⁸⁷⁷.

L'improvabilité de l'émergence vient certes de resurgir, mais nous n'y voyons pas un motif pour dénier que l'approche computationnelle fournit bien un « critère satisfaisant » puisqu'il s'est montré utile d'un point de vue heuristique. Si le jeu de la vie avec ses quelques règles ou notre univers, bien plus complexe, est correctement appréhendé comme une série de processus auxquels l'émergence computationnelle s'applique adéquatement, il nous faut alors en tirer deux conséquences. L'une sera négative, puisque l'on ne peut effectivement pas tenter une prédiction en partant du niveau fondamental qui s'apparente à une relecture du film de la vie au cours de laquelle on s'autoriserait à sauter des chapitres à notre convenance. L'autre sera positive, puisque l'on peut en relançant un grand nombre de fois la simulation découvrir quelles sont les situations initiales de cellules *On* ou d'éléments physiques qui se révéleront productives. Nous en retirerions un catalogue en expansion de *M*-prédictions qui s'avèrera bénéfique à de nombreux points de vue. Premièrement, les macrostructures exhibent des régularités qui sont malheureusement inconnues de la machine étant donné qu'elles sont présentes virtuellement comme possibilités du programme, mais pas comme des objets du programme. Il en va de même pour les structures biologiques vis-à-vis de la matière physique. Tout comme Broad (cf. 2.1.1) présentait que l'esprit de Laplace est incapable de saisir ce qu'il prédit et qui se produit à un haut niveau d'organisation, autrement dit qu'il est aveugle aux potentialités du programme comme peut l'être un informaticien ou un créateur de jeu

⁸⁷⁷ Huneman 2012a, p. 3/20. Voir la première note de bas de page, mais aussi Chaitin 1970 pour découvrir l'article sur lequel s'appuie Huneman. Sur les limites d'application des théories de Chaitin sur la complexité et l'émergence computationnelle, voir Chaitin 2006, mais aussi Merlin (2013, p. 209) qui rapporte que « la théorie de la complexité qu'il propose se place au niveau des mathématiques pures et n'est donc pas une théorie réaliste et pratique pouvant être appliquée sans problème au monde de la biologie et de la physique. »

vidéoludique face à certains imprévus⁸⁷⁸, nous disions avec Worms que la prédiction hempélienne était en quelque sorte « un pur calcul, non compris ». Or, cette compréhension qui manquait, c'est l'humain qui l'apportera toutes les fois où il percevra des motifs qui se répètent et se déplacent et dont certains sont à même d'engendrer d'autres motifs. Ici, nous débouchons sur la définition de la vie et la problématique de son objectivation⁸⁷⁹. Nous voyons bien avec le jeu de la vie que cette définition comprendra la répétition de structures complexes qui s'exécute selon un rythme quasi-continu⁸⁸⁰, de leur apparition jusqu'à leur fin éventuel. Avec un programme complémentaire et à force d'itérations successives, il s'agira d'implanter la connaissance de cet ordre objectif afin qu'on obtienne une machine capable de nous signaler les conditions de sa survenance et prévoir leurs relations avec les lois fondamentales. Cela servira la constitution d'un modèle prédictif global, notre connaissance de la vie, et contre les précautions que nous avons émises à l'encontre des algorithmes auto-apprenants, il n'est pas dit que l'intelligence artificielle ne vienne à bout de cette complexité non réglée que signe l'émergence computationnelle à propos de la vie, en révélant les liaisons générales entre niveau d'organisation que nous n'avons pas su découvrir.

3.3.3. La place de la nouveauté dans les modèles informatiques de l'évolution entre sélection, contingence et évolutivité

Par l'analyse de l'émergence computationnelle, nous avons compris que la productivité des règles, leur capacité à susciter de nouvelles régularités par la recombinaison particulière des microstructures et la formation de macrostructures qui les exhibent, était un point nodal des simulations informatiques de l'évolution⁸⁸¹. C'est bien le jaillissement continu d'une nouveauté présente de manière latente dans le code ou dans les lois physiques qui génère la fascination qu'exercent les deux jeux de la vie. C'est elle qui constitue la clé du succès du programme de Conway en garantissant sa rejouabilité. Il est donc crucial de saisir les conditions qui la favorisent et d'appréhender ses limites. Commençons par ses limites. On peut d'emblée envisager deux bornes qui viennent limiter l'apparition de nouveautés. La

⁸⁷⁸ Nous pensons à ce que l'on appelle en anglais des *glitches*.

⁸⁷⁹ En ce qu'elle se rapporte au rythme du changement qui affecte la matière et que l'on ne sait pas déterminer de manière absolue. Nous y reviendrons dans la suite de cette thèse.

⁸⁸⁰ Cf. les régularités ondulantes de second ordre en 2.2.3.

⁸⁸¹ Sur le lien entre émergence computationnelle et production de nouveautés imprédictibles à la manière des transitions majeures de l'évolution, voir Huneman 2008b.

première est celle minimale que pose l'existence même de règles de départ ou de lois fondamentales. À moins de constater que l'on n'a jamais vu les automates cellulaires de Conway renverser les règles qui leur étaient fixées ou que l'apparition des êtres vivants ne s'est pas traduite par une révolution au cœur de la matière, avec une annulation des lois préexistantes de la physique pour les amender et les remplacer par de nouvelles, il semble qu'il n'y ait rien de plus à dire si l'on ne veut pas s'adonner à de pures spéculations. Cependant, il faudrait alors convenir de l'existence d'un mode d'émergence proprement révolutionnaire si c'était le cas. On peut tout du moins s'autoriser à penser une version plus faible de cette catégorie en considérant que des régularités de haut niveau méritent ce qualificatif, si et seulement si elles transcendent et s'émancipent par leurs spécificités des contraintes et limites que présentaient les régularités qui les ont générées. Quoique l'on puisse qualifier ainsi de nombreux exemples – par exemple l'évolution culturelle et technologique vis-à-vis de l'évolution biologique –, il faudrait encore déterminer en quoi consiste cette transcendance afin d'éviter qu'on ne l'applique à n'importe quelle nouveauté⁸⁸². Nous sommes actuellement incapable de fixer *a priori* les limites d'un tel dépassement et c'est pourquoi nous choisissons de nous déclarer incompétent sur ce problème plutôt que de le traiter précipitamment comme indécidable. Passé cet aveu d'ignorance, il nous faut à présent forger un autre critère pour penser une borne supérieure à l'apparition de nouveautés. En considérant la vie de manière déflationniste par la répétition de structures qui s'engendrent les unes les autres, nous produisons un critère trop large qui court le risque d'être contredit. Néanmoins, nous lui conférons ainsi le moyen de son objectivation en centrant sa définition sur le facteur temporel et plus précisément le rythme. En dehors de la continuité, il est profitable d'adopter une telle perspective pour l'apparition de la nouveauté, car c'est une source de griefs récurrents à l'encontre des simulations de l'évolution. Dennett (1995, p. 175) rapporte que Conway méprisait ceux qui, s'étant essayé à son jeu, en venaient rapidement à le délaisser après qu'ils eurent produit quelques combinaisons sans parvenir à un enchaînement de nouveautés. On peut certes n'y voir que le réflexe protecteur d'un inventeur envers sa création, mais ce serait nier que du temps et de la patience furent nécessaires pour produire un monde « qui ne se fige et ne s'évapore pas en un rien de temps⁸⁸³ », comme pour découvrir sur une période de 50 ans un bestiaire qui grandit d'année en année. Malgré sa croissance, ce bestiaire admet, tout comme sa contrepartie biologique, des classes dont le nombre ne croît

⁸⁸² Nous y reviendrons au chapitre IV avec les définitions de la nouveauté dans l'évolution, mais le lecteur aura compris que la manière de transmettre l'information est implicitement présente dans cet exemple.

⁸⁸³ Ibidem, p. 175.

pas également. Les gens frustrés par le jeu de la vie sont justifiés lorsqu'ils remarquent que le rythme d'apparition de la nouveauté finit bien, à une échelle ou une autre, par s'effondrer. On peut même prendre acte de l'échec des simulations de l'évolution à produire une évolution ouverte, c'est-à-dire capable d'engendrer toujours plus de nouveautés :

Cependant, il reste que les processus adaptatifs ouverts, avec l'émergence continue d'innovations et de nouveaux types d'adaptations, celle-là même qui caractérise le registre fossile du Phanérozoïque, ne sont pas encore reproduits par nos simulations⁸⁸⁴.

Pour Huneman, cette déconvenue ne doit pas être scellée par un aveu d'ignorance, rappelant au passage « l'ignorabimus » de du Bois-Reymond (1872 ; 1880), mais doit nous amener à examiner d'autres hypothèses et rechercher les causes de l'apparition continue de nouveautés.

Dans la liste des causes putatives se trouve la sélection naturelle justement parce qu'on peut l'associer à l'émergence computationnelle⁸⁸⁵, et à plus forte raison parce qu'on l'estime causalement liée à la production de nouveautés dans le monde organique. En un sens, les règles du jeu de la vie peuvent être saisies par une distante analogie comme des formes rigoureuses, c'est-à-dire purifiantes, de sélection contre la sous-population et la surpopulation. Ce parallèle est certes trompeur si l'on considère que la sélection apparaît et agit d'une manière particulière à différents niveaux d'organisation biologique, ce qui n'est pas le cas dans cette simulation où elle est inscrite comme une contrainte invincible dans les fondements du programme. Mais qu'en est-il d'autres simulations ? Considérons les programmes *Tierra* et *Avida*. Dans *Tierra*, créé par Thomas Ray et discuté dans de nombreux articles (e.g. Ray 1991 ; 1992 ; 1994), les organismes sont figurés par des lignes de codes qui sont capables de muter et de se dupliquer à la manière des virus. Ils existent dans la mémoire vive et sont en compétition pour l'accès au processeur central (CPU) qui peut les traiter. C'est leur source d'énergie et l'enjeu de la compétition. C'est aussi par leur passage dans le CPU qu'ils muteront et seront dupliqués. De fait, la sélection est inscrite au cœur de la mécanique du programme dans l'architecture du CPU et son fonctionnement, mais cela laisse suffisamment de latitude pour qu'émerge de la nouveauté en raison de la multiréalisabilité des manières d'être traité préférentiellement par le processeur. Pour ce qui est de la mort de ces organismes digitaux, elle s'effectue par un programme dédié (le *Reaper* ou faucheuse) simulant le vieillissement. Il est comparable à une longue file d'attente dans laquelle plus on avance, plus on vieillit ; quand la mémoire du *Reaper* est pleine, les plus vieux « organismes » sont

⁸⁸⁴ Huneman 2021a, p. 17/20.

⁸⁸⁵ Cf. Huneman (2008b) qui interroge une affinité de la sélection et de l'émergence computationnelle pour l'explication des nouveautés qualifiées de majeures.

éliminés. Tierra s'est montré productif, faisant émerger une quasi-sexualité et de nombreuses variations, mais le rythme de production de la nouveauté s'est rapidement essoufflé. Venons-en au programme AVIDA. Il a été utilisé par Richard Lenski, dont nous avons découvert les tentatives d'évolution expérimentale. À un moment où celles-ci semblaient l'ennuyer autant par leur manque de résultats que leur lenteur (Lenski 2011, p. 33), il travailla avec AVIDA, soit un monde dans lequel les organismes sont des programmes capables de muter et copier leur « génome », c'est-à-dire leur code. Ici, la sélection naturelle est imposée avec plus de force que dans Tierra si l'on considère qu'elle est détaillée à la façon des barèmes qui servent à noter un élève ou les participants d'une compétition. Pour obtenir la meilleure note, les programmes doivent muter pour former la fonction égale « EQU » qui rétribue les « mérites computationnelles » ou la *fitness* (Lenski *et al.* 2003, p. 140). D'autres variantes sont possibles dans lesquelles on peut récompenser non seulement la fonction égale pour qu'elle soit associée à la meilleure *fitness*, mais d'autres fonctions avec une *fitness* inférieure. Cette présentation nous oblige à faire deux remarques. Avec la première configuration du barème, on a une sélection de la complexité (égale étant la fonction la plus complexe parmi celles qui sont testées) et dans l'autre, on a une sélection plus variée qui favorise une plus grande diversité de résultats. Cependant avec Avida, on peut toujours modifier le programme pour faire que des codes nouveaux et plus simples soient rétribués en établissant le temps de passage dans le CPU comme un facteur limitant, ce qui fait que les programmes les plus courts ont une meilleure *fitness* (cf. Yedid et Bell 2001), il s'établit alors un analogue numérique des compromis adaptatifs. Contre ce dernier exemple, les simulations effectuées à l'aide du programme Geb (Channon et Damper 1998⁸⁸⁶ ; Channon 2001) visent plus spécifiquement les conditions d'émergence de la complexité et le rôle que peut y jouer la sélection naturelle. Channon (2001, p. 88 *sq.*) remarque que ces modalités d'émergence de nouveautés toujours plus complexes tiennent à l'existence d'une compétition biotique entre les organismes numériques et qu'en l'absence de celle-ci, donc avec seulement une compétition abiotique, on obtient une production de nouveautés et donc un type d'émergence plus faible (Ibidem, p. 89). Quant à Fontana et Buss (1994a ; 1994b), ils produisirent un modèle mathématique visant à tester les conditions d'émergence de la nouveauté et de l'ordre que nous allons rapidement discuter puisqu'il peut être implanté dans des ordinateurs (Fontana et Buss 1994b, p. 19 *sq.*). Leur utilisation du calcul lambda de Church et la récursivité des fonctions leur permettent de simuler la reproduction des entités biologiques

⁸⁸⁶ Voir la section 4 pour une description courte de ce programme et notamment le fonctionnement de la sexualité et comment les organismes peuvent se rencontrer et s'entretenir.

(Ibidem, p. 52-53). Leurs travaux livrèrent de nombreux résultats intéressants, mais ici nous nous contenterons de rappeler qu'ils conclurent au caractère dispensable de la sélection pour l'apparition d'ordres plus complexes⁸⁸⁷. Nous allons maintenant résumer les enseignements des simulations informatiques de l'évolution pour la biologie. Premièrement, il ressort que la sélection n'est pas dans les cas étudiés un processus émergent, ce qui ne signifie pas qu'elle ne puisse l'être dans de futures simulations ou d'autres qui nous ont échappé. Elle est un processus fondamental, imposé au système par celui qui a conçu la simulation. Il y a là une piste à méditer si l'on se souvient des qualificatifs qu'Huneman et Sober lui avaient associés : peut-être faut-il envisager que d'une certaine manière la sélection puisse en fait être un processus de bas niveau⁸⁸⁸, dont l'influence peut se répliquer dans les niveaux d'organisation plus élevés. Deuxièmement, la sélection naturelle n'est pas nécessaire pour faire naître de la nouveauté, mais elle peut, le cas échéant, agir sur son rythme d'apparition et contraindre son orientation dans une direction particulière (e.g. plus ou moins de complexité).

Au chapitre II, nous avons opposé le déterminisme et la contingence dans l'évolution. Cette dernière conception nouait une affinité avec l'émergence de la nouveauté en ce qu'elle réduisait la part de répétabilité dans le procès évolutif et introduisait par le hasard une source de nouveautés imprédictibles. C'est ainsi que l'on peut connecter le caractère ouvert de l'évolution et la contingence (e.g. Beatty 1995, p. 57). Dans ce qui suit, nous allons explorer les manières d'instancier la contingence dans les simulations informatiques de l'évolution. Comme nous l'avons évoqué, une première façon de procéder consiste à introduire des mutations dans la simulation⁸⁸⁹. On peut même envisager de « rejouer le film » selon Gould pour s'apercevoir qu'en raison de ces « mutations », on n'obtiendra pas les mêmes entités que lors d'une précédente exécution du programme (Yedid et Bell 2002). La mutation constitue certes une source puissante de variation, et partant de là de nouveautés, mais l'on ne peut toujours pas parler d'un strict hasard à leur sujet étant donné que les fonctions aléatoires qui les introduisent sont dans leur fonctionnement parfaitement déterminées⁸⁹⁰. Sans doute que l'on se rapprocherait davantage de la nature que l'on entend copier si l'on pouvait directement produire un aléatoire émanant en droite ligne du monde quantique. La chose semble possible si l'on considère avec Deutsch la production de valeurs véritablement aléatoires par des

⁸⁸⁷ E.g. Buss et Fontana 1994a, p. 761 ; 1994b, p. 37. Quant à Valiant (2013, p. 112), il doute davantage de la suffisance de la sélection que de sa nécessité pour expliquer l'émergence de nouveautés.

⁸⁸⁸ C'est ce que nous ferons au chapitre VII en étudiant les conceptions énergétistes de la sélection naturelle.

⁸⁸⁹ E.g. Lenski *et al.* 2003, Ray 1994, Yedid *et al.* 2008

⁸⁹⁰ Nous avons d'ailleurs présenté le cas des fonctions *rand* avec Millstein 2002 dont on se souviendra qu'elle les qualifiait de « pas terrible, pas vraiment aléatoire ».

ordinateurs quantiques⁸⁹¹. Cela demande d'être examiné avec plus d'attention, mais pour l'instant, il est plus raisonnable de supposer que ce n'est pas tant l'absence de processus stochastiques qui rend compte de la moindre productivité des simulations de l'évolution, à l'instar du jeu de la vie qui est, rappelons-le, entièrement déterminé dans son déroulement par ses règles et les conditions initiales, mais bien davantage la pauvreté de ces simulations en matière d'objets et de lois qui est d'autant plus criante qu'on les compare avec l'exubérance de notre monde. Avec Gould, la contingence prenait notamment l'aspect d'extinctions non sélectives. Une telle approche a été testée dans le monde numérique par Yedid et ses collègues⁸⁹². En utilisant AVIDA, ils ont pu d'une certaine façon tester l'hypothèse gouldienne en analysant notamment le pourcentage d'organismes virtuels qui allaient reproduire la fonction EQU, dont on se souviendra qu'elle était visée en raison de sa complexité dans cette gamme de simulations. Après de nombreuses exécutions du programme pour produire la population qui sera testée, les auteurs font une copie de la communauté et diminuent l'apport en énergie de telle sorte à faire perdre des fonctions récemment acquises dont EQU. On remarque que pour 100 organismes numériques, 52 « individus » ayant atteint EQU la perdirent durant l'extinction et l'ont retrouvée après (Yedid *et al.* 2008, p. 1343). Il y a donc une importante répétabilité de l'évolution, et si les auteurs ne nient pas la part de stochasticité dans cette ré-évolution, ils consacrent par ce résultat la forme de la contingence qui s'éloigne le plus du hasard, soit la dépendance causale⁸⁹³. Les contraintes historiques semblent donc importantes pour expliquer l'apparition d'un chef d'œuvre d'une fonction complexe⁸⁹⁴.

Au début de cette section, nous suggérions que la productivité du jeu de la vie s'expliquait par la productivité de ses règles et la capacité subséquente qu'ont les entités fondamentales à se réassocier pour former une multitude de macrostructures. Aussi, nous soupçonnions que cette capacité de réarrangement était plus vaste dans le monde physique en raison de la richesse supérieure de ses constituants et des lois qui les régissent. Dans la littérature, on appelle évolutivité cette capacité générale que présente un système à évoluer, produire des variations et donc de la nouveauté. Elle représente selon les mots de Thomas Ray

⁸⁹¹ Voir Deutsch 1985, p. 108-109. Cependant, il faut bien comprendre que son interprétation de la mécanique quantique s'inscrit dans le cadre de l'ontologie d'Everett qui est déterministe (Ibidem, p. 113-114).

⁸⁹² Cf. Yedid *et al.* 2008 ; Yedid *et al.* 2009. Nous traiterons principalement du premier article. Pour résumer en quelques mots le second, nous dirions qu'il porte sur la résilience des communautés d'organismes numériques et leur capacité à réévoluer des propriétés qui sont apparues avant la pseudo-extinction, mais à la différence du précédent article, on teste aussi des modes d'extinction plus sélectifs.

⁸⁹³ Cf. Yedid *et al.* 2008, p. 1350. Sur cette version de la contingence gouldienne, voir la section 2.3.2.1.1.

⁸⁹⁴ C'est certes un résultat insuffisant pour en tirer des conclusions générales, mais c'est un pas dans la bonne direction si l'on se range derrière l'opinion de ceux qui souhaitaient que l'on quantifie davantage la part du hasard et de déterminisme dans l'évolution, à l'instar de Millstein 2002b ; Merlin et Malaterre 2011.

(1994) un « challenge » pour l'évolution computationnelle ; c'est d'ailleurs « une question fondamentale et décisive⁸⁹⁵ » que de spécifier ce qui la sous-tend. Quant à Hu et Wolfgang (2009, p. 3), ils notent que cette notion est intimement connectée dans les simulations de l'évolution à la question du rythme de l'évolution, c'est-à-dire le rythme selon lequel se succèdent les nouveautés. Elle est si centrale qu'on ne sera pas étonné de la voir associée à tous les concepts que nous avons discutés dans cette section. D'ailleurs, Lehman et ses collègues⁸⁹⁶ ont entrepris d'investiguer son rapport à la contingence en soumettant des populations numériques, et ce en l'absence de sélection, à des extinctions virtuelles par lesquelles on libère de manière cyclique l'équivalent électronique des niches écologiques. Leurs expériences aboutirent aux conclusions suivantes : l'évolutivité est non seulement une propriété héritable, mais c'est une propriété cumulative, ce qui fait qu'elle peut engendrer davantage de nouveautés après chaque cycle d'extinction et c'est en cela qu'elle peut accélérer l'évolution⁸⁹⁷. S'il y a sans doute quelques réserves à émettre quant à leur traitement de la sélection⁸⁹⁸, on se doit de considérer que c'est bien parce qu'un système présente une évolutivité cumulable qu'il peut provoquer à un moment ou à un autre des explosions de diversité, tandis que d'autres systèmes en viendraient à répéter à la manière d'un disque rayé les mêmes structures, qu'elles soient ou non assorties de légères différences.

Cette cumulativité comme promesse d'une évolution ouverte, car siège d'un progrès illimité, est au cœur de l'article de Troy Day (2012) : *Computability, Gödel's Incompleteness Theorem, and an Inherent Limit on the Predictability of Evolution*, alors même que la notion d'évolutivité y tient une place anecdotique⁸⁹⁹. Cependant, nous tâcherons de démontrer qu'il en est bien question. Commençons par préciser que Day s'interroge sur le caractère ouvert et donc la contingence de l'évolution en s'appuyant sur la discussion d'un exemple historique. Si l'on considère un virus de la grippe du groupe A, groupe auquel appartenait la souche responsable de la grippe espagnole qui fit de 20 à 80 millions de victimes entre 1918 et 1920, on peut se demander quelles sont les chances qu'un pareil virus resurgisse. Bien entendu, Troy Day n'ignore pas que les conditions sanitaires, sociales et technologiques ne sont plus les mêmes, mais il s'agit après tout d'une question rhétorique. Avec les 12 kilobases que

⁸⁹⁵ Ray 1994, section 7.3.2. L'auteur s'intéresse plus particulièrement à la productivité du langage informatique employée dans une simulation donnée.

⁸⁹⁶ Lehman et Stanley 2013 ; Lehman et Miikkulainen 2015. Les deux articles portent sur un même thème, mais présentent des différences significatives. Le premier évalue des propriétés de l'évolutivité à l'aide d'un modèle mathématique et d'un modèle informatique, et en l'occurrence des robots. Le deuxième est davantage centré sur le rapport entre l'évolutivité et le rythme de l'évolution.

⁸⁹⁷ Cf. Lehman et Miikkulainen 2015.

⁸⁹⁸ Car on peut toujours assimiler l'existence de niches différentes à une forme de sélection divergente.

⁸⁹⁹ Le mot apparaît une fois dans le corps du texte et renvoie à une référence dont les résultats sont inexploités.

comporte son génome et en conservant seulement des séquences d'intérêt, soit 800 nucléotides selon l'auteur, on aura tout de même alors 4^{800} séquences possibles, ce qui est bien plus que le nombre d'atomes dans l'univers que l'on estime à plus de 10^{80} . Il faut donc considérer que l'espace des possibles communique avec l'infini et qu'il n'y a pratiquement aucune chance que l'on retrouve le progéniteur de cette souche meurtrière, sans nier que cette chance existe (Ibidem, p. 625). S'appuyant sur cette considération, il définit une évolution ouverte (*open-ended*) pour laquelle il existe des imprédictibles, soit des affirmations contradictoires indécidables, à l'exemple du retour possible d'un virus pareil à la souche ayant causé la grippe espagnole. Après quoi, il se demande si l'on peut traduire l'évolution, comme cette propriété d'ouverture, sous la forme d'algorithmes et s'il s'agit d'un problème calculable. Il se présente alors deux éventualités. Soit ce problème est calculable et la théorie de l'évolution sera qualifiée en référence aux théories mathématiques de consistante ou non contradictoire (*negation-complete*): « Une théorie de l'évolution dénuée de négation est possible si, et seulement si le processus évolutif est progressif⁹⁰⁰. » Dans le cas contraire, elle sera dite ouverte (*open-ended*) et admettra des indécidables, ce qui ne signifie pas qu'il soit impossible de produire des algorithmes afin de prédire l'évolution locale sur le court terme⁹⁰¹. Mais revenons à la condition de progressivité garantissant sa calculabilité et sa prédictibilité :

Formellement, l'évolution est progressive s'il existe un code calculable séquentiellement de l'état de la population qui soit représenté par des réels positifs, \hat{C} , de telle sorte que la description correspondante du processus évolutif, $\Phi\hat{E}(n)$, satisfasse $\Phi\hat{E}(n+1) > \Phi\hat{E}(n)$ pour toutes les valeurs de n ⁹⁰².

Il faut donc qu'il existe dans le code d'une population une variable qui soit croissante dans le temps pour que l'évolution soit prédictible. Reste à savoir si l'on peut se mettre d'accord sur la nature de cette quantité pour construire notre programme. Mais sur ce point, Troy Day se montre indécis. Il reconnaît la difficulté que présente la caractérisation d'une telle variable, considère des exemples classiques, comme la *fitness* et la complexité, pour finir par supposer que ce problème pourra être résolu dans l'avenir⁹⁰³. Cependant, l'auteur considère que cette

⁹⁰⁰ Day 2012, p. 626.

⁹⁰¹ « Bien qu'une théorie dénuée de négation pour l'ensemble du processus évolutif d'intérêt ne soit possible que si l'évolution est progressive, cela n'exclut pas non plus la possibilité qu'une théorie parfaitement acceptable dénuée de négation puisse être développée pour des prédictions à court terme et/ou locales. » Ibidem, p. 630.

⁹⁰² Ibidem, p. 628. $E(n)$ figure l'état d'une population au temps n .

⁹⁰³ « La plupart des discussions sur l'évolution progressive impliquent des quantités telles que la *fitness* moyenne, la taille du corps, la complexité ou d'autres mesures biologiques relativement évidentes. Beaucoup de ces discussions sont aussi rétrospectives dans le sens où elles examinent des *patterns* historiques lorsqu'elles tentent de définir des critères de progressivité. [...] bien qu'il soit utile d'identifier facilement certaines

progressivité n'est possible qu'à condition d'admettre les potentialités de recombinaison et d'addition que présentent les acides nucléiques, autrement dit leur évolutivité. Si au contraire le système héréditaire ne permettait qu'un nombre fini de réarrangements possibles, alors l'évolution afficherait un comportement périodique ou atteindrait un équilibre. Une théorie de l'évolution dénuée de négation serait alors trivialement possible, puisque nous pourrions en principe simplement développer une liste finie de tous les résultats évolutifs qui peuvent se produire. Ces considérations, Day les appuie en citant un célèbre ouvrage de Maynard Smith et Szathmáry (1995) sans toutefois indiquer une page en particulier. Nous croyons savoir vers quel extrait Day veut nous conduire, c'est pourquoi nous nous permettons de le reproduire :

La simple existence de réplicateurs n'est pas suffisante pour une évolution continue par sélection naturelle, qui nécessite ce que nous avons appelé des « réplicateurs héréditaires indéfinis » : c'est-à-dire des entités qui peuvent exister dans un nombre indéfiniment grand d'états, dont chacun peut être répliqué. Dans les organismes vivants, les acides nucléiques sont les seuls réplicateurs héréditaires indéfinis, ou du moins ils l'étaient jusqu'à l'invention du langage et de la musique⁹⁰⁴.

Ainsi pour faire apparaître en continu de la nouveauté, il faut un support dont les éléments peuvent se recombinaison et s'additionner de manière illimitée. On retrouve la cumulativité de l'évolutivité dont l'importance théorique vient d'être justifiée. La quantité que cherchait Day était là sous ses yeux et il est surprenant qu'il ne l'ait pas remarquée. Si l'on élude la question des extinctions, il vient que la suite totale des acides nucléiques d'une lignée ou celle de la biosphère se conforme à la condition de progressivité. Manifestement, cette bibliothèque potentiellement infinie pourra sembler inutile, car insuffisante pour saisir la dynamique causale de l'évolution qui se fait au présent et prédire celle qui advient. Mais, ici encore, la question qui nous est posée reste celle de la *compression* de l'histoire et les acides nucléiques nous donnent justement un premier élément de réponse qu'il s'agira de compléter.

caractéristiques manifestes et biologiquement significatives d'une population qui change de manière directionnelle, il y a aucune raison de croire que nous ayons actuellement épuisé toutes les possibilités. »

⁹⁰⁴ Maynard Smith & Szathmáry 1995, p. 58. Voir aussi Szathmáry 1995 et Day 2012, p. 632.

Conclusion de cette partie et passerelle vers la suivante

Dans cette partie, nous avons défendu la thèse de la symétrie sur de nombreux fronts. Il s'agissait à la fois de soutenir sa vertu dans le cas général, rejeter les formes de hasard non épistémiques que l'on prétend associer à l'évolution, et enfin justifier que le pouvoir explicatif de cette théorie puisse, d'une manière ou d'une autre, être converti pour servir à la prédiction. Après quoi, nous avons déplacé son analyse sur un territoire disputé de la philosophie où s'opposent les partisans du réductionnisme et de l'émergentisme. Ayant pris parti pour les premiers, nous avons tout de même considéré que les problèmes que pose l'émergentisme sont riches d'enseignements pour qui veut construire un modèle prédictif de l'évolution. Ensuite, nous avons pris acte de la profonde insuffisance de la biologie évolutive dans ce domaine. Néanmoins, nous pensons avoir suivi des pistes qui permettront d'avancer dans la bonne direction. Profitons de ces lignes pour rappeler les plus décisives. Si l'on veut prédire l'évolution, il faut connecter des théories s'appliquant à différents niveaux d'organisation de la matière avec leur dynamique propre, bien que les niveaux supérieurs soient en principe réductibles aux niveaux inférieurs. Par conséquent, il sera nécessaire d'établir des ponts entre des domaines théoriques fort éloignés les uns des autres, de brancher des approches microscopiques et macroscopiques, puisque nous considérons que c'est par leur réunion que l'on produit une théorie plus complète (cf. Sober 1999, p. 556). La science qui s'annonce devra être construite par des tunneliers, dont les uns excaveront en partant du bas et d'autres creuseront en partant du haut, mais qui cherchent *in fine* à se rejoindre. Aussi, il nous faudra déterminer si la sélection est un processus fondamental, émergent ou encore une force résultante. La *fitness*, en ce qu'elle partage certaines de ses difficultés avec le concept de sélection devra pleinement être interrogée. Enfin, nous avons admis que la nouveauté, le rythme de l'évolution et l'évolutivité font partie des concepts incontournables dont il nous faudra affiner les définitions et préciser ce qui les déterminent. Pour atteindre tous ces objectifs, un travail d'analyse sur les contenus de la théorie sera requis et c'est ce à quoi nous nous emploierons dans la prochaine partie.

Deuxième partie

Analyse de la théorie de l'évolution, de sa structure et son histoire, afin de déterminer les sources de son potentiel prédictif

Introduction de cette partie

En traversant la première partie, nous avons été saisi par l'envergure de l'horizon qui se profile dans le champ scientifique lorsqu'on épouse la perspective de l'évolution cosmique. C'est là un point de vue proprement vertigineux que nous allons momentanément abandonner pour circonscrire le temps de quelques chapitres l'application du mot d'évolution à la vie. Notre objectif est d'identifier par l'analyse de la théorie biologique de l'évolution les ressources les plus dignes de servir à l'acte de prédire. Il sera inévitable que l'on s'interroge sur le sens des mots vie et évolution quand ils sont accolés. Au troisième chapitre, nous avons glané quelques graines contenant chacune un embryon de définition sur la vie. Il s'agissait de la production par des entités relativement simples de structures plus complexes (1), dynamiques (2), et capables d'en faire naître d'autres qui leur ressemblent (3). C'est là une définition tripartite que l'on retrouve chez Morange quand il dit de la vie qu'elle est « structure moléculaire, métabolisme, et reproduction⁹⁰⁵ ». Nous nous contenterons pour l'instant de cette définition, mais il est certain que le problème de sa délimitation rejaillira dans cette partie, car c'est bien une « question phénix » comme le dit Canguilhem⁹⁰⁶. Quant à l'idée d'évolution, on peut certes l'identifier au changement dans un excès de libéralité, mais comme il s'agit ici de considérer uniquement sa part biologique, il faudra encore préciser ce qu'il y a de remarquable dans ce changement. Sur ce point, les avis divergent. Pour certains auteurs, la solution consiste à délimiter une catégorie de changement propre à la biologie, comme le tentèrent Levins et Lewontin (1985, p. 86 *sqq.*). Ils distinguent deux modes de changement : le « transformationnel » et le « variationnel ». Le premier s'applique aussi bien aux individus ; aux étoiles ; à l'évolution lamarckienne et l'histoire humaine, etc. Il qualifie un type de changement semblable à un développement, soit la succession téléomatique⁹⁰⁷ d'une série de processus et d'événements qui trouvent leur raison dans le système considéré et

⁹⁰⁵ Morange 2003, voir l'intitulé et le début du chapitre XV. Par ailleurs, il considère que l'on ne doit pas accorder à l'une de ces propriétés une quelconque précellence hiérarchique vis-à-vis des autres (Ibidem, p. 216). Le lecteur intéressé trouvera d'autres critères définitionnelles de la vie – les *Lifeness signatures* – chez Malaterre 2010, voir aussi Cleland et Chyba 2002. Pour une étude critique de la définition de la vie, opposant la vie comme catégorie à la vie comme événement, voir Dutreuil 2018.

⁹⁰⁶ Canguilhem, in Pichot 1980, p. 10 de la préface.

⁹⁰⁷ On qualifie de téléomatique (Mayr 1974, section 2.2) un processus qui suit une série d'étapes s'acheminant vers une fin, mais dont le déroulement est entièrement contraint par des mécanismes et des lois, ce qui le distingue d'un raisonnement téléologique. On parle préférentiellement de téléonomique (Pittendrigh 1958, p. 394) pour décrire un processus téléomatique s'appliquant à des entités biologiques qui semblent suivre un programme, on peut donc l'utiliser pour qualifier le développement. Sur ces concepts, voir Williams 1966, p. 258 *sq.* ; Monod 1970, p. 25 *sq.*, mais encore Mayr 1982, p. 59-60.

non dans l'action de forces extérieures. Dans ce mode, les individus incarnent « les sujets » du changement. Quant au mode dit variationnel, il s'applique spécifiquement à l'évolution biologique dans son acception darwinienne⁹⁰⁸ : l'évolution se produit parce qu'il existe de la variation dans des populations et entre des individus qui sont en définitive les « objets » sur lesquels agissent des forces externes. Malheureusement, cette dichotomie présente d'évidents défauts et semble destinée à être submergée par des contre-exemples, mais l'on peut tout de même considérer qu'elle capture bien certaines spécificités de l'évolution à l'échelle populationnelle. Une autre manière d'envisager le changement en biologie revient à privilégier la modification de certaines entités au détriment d'autres. Par exemple, un compendium de la Synthèse Moderne a presque imposé auprès des apprenants et du grand public une vue restrictive d'après laquelle on pouvait résumer l'évolution à un changement de fréquence génétique⁹⁰⁹. À l'opposé se trouvent ceux qui admettent que l'évolution biologique intègre n'importe quelle variété de changement, pourvu qu'il s'effectue dans des organismes. C'est le cas de Kimura (1983, p. xiv) dans son grand ouvrage sur la théorie neutraliste : « J'inclus dans l'évolution tous les changements, grand ou petit, visible ou invisible, adaptatif ou non adaptatif. »

En l'absence de précisions, il faut donc considérer le syntagme « évolution biologique » comme une source d'équivoque. Comme le remarquait Gayon, on ne sait pas directement s'il renvoie à l'histoire des espèces et plus généralement de la vie, ou aux mécanismes nous permettant de la comprendre⁹¹⁰. L'ambivalence dont fait état Gayon contamine aussi la théorie en ce qu'elle présente une morphologie bicéphale que de nombreux commentateurs ont relevée. En voici un exemple tiré d'un ouvrage destiné préférentiellement aux étudiants en biologie, mais dont la lecture profitera également aux savants confirmés comme aux curieux :

En conséquence l'étude de l'évolution de la vie terrestre est double. [...] Deux versants à la théorie : historique et mécanistique. [...] (i) *Un versant descriptif*, dont le but est de raconter l'histoire des êtres vivants sur Terre depuis leur apparition. [...] (ii) *Un versant explicatif*, dont le but est de décrire les lois et les mécanismes qui sous-tendent cette histoire⁹¹¹.

⁹⁰⁸ C'est une opinion que soutient Mayr 1988, p. 17.

⁹⁰⁹ E.g. Dobzhansky 1937, p. 16. Pour sa part, Sober (1984, p. 29-30) pense que l'on peut certes définir l'évolution de la sorte, mais qu'il s'agit d'une règle empirique (*a rule of thumb*) qui ne saurait suffire.

⁹¹⁰ « L'on doit être ici conscient de l'ambiguïté du mot même d'évolution. La plupart du temps, l'on entend par là le processus de modification des espèces. Mais l'évolution peut aussi désigner l'histoire globale de la vie, en tant qu'elle met en jeu des ensembles d'êtres ou d'événements dont la compréhension ne se réduit pas au seul phénomène de modification de chaque espèce prise une à une. Il y a sans doute plus dans l'histoire de la vie que dans la modification des espèces. » Gayon 1995, p. 125.

⁹¹¹ David et Samadi 2011, p. 12-13. On notera que ce versant explicatif peut d'une certaine manière servir notre thèse dans la mesure où il est potentiellement prédictif : « Il s'agit ici de proposer des liens logiques permettant

Cette bipartition, dont nous disions qu'elle était assez récurrente pour s'imposer à notre attention⁹¹², est lourde d'implications pour notre projet prédictif. Le bon sens voudrait que lorsque l'on tend son regard vers l'avenir, le « versant descriptif » soit vide et doit être rempli par les organismes de demain comme les grands événements de la future biosphère, tandis que l'on ne s'imagine pas qu'il en va de même pour le « versant explicatif ». Nous sommes naturellement tentés de penser l'évolution comme une pièce de théâtre (cf. Hutchinson 1965) dont les répliques sont figées et où les situations passées sont autant de scénarios pouvant se rejouer sur une scène dont seuls les acteurs changent d'une représentation à l'autre. Or, une telle appréhension du procès de l'évolution, tout attrayante qu'elle puisse nous sembler, est en partie fautive. Notre dilection pour le raisonnement inductif nous murmure que des mécanismes connus de l'évolution seront à l'œuvre dans l'avenir, mais il faut bien comprendre que les entités biologiques créent et transmettent de nouvelles régularités, ce qui inclut dans une certaine mesure de nouveaux mécanismes de l'évolution. C'est là une éventualité que nous discutons au chapitre II, puisque nous y avons reconnu des types de régularités qui dissolvaient la frontière entre les sciences idiographiques et les sciences nomothétiques⁹¹³.

C'est pourquoi il sera nécessaire d'analyser les régularités et tendances de l'évolution les plus robustes, de les hiérarchiser et d'en percevoir les interconnexions, tout en cultivant une méfiance vis-à-vis de leur pérennité et une ouverture pour l'apparition de nouveautés radicales comme des régularités qu'elles instaurent. C'est ce que nous tenterons au chapitre IV en nous fondant sur une littérature qui s'est appropriée la célèbre formule de Theodosius Dobzhansky : « Rien n'a de sens en biologie, si ce n'est à la lumière de l'évolution⁹¹⁴. »

de prédire les phénomènes observés ou de les comprendre *a posteriori*. » Ibidem, page 13. Mais il faut préciser que nous avons soutenu qu'une prédiction rejoignait véritablement une explication lorsque cette dernière tendait à être une narration complète qui tient compte des détails attendant au versant descriptif que considèrent David et Samadi, ce qui n'est pas tout à fait la même chose.

⁹¹² Hempel (1965, p. 370) distingue « ce que l'on pourrait appeler l'histoire de la théorie des mécanismes sous-jacents de la mutation et de la sélection naturelle. » Voir aussi Gayon (2005a, p. 4) : « Ce qu'on appelle la 'théorie de l'évolution' est bien une vision intégrée de l'histoire de la vie, reposant d'une part sur des généralisations descriptives [...] et un corpus de lois causales qui encadrent ces patrons descriptifs ». On la trouve chez Gould (2002, p. 70) qui oppose « la théorie générale » et « sa structure » à « l'étude sur le tableau ».

⁹¹³ Cf. les régularités ondulantes de type 1 et 2.

⁹¹⁴ Dobzhansky 1972. Il s'agit du titre d'une intervention devant l'association nationale américaine des enseignants de biologie. Cependant, il semble que cette formule a d'abord été prononcée en 1964 à l'occasion d'une conférence devant la société américaine de zoologie. Toujours est-il qu'elle n'est que la reprise d'une pensée de Teilhard de Chardin que Dobzhansky appréciait avec une certaine distance critique (e.g. Dobzhansky 1967, p. 132 sq.). Voici la citation de Teilhard de Chardin (1955, p. 242) à laquelle nous faisons référence : « Une théorie, un système, une hypothèse, l'Évolution ?... Non point : mais, bien plus que cela, une condition générale à laquelle doivent se plier et satisfaire désormais, pour être pensables et vrais, toutes les théories, toutes les hypothèses, tous les systèmes. Une lumière éclairant tous les faits, une courbure que doivent épouser tous les traits : voilà ce qu'est l'Évolution. »

Ainsi, nous espérons que le versant historique de la théorie nous guide dans la compréhension des lois de l'évolution comme la reconnaissance de leurs limites. Ce faisant, nous ressentirons derrière ces tendances présumées de l'évolution, l'influence tantôt discrète, tantôt massive, mais invariablement présente d'une « loi » qui mérite de ce fait un traitement à part. Il s'agit de la sélection naturelle que nous étudierons en tandem avec le concept de *fitness* qui lui est associé au chapitre V. Son pouvoir sera investigué en profondeur puisque nous suspectons en elle un allié aussi puissant qu'inconstant, capable d'être notre meilleur soutien comme notre pire ennemi quand il s'agit de prédire. Enfin, nous porterons notre étude sur l'évolution de la théorie pour analyser au chapitre VI les concepts et découvertes qui ont récemment enrichi son arsenal explicatif – ou qui firent l'objet de récents développements – afin de dégager et clarifier ceux qui semblent les plus à même d'opérer une refonte prédictive de notre conception de l'évolution. Nous concluons ce chapitre par une brève discussion du futur de la théorie et du concept de sélection naturelle.

Chapitre IV

Les régularités et les tendances en biologie de l'évolution

Introduction de ce chapitre

Ce chapitre comporte deux sections de longueurs inégales. La première s'appuie sur notre analyse générale des lois produite dans la précédente partie et vise à cerner les spécificités des régularités que l'on rencontre en biologie. La seconde, qui est la plus longue, entend discuter des principales tendances de l'évolution et des régularités qui se dévoilent lorsque l'on contemple l'histoire du vivant. Comme prédire revient bien souvent à extrapoler, on comprend que ces régularités de l'histoire évolutive que sont les tendances discernables par l'étude du registre fossile peuvent se convertir en attentes sur son devenir. Elles ont valeur de guidage épistémique pour nos prédictions, et c'est pourquoi nous allons les examiner. Cependant, l'histoire qui nous intéresse est multiforme au point que chacun puisse n'en percevoir qu'un aspect pour manquer les autres comme dans la parabole des aveugles et de l'éléphant⁹¹⁵. Considérons d'abord la répétitivité. Jadis, l'histoire naturelle évoquait un monde vivant prisonnier d'un jour sans fin ; elle était le conte d'une nature sans « histoire » où la nouveauté figure comme le grand absent des versets de l'Ecclésiaste⁹¹⁶. Whewell remarquait justement que le concept d'histoire naturelle s'oppose strictement à celui d'histoire⁹¹⁷. Et bien que l'idée d'évolution ait chassé cette représentation, on rencontrera dans ce qui suit de nombreuses régularités qui ne sont en somme que des répétitions. Néanmoins, l'évolution évoque inmanquablement l'image du progrès, soit un changement orienté dans une direction donnée que certains assimilent à un développement. En vérité, notre vision moderne de l'évolution englobe de la répétition, des événements uniques, des tendances contraires qui se succèdent, et d'autres qui se prolongent. Il n'est pas aisé d'ordonner la présentation d'un tel

⁹¹⁵ Cette célèbre parabole met en scène six aveugles touchant un éléphant par différents côtés et qui en retirent des interprétations qu'ils ne parviennent pas à concilier.

⁹¹⁶ « Ce qui a été, c'est ce qui sera, ce qui s'est fait, c'est ce qui se fera : rien de nouveau sous le soleil ! S'il est une chose dont on puisse dire : 'Voyez, c'est nouveau, cela !' – Cela existe déjà depuis des siècles qui nous ont précédés. » *La Bible* (TOB). Qohéleth ou l'Ecclésiaste, chapitre I, versets 9-10. On peut également lire chez Hegel (1832, p. 52) une formule qui dépeint une histoire de la nature dominée par la répétition : « La nature est comme elle est, ses changements ne sont par suite que des répétitions et son mouvement est circulaire. »

⁹¹⁷ « Mais l'expression histoire naturelle nous a tellement habitués à une utilisation du mot histoire qui n'a que très peu de rapport avec le temps, de sorte que, si nous devions utiliser le mot historique pour décrire les sciences paléontologiques, il risque constamment d'être mal compris. Le fait est [...] que l'histoire naturelle, lorsqu'elle est systématiquement traitée, exclut rigoureusement tout ce qui est historique ; car elle classe les objets par leurs propriétés permanentes et universelles ; et n'a rien à voir avec la narration de faits particuliers et occasionnels. » Whewell 1837[1847], vol. III, p. 532.

capharnaüm. Nous avons choisi d'étudier les tendances évolutives selon trois couples dont les membres sont antinomiques l'un vis-à-vis de l'autre : le progrès contre l'extinction ; la diversification et la simplification ; la répétition contre la nouveauté.

4.1. Des qualifications que reçoivent les régularités en biologie de l'évolution

Le XIX^e siècle fut certainement le moment d'une hypertélie législative en biologie. Voici d'ailleurs un bref échantillon des lois produites en ce temps pour illustrer notre propos⁹¹⁸ : lois de Lamarck de l'usage et du non-usage (1809) ; loi de corrélation de Cuvier (1812) ; loi de Gloger (1833) ; loi de Bergmann (1847) ; « loi » de Mendel (1865) ; loi biogénétique fondamentale de Haeckel⁹¹⁹, loi d'Allen (1877), lois de Cope (1887 ; 1896), mais encore de Dollo (1893). Cette liste n'est qu'indicative, mais l'on demeure stupéfait par une telle abondance. Darwin n'est pas en reste puisqu'il utilise fréquemment ce qualificatif pour décrire pas moins d'une « quarantaine⁹²⁰ » de régularités ou corrélations plus ou moins corroborées, et bien entendu la sélection naturelle⁹²¹. Au XX^e siècle, les lois nouvelles se font rares. On pourrait certes citer les lois de l'hérédité mendélienne, mais elles sont en partie des redécouvertes⁹²². Le dogme central de la biologie (Crick 1958, p. 153 ; Crick 1970) mériterait sans doute d'être qualifié de loi, mais la découverte des transcriptases inverses⁹²³ l'a quelque peu « ébranlé » comme l'écrit Michel Morange⁹²⁴. Une longue enquête incluant une analyse bibliométrique, de l'histoire et de la sociologie des sciences, serait requise afin de déterminer la réalité comme les causes du déclin hypothétique des lois en biologie. On pourrait éprouver l'hypothèse suivante : les travaux d'épistémologues arguant des différences essentielles que présentent les lois de la physique-chimie par rapport aux lois de la biologie ont rendu les

⁹¹⁸ Nous présenterons la plupart de ces lois dans la suite de notre exposé. Il convient de dire qu'elles ne sont pas toujours nommées de cette manière par leurs auteurs respectifs.

⁹¹⁹ Cf. Haeckel 1866 ; 1874. Voir Gould 1977, p. 76 *sqq.* Sur les « lois » qui préfigurent celle d'Haeckel, et notamment la loi de Meckel-Serres, voir Russell 1916, p. 120-126 et p. 254-255.

⁹²⁰ Nous tenons cette valeur de la thèse de Michel-Bechet (2013, p. 175-176) : « Nous en avons répertorié une bonne quarantaine, qui vont de la loi de la couleur des coquillages en fonction de la profondeur de l'eau et de la latitude, à la loi de sélection naturelle, en passant par les lois de la variabilité, les lois de la reproduction, de l'hérédité, de l'embryologie. »

⁹²¹ On trouve chez Darwin (1859, p. 489-490) une présentation quasi-axiomatique de la sélection naturelle dans laquelle le biologiste anglais énumère précisément les lois qui la sous-tendent : loi de la reproduction, de l'hérédité, de la variabilité, des conditions de vie, de l'usage, de l'accroissement exponentielle, tout cela conduisant par la sélection naturelle à la divergence ou l'extinction.

⁹²² À ce sujet, voir tout particulièrement Morange 1994, p. 23.

⁹²³ Cf. les travaux de Beljanski, Temin, Baltimore. Voir par exemple Temin et Mizutani 1970.

⁹²⁴ Morange 1994, p. 218-221. La section intitulée le « dogme ébranlé » traite notamment de la découverte de la transcriptase inverse et de son impact.

praticiens de cette discipline plus précautionneux au point qu'ils se montrent rétifs à employer ce terme⁹²⁵. L'enquête susmentionnée étant hors de notre portée, nous nous contenterons de préciser les différences essentielles dont il a été question.

À ce propos, John Beatty nous soumet un dilemme qui rapporte le statut des lois en biologie à la thèse de la contingence de l'évolution et que nous reproduisons ci-dessous :

Toutes les généralisations sur le monde vivant :

a) ne sont que des généralisations mathématiques, physiques ou chimiques (ou des conséquences déductives de généralisations mathématiques, physiques ou chimiques et de leurs conditions initiales),

b) ou sont distinctement biologiques, auquel cas elles décrivent les résultats contingents de l'évolution⁹²⁶.

De deux choses l'une : soit l'on admet que Beatty nous propose un faux dilemme, soit on en reconnaît la pertinence. Commençons par la première alternative : rien ne s'oppose à dire que les entités biologiques manifestent des comportements réguliers qui sont des cas particuliers de généralisations venant de la physique-chimie et qu'en même temps ils en démontrent d'autres que l'on ne saurait dériver immédiatement de ces mêmes lois. Ce faisant, on sacrifie le caractère mutuellement exclusif des propositions *a* et *b* pour conserver leur valeur de vérité. Mais si l'on conçoit que les entités biologiques sont obligées d'obéir aux lois de la physique-chimie de telle sorte qu'elles ne présentent qu'un « semblant de liberté⁹²⁷ » ou d'autonomie vis-à-vis de ces dernières, et partant, si l'on adopte la perspective de l'évolution cosmique, il vient que la proposition *a* est vraie et la contingence des régularités dépend justement des « conditions initiales » qu'intègre la première corne du dilemme. Ainsi, la contingence qu'exprime la proposition *b* ne doit plus s'entendre comme l'expression d'une pure absence de nécessité, mais bien comme une dépendance causale entre des conditions initiales et les lois générales de la proposition *a*. En choisissant cette option, on expurgerait d'autant plus la biologie de ses lois propres, car on leur retirerait toute valeur pratique. En effet, nous suggérons au chapitre III que la *compression* de l'information explique la difficulté à traduire efficacement les régularités de haut niveau en un sous-ensemble des lois de plus bas niveau.

Par souci de commodité, nous ferons comme si les propositions *a* et *b* ne sont en fait que subcontraires, soit des propositions antithétiques non universelles. Autrement dit, les

⁹²⁵ Il n'est pas exclu que cette précaution se soit répandue dans l'ensemble de la communauté scientifique. Les pratiques en matière de publication, la manière de conduire des projets de recherche et le caractère collectif de ces projets, sont tout autant d'hypothèses à examiner pour ceux qui voudraient se lancer dans un tel projet.

⁹²⁶ Beatty 1995, p. 46-47.

⁹²⁷ Nous avons choisi de traduire ainsi l'expression *spurious freedom* qu'emploie Lotka 1922b, p. 152.

organismes respectent les lois de la physique-chimie, mais ils « obéissent en plus à d'autres lois ; ils doivent satisfaire à d'autres contraintes, de nutrition, de reproduction, etc., qui n'ont aucun sens dans le monde inanimé. » Cette déclaration de François Jacob (1981, p. 111) semble assez innocente pour n'appeler aucun commentaire. Mais c'est sans compter sur les philosophes des sciences qui prêtent au mot de loi un sens fort, le restreignant de ce fait à des régularités qui s'appliquent potentiellement dans la totalité de l'espace et du temps, et ne souffrent aucune exception (cf. 2.2.2). Dès lors, on ne peut pas parler des généralités de la proposition *b* comme de véritables lois. C'est ce que considère le philosophe australien John Jameson Carson Smart au troisième chapitre de son *Philosophy and Scientific Realism*. On ne saurait parler de lois en biologie de l'évolution puisque les prétendus énoncés nomiques en question font toujours référence à un lieu : la Terre, et jamais ne s'en extraient. Ces lois ne peuvent donc prétendre à une quelconque universalité (cf. Smart 1963, p. 54). Quand bien même on tenterait de leur conférer cette propriété, elles finiraient toujours par être falsifiées. De manière corollaire, on peut considérer avec Kochanski (1973, p. 42) qu'une fois précisées pour qu'elles soient sans exception, elles en viennent à s'appliquer à une collection si limitée d'entités qu'elles en perdent tout intérêt. Elles sont alors vidées de leur pouvoir descriptif et prédictif. Ce que disait Boutroux (1874, p. 130) à propos de la psychologie s'applique ici : « La loi tend à se rapprocher du fait. » Mais revenons à Smart. À l'en croire, cet état de fait s'explique parce que les lois physiques s'appliquent à des entités simples et homogènes, tandis que les entités biologiques sont trop complexes et idiosyncratiques (Smart 1963, p. 55), mais il ne s'agirait là que d'une différence de degré et non une distinction « tranchée » (Ibidem, p. 61). Contre cet avis, on trouve la position de Longo et Montévil (2012) qui nous semble réactiver la métaphore du théâtre que nous employâmes dans l'introduction de ce chapitre. Ils considèrent que du point de vue des lois, la biologie et la physique sont « dans une situation opposée » avec en biologie des « tendances génériques » qui s'appliquent à des « objets spécifiques ». S'il est permis de penser les objets de la physique comme génériques, on ne voit pas en quoi les tendances qu'ils exhibent seraient spécifiques. Qui plus est, le fait même que des entités biologiques apportent dans le monde de nouvelles tendances semble démentir davantage la symétrie qu'ils ont postulée. Quoi qu'il en soit, l'écart manifeste que présentent les lois en biologie vis-à-vis de leurs équivalents en physique, constitue un argument fort pour leur substituer une appellation moins prestigieuse. C'est le cas de Simpson (1949, p. 114-115) puisqu'il considère que les lois biologiques et les lois humaines sont

violées par de nombreux contre-exemples, tant et si bien qu'il est plus judicieux de les traiter comme des tendances⁹²⁸. Pour sa part, Scriven (1959, p. 481) préfère parler de régularités. Quant à Rensch (1960, p. 95-96), il appelle règles les propositions générales en biologie⁹²⁹. Enfin, Lawton (1999, p. 187) nie que l'on rencontre de lois universelles en écologie, mais plutôt ce qu'il qualifie tantôt de règles ou de motifs réguliers (*patterns*).

N'y a-t-il là qu'une dispute sémantique ? Après tout, règles, généralisations, tendances et lois, ne sont que des vocables laissés à l'appréciation des savants qui peuvent « décider de les utiliser à leur convenance⁹³⁰. » Nous citons là Brandon qui considère que la biologie de l'évolution présente des régularités contingentes qui se déclinent selon deux types⁹³¹ et se distinguent essentiellement de leurs analogues venant de la physique par une extension et une projectibilité limitée⁹³², mais ne voit pas d'objection fondamentale à traiter la sélection naturelle ou l'équilibre d'Hardy-Weinberg comme des lois, si ce n'est sa préférence pour le « conservatisme linguistique » (Ibidem, p. 487). Ce choix n'est pas suivi par tous ceux qui reconnaissent les limites évidentes des généralités en biologie, mais emploient malgré cela le mot de loi. Dans cet ensemble, on trouve Van Valen (1973, p. 16) qui pense que les lois ont été mal jugées en biologie parce qu'elles ont été mal formulées ; elles sont importantes et il ne faut pas s'interdire de les rechercher et de les nommer ainsi. Mayr parle volontiers de lois, mais leur ajoute l'adjectif probabilistes, reconnaissant qu'elles admettent des exceptions⁹³³ et des limites qui tiennent à la multiréalisabilité des phénomènes biologiques et le pluralisme adopté dans cette science⁹³⁴. Gayon et Montévil (2017, p. 320) admettent que les lois « n'ont pas besoin d'être des propositions vraies de portée illimitée ». À en croire leur avis, les

⁹²⁸ Pareillement, nous présentions en 1.3.3.2 le cas de Rosenberg (1985, p. 216) qui considère qu'en biologie on ne fait pas de prédictions en se fondant sur des lois mais que l'on énonce plus modestement des tendances.

⁹²⁹ Rensch présente d'ailleurs une trentaine de règles (Ibidem, p. 107-110). Elles concernent l'écologie, la démographie, la physiologie, la dynamique de l'évolution, l'adaptation, l'absence de couleurs vives chez les oiseaux aux mœurs nocturnes, etc. Nous reviendrons sur certaines d'entre elles dans la suite de notre exposé.

⁹³⁰ Brandon 1996, p. 487.

⁹³¹ Il distingue d'un côté les généralisations analytiques comme le serait à ses yeux la sélection naturelle, et de l'autre des généralisations empiriques et contingentes, comme l'équilibre d'Hardy-Weinberg, la loi de régression de Galton, le code génétique (Ibidem, p. 454-456).

⁹³² Ibidem, voir notamment les pages 444 et 453. La projectibilité est dans son article la propriété qui semble définir de manière exemplaire ce qu'est une loi.

⁹³³ Mayr 1982, p. 48-49. De même, Haufe (2012 ; 2013) défend l'usage du mot en biologie en dépit des contre-exemples dont il souffre. Il fait preuve d'éclectisme par le vocabulaire qu'il emploie, parlant tantôt de lois, de lois-tendances, de principes. À ce propos, le principe de dérive (PD) et le principe de sélection naturelle (PNS) sont pour lui des lois-tendances contingentes si l'on considère leur apparition et leur non-réductibilité, mais nécessaires au regard des probabilités (*chances*) qui leur sont associées (cf. Haufe 2013, p. 289 et 293).

⁹³⁴ Mayr 1988, p. 19. Sober (1997, p. 466-467) affirme que la multiréalisabilité et le pluralisme ne démontrent pas l'inexistence des lois en biologie. Il conçoit que ce sont nos stratégies de modélisation qui nous empêchent de les découvrir. C'est ainsi qu'il conclut son article, sans toutefois ébaucher des pistes pour résoudre ce problème : « Peut-être est-il temps de considérer que la biologie n'a pas de lois empiriques de l'évolution du fait de la stratégie de modélisation que les biologistes ont adoptée. » Sober 1997, p. 467.

propositions générales de la biologie ne seraient que des « idéalizations » au même titre que les lois de la physique, et peu importe qu'elles manquent de pouvoir prédictif tant qu'elles énoncent les conditions sous lesquelles on peut « observer un comportement spécifique ».

Nonobstant ce que nous avons dit en 2.2.2 sur les clauses *ceteris paribus* et la volonté de simplification qui encadrent la production d'énoncés nomiques, il nous semble que parler d'idéalizations, voire de constructions de l'esprit, pour traiter l'ensemble des régularités qui se dévoilent en biologie, est inadapté. Nous avons admis en 2.2.3 l'existence de *régularités ondulantes* qui décrivaient des manières de transformer l'énergie, et pour le type 2 de transmettre tout ou partie d'une organisation complexe, car supramoléculaire, réalisant l'une de ces transformations. En sciences de la vie, elles se rapportent au fait général de l'hérédité et sont « distinctement biologiques » comme l'entendait Beatty (1995) avec la proposition *b*. Elles se rapprochent des lois physiques car elles présentent potentiellement une projectibilité illimitée, ce que Brandon a manqué de considérer. D'un point de vue spatial, rien n'interdit que la vie ne s'émancipe de la Terre ou d'une autre planète pour coloniser d'autres mondes⁹³⁵. Telle qu'on la connaît, la vie ne pourrait prospérer partout dans l'univers, mais ici nous adoptons la perspective d'un espace absolu en ignorant l'état local des paramètres physiques. C'est d'ailleurs ainsi que l'on conçoit la projectibilité illimitée des lois de la physique, car il est bien assuré que certaines d'entre elles ne sauraient s'appliquer dans des conditions extrêmes. Considérons maintenant l'extension temporelle. L'argument est en somme similaire pour le rapprochement des lois physiques et biologiques. Dans un lointain futur, des lois décrivant une gamme de phénomènes physiques ne s'appliqueront plus (cf. 2.2.3). Par la reproduction, il semble que la vie puisse perdurer indéfiniment à moins que l'on ne contrarie cette immortalité présumée par les conditions extrêmes que nous réserve l'univers dans ses phases tardives, mais cela dépend encore des scénarios envisagés. L'hypothèse de la grande déchirure (*Big rip*) ne laisse que peu de place au doute : l'on ne voit pas comment le vivant pourrait s'opposer à une telle issue. Quant aux variantes de la mort thermique de l'univers, elles se produiront dans un temps si éloigné que l'on puisse imaginer une vie généralisée dans le cosmos, mais qui devra régler deux problèmes d'importance : la réduction de l'énergie disponible compte tenu de la mort des étoiles et l'accroissement global de l'entropie⁹³⁶. Si le

⁹³⁵ S'il est prouvé que certains organismes et molécules organiques peuvent être projetés dans l'espace par des événements cataclysmiques (comme cela a été avancé pour l'expulsion dans l'espace de matière par un choc météoritique ou un supervolcan) et y subsister, alors on aurait une sorte de panspermie. Dans le cas contraire, cet ensemencement sera le fait d'espèces dotées d'une technologie suffisante, que ce soit la nôtre ou une autre.

⁹³⁶ Bernal (1929, p. 35-36) envisagea qu'une forme de vie intelligente pourrait réorganiser l'univers afin de retarder, si ce n'est empêcher sa mort thermique. On trouve une hypothèse similaire chez Dyson (1979, p. 448)

monde organique peut surmonter cette tendance invincible, ainsi que l'expansion de l'univers, et même les inverser, alors il méritera le qualificatif d'émergence révolutionnaire que nous jugions hautement spéculatif, si ce n'est fantaisiste (cf. 3.3.3).

Tout ce que nous avons admis avec les régularités ondulantes de second ordre, c'est que des régularités partent d'une origine donnée et se propagent dans l'espace et le temps selon un rythme quasi-continu et une plus grande susceptibilité aux influences extérieures. Ce qui fait qu'elles sont plus instables et que leur taux de variation est plus important que celui des lois de la physique. Ainsi, nous rejoignons par des chemins détournés la conception de Mitchell (2002, p. 333-334) qui admettait différents degrés de stabilité des lois en fonction du contexte, avec des lois plus stables en physique et d'autres plus labiles dans les sciences spéciales comme la biologie. C'est aussi ce que semble nous dire Beatty : « Et pendant que l'évolution crée de nouvelles règles et enfreint les anciennes règles, les règles de l'évolution se changent d'elles-mêmes⁹³⁷. » Sous la profusion de règles nouvelles, subsiste une continuité que l'on ne peut éliminer, c'est la reproduction. Les règles présentes de l'évolution sont un héritage et les nouvelles le seront à leur tour. En plaçant le fait héréditaire au-dessus des autres propriétés instanciées par les organismes, nous conférons à notre conception des lois biologiques une forme de monisme. Cette précellence n'a pas suffisamment été considérée par les savants. Comme nous le verrons en étudiant la diversification comme tendance, c'est bien souvent cette propriété qui reçoit la plus haute attention. Par exemple, dans la présentation axiomatique de l'évolution darwinienne proposée par Lewontin (1970), l'hérédité n'apparaît que dans les deuxième et troisième propositions. Il en va de même pour la version remaniée de cette axiomatisation (Lewontin 1978, p. 220), avec cette différence : l'hérédité est désormais érigée en « principe d'hérédité » au deuxième rang des axiomes. En revanche, les savants ont effectivement discuté de la nomicité de certaines régularités associées à la reproduction, comme la génétique mendélienne⁹³⁸, et l'équilibre d'Hardy-Weinberg, mais ce n'est pas ce que nous proposons ici. Nous affirmons que les généralisations « distinctement biologiques »

dans laquelle une vie réordonne le cosmos par la transformation de matière en radiation orientée judicieusement de sorte que cette opération annule un éventuel destin funeste du cosmos pour la prospérité de la vie.

⁹³⁷ Beatty 1995, p. 75, voir aussi Brandon 1996, p. 452. Dans notre conception, « les anciennes règles » correspondent à des régularités biologiques et non aux lois de la physique, sans quoi on aurait un cas d'émergence révolutionnaire. Certes, nous avons admis que le fait de défaire de précédentes régularités non fondamentales invitait à concevoir une version plus faible de ce concept, mais il semble difficile d'éviter de restreindre son usage, sans délimiter ce qui constitue une nouveauté révolutionnaire (cf. 4.2.3).

⁹³⁸ E.g. Ruse 1970. Considérant la critique de Smart, il défend une version de la génétique mendélienne qui ne fait pas référence explicitement à la Terre. Voir aussi Lorenzano (2006, p. 149) qui produisit une reformulation des lois de Mendel et notamment la loi de distribution des caractères (*the law of matching*) de telle sorte qu'elle ne fasse aucune référence à des créatures particulières, acquérant de ce fait un caractère systématique qui accroît son extension et limite le risque qu'elle soit réfutée.

se rapportent à la reproduction *lato sensu*, et qu'il serait par ailleurs faux de les qualifier d'accidentelles, étant donné que leur répartition dans l'espace et le temps – soit leur fréquence absolue – dépend de la rencontre entre la constitution des organismes et les caractéristiques de leur environnement, autrement dit de la sélection naturelle.

4.2. Les tendances et les régularités principales dans l'histoire de la vie comme sources de prédiction

L'évolution semble prédictible dans la mesure où elle est attendue, mais bien que nos attentes reposent sur des tendances exprimées dans l'histoire de la vie dont nous ne saurions garantir la pérennité, il reste que ces dernières nous livrent des éléments de réponse pour la question suivante : que prédit-on avec la théorie de l'évolution ? Les explorer représente notre meilleure chance de progresser dans notre enquête, quand bien même elles pourraient nous égarer. Gould (1996, p. 45 *sq.*) remarque d'ailleurs qu'elles sont une source d'illusion parce qu'elles nous fascinent. Elles nourrissent notre arrogance, mais elles font obstacle à notre compréhension de l'évolution. On aurait tort de rejeter la critique de Gould sous prétexte qu'elle s'entende comme une défense de la contingence et non un authentique appel à la prudence. Le paléontologue américain a raison de craindre qu'une telle approche puisse nous faire glisser vers un finalisme larvé ; qu'elle soit toujours le risque de manquer la multitude des causes pour ne conserver que l'effet visible en surface ; qu'elle rétrécisse notre champ de vision de sorte que l'on ne perçoit plus les battements de « l'éventail des possibles⁹³⁹ ». Nous garderons à l'esprit ses conseils en étudiant les six régularités que nous avons choisi d'assembler par des paires constituées d'opposés : le progrès et l'extinction, la diversification et la simplification, la répétition et la nouveauté.

4.2.1. Le couple progrès-extinction

Nous avons choisi d'ouvrir notre examen des tendances par le couple progrès-extinction car son premier membre est celui que l'on confond le plus communément avec l'idée d'évolution et qu'on l'associe intimement à la plupart des tendances que nous allons étudier,

⁹³⁹ Gould 1996, p. 49.

mais encore à la sélection naturelle. Quant à elle, l'extinction est un terme moins polysémique, mais bien ambivalent : elle traduit l'arrêt définitif du progrès dans une lignée ou une direction donnée, comme elle se donne parfois d'être la condition du progrès pour d'autres. En considérant la multitude de sens et de processus que recouvrent ces deux termes, nous pensons qu'il est justifié de traiter ce binôme en premier.

4.2.1.1. Des sens du progrès en biologie

Dans la galerie de paléontologie et d'anatomie comparée du Muséum se trouve une série de fossiles qu'on appelle le troupeau de l'évolution. Le buste de celui qui a décidé de sa création les contemple dans la mort qui les unit. Il s'agit d'Albert Gaudry. Serait-il encore en vie qu'on le rencontrerait en lieu et place de la pierre qui lui sert d'effigie. À un passant aussi curieux que chanceux, il pourrait offrir les pensées que lui inspirèrent de son vivant les espèces disparues et finir par ce commentaire : « Ainsi, l'histoire du monde nous révèle un progrès qui s'est continué à travers les âges⁹⁴⁰. » Mais d'autres savants, quoiqu'ils fussent animés par des conceptions différentes, ne manquèrent pas d'affirmer l'évidence du progrès dans l'histoire de la vie. Pour Huxley (1957, p. 21), il y a bien une « doctrine scientifique du progrès », c'est un « fait » et non « un mythe » qu'il nous faut embrasser afin que nous puissions en tant qu'espèce progresser (Ibidem, p. 40). Quant à Dobzhansky (1967, p. 119), il ne nie pas qu'il existe ici et là des régressions, mais si l'on regarde la vie dans son ensemble, alors on doit reconnaître que « les preuves sont assez claires ».

Mais que faut-il entendre par progrès ? Ces auteurs ont-ils vu la même chose et tiré les mêmes conclusions en contemplant « le troupeau de la vie » ? Avec les maigres citations que nous venons de fournir, on ne saurait les concilier au-delà d'une évidence partagée. C'est pourquoi il est préférable d'en revenir à l'étymologie et l'analyse sémantique. Le progrès qualifie à l'origine un changement neutre : c'est l'idée d'une avancée dans le temps ou encore d'un déploiement dans l'espace que porte le mot latin *progressus* et qui s'applique dans le

⁹⁴⁰ Gaudry 1896, p. 205. Tout au long de cet ouvrage, il s'efforce d'établir la réalité du progrès en traitant de facultés telles que mobilité, la préhension, la sensibilité. Par ailleurs, il considère que cette tendance au progrès ne se rapporte pas à la compétition en lien avec la sélection, tout comme il rejette la théorie des catastrophes et nie que les croisements puissent l'expliquer (Ibidem, p. 30-31, p. 202-203). Il semble parfois agnostique quant à la cause d'un progrès qu'il prétend évident (cf. p. 202-203), et doute de sa pérennité sauf dans le cas de l'Homme, ce qui fait qu'il est difficile de lui accorder une vertu prédictive. Cependant, il convient finalement que Dieu guide l'évolution des espèces, et de fait le créateur est bien l'origine de ce progrès (Ibidem, p. 206). Sur la vie de Gaudry et ses conceptions sur l'évolution, voir tout particulièrement Tassy 2020.

champ militaire⁹⁴¹. À ces sens se sont superposés celui d'ajout, mais aussi d'irréversibilité. Le terme a acquis au fil du temps une signification méliorative, ce qui est compréhensible quand on songe à son acception d'origine militaire. Parce que le mouvement permet bien souvent d'emporter la décision du destin, une percée résonne comme un pas vers la victoire. Les deux facettes du progrès que nous venons de rencontrer, dont l'une est neutre et l'autre méliorative, se retrouveront associées à l'évolution. En effet, on rencontre bien des auteurs pour lesquels l'évolution se confond avec une forme de changement dénuée de toute qualification axiologique⁹⁴². Cependant, il est plus fréquent de lui associer l'idée d'un progrès décrivant la marche d'une entité ou d'une collection d'entités en direction d'une situation qui est d'une certaine façon meilleure, que l'on puisse quantifier ou non un tel mouvement. Cette acception est d'ailleurs celle qui a dominé l'usage des mots d'évolution et d'évolutionnisme dans les sciences humaines et en biologie au XIX^e siècle⁹⁴³. Pour Michael Ruse (1996), la révolution industrielle a favorisé l'idée d'un progrès que l'on peut saisir comme un fait, mais aussi comme une tendance inexorable et ubiquitaire affectant aussi bien l'Homme que la nature.

Cela dit, ce rapprochement ne s'explique pas que par des facteurs externes. L'idée du progrès n'a pas été uniquement transposée dans les sciences de la nature et l'évolutionnisme naissant parce qu'un auteur particulier était influencé par l'idéologie de son temps ou encore de sa classe sociale⁹⁴⁴. Non que nous récusions toujours ces explications, mais il semble qu'un phénomène commun à l'homme en tant qu'organisme et au reste du vivant a pu servir de tiers médiateur entre les notions de progrès et d'évolution. L'humain n'a pas attendu l'émergence du capitalisme pour penser la nature à la manière d'un développement, soit une série d'étapes qui se succèdent de manière déterminée et dont la connotation axiologique positive est portée selon nous par l'idée de croissance, autrement dit une progression manifeste que l'on peut en outre quantifier. En effet, il existe des récits cosmogoniques dans lesquels la divinité ou le monde s'extrait d'un œuf primordial qu'on appelle parfois l'œuf cosmique. C'est le cas notamment du mythe Taoïste de *Pan Gu* ou encore du *Brahmanda Purana* de la tradition hindoue. Revenant à la biologie, on voit bien comment il est aisé de penser l'histoire du vivant comme le déroulement de ce qui était présent de manière latente au cœur des êtres vivants. L'étymologie même du mot évolution nous y invite puisqu'elle nous enseigne qu'il

⁹⁴¹ Voir par exemple le Wiktionnaire ou le CNRTL.

⁹⁴² Il en a été question en partie I à propos de l'histoire et de l'évolution cosmique. Voir aussi Lalande 1930, p. 6.

⁹⁴³ Voir par exemple les travaux de Lewis Morgan (1877) en anthropologie. Sur l'affinité sémantique entre l'évolution biologique et le progrès, lire Gargaud et Lecointre 2013, p. 24, l'encadré 1.

⁹⁴⁴ Cf. la critique de Darwin par Marx et Engels que nous avons évoquée en partie I, ou encore la lecture que fait Canguilhem (1977) de la doctrine de Spencer.

dérive du latin *volvo* qui signifie rouler, faire rouler ou encore l'action de dérouler⁹⁴⁵. C'est donc par une *évolution* littérale que les feuilles se déploient lors du débourrement, de même pour les frondes des fougères. La proximité sémantique est encore plus manifeste si l'on considère que la théorie de la préformation – le *praestabilisme* de Kant – fut aussi appelée théorie de l'évolution⁹⁴⁶. On ne sera pas surpris que ce cadre conceptuel serve de moule pour la théorie transformiste. Les exemples ne manquent pas avec notamment Chambers⁹⁴⁷, mais encore Gaudry (1896, p. 30) chez qui il sert d'analogie servant son exposé.

Néanmoins un tel rapprochement est pour le moins douteux. En effet, il est délicat de concilier la conception développementale de l'évolution comme le déploiement successif de virtualités présentes dans la matière, et ce en adéquation avec les théories préformationnistes, à celle d'un progrès qui se conçoit comme un dépassement aussi bien qualitatif que quantitatif des états précédents. De fait, considérer que ce dépassement n'est qu'un déroulement revient peu ou prou à dire que les choses n'ont changé que superficiellement, c'est-à-dire par la forme extérieure et non en substance. À cela s'oppose l'idée d'une évolution et d'un développement qui s'effectuent par ajouts successifs d'éléments qui n'étaient pas présents dans une lignée ou un organisme donné. Suivant cette conception, la théorie de l'évolution se rapprocherait de l'épigenèse. Mais quelle que soit l'affinité considérée, on trouvera des ambiguïtés à joindre développement, évolution et progrès. Premièrement, parce que le concept de développement se rapporte à celui de cycle de vie. Mais ce n'est pas tant l'antinomie entre la cyclicité des histoires individuelles et la linéarité de l'histoire progressive des espèces qui se révèle problématique. Le fait est que le développement précède de manière certaine la sénescence ou le déclin, et en définitive la mort. De là à dire que l'on ne peut pas cultiver sous ce schème une idéologie aussi foncièrement progressiste qu'optimiste, il n'y a qu'un pas que le lecteur standard de Spengler (1918-1922) n'hésiterait pas à franchir. D'un point de vue prédictif, le conflit entre l'évolution et le développement est tout aussi saillant. Dans sa thèse, Huneman (2000, p. 717) remarque que le développement nous laisse saisir un « aboutissement anticipé : forme adulte ou mort » tandis que le « changement évolutionniste est sans fin ». Cette dissension est celle qui fit de Von Baer un adversaire de la théorie de l'évolution. Nous laissons le soin à Edward S. Russell de commenter et citer cet auteur :

⁹⁴⁵ Cf. le Wiktionnaire ou encore le CNRTL.

⁹⁴⁶ Cf. Kant 1790, § 81, p. 368. Sur la préformation et l'épigenèse chez Kant, voir Huneman 2008a, p. 319. Sur les théories du développement et l'évolution, lire Richards (1992b), mais encore Canguilhem *et al.* 1962.

⁹⁴⁷ Sur Chambers et ses théories (1844), voir Ruse et Travis 2009, p. 473-475 ; Ruse 2013, p. 44.

Il rejette entièrement la sélection naturelle, considérant que l'évolution, comme le développement, doit avoir une fin ou un but (*Ziel*) – 'Un devenir sans but est en général impensable'⁹⁴⁸.

Rien ne s'éloigne davantage de la conception de l'évolution d'un Gould ou des néodarwiniens convaincus que l'évolution n'a pas de but, pas même l'Homme⁹⁴⁹. Cette considération, nous la tenons de Simpson qui concevait « l'opportunisme⁹⁵⁰ » d'une vie dirigée par la sélection, et nous pourrions la lire dans la critique qu'opposa Dobzhansky (1967, p. 118) aux partisans de l'orthogénèse : leur évolution-développement n'est qu'un « terne récit » (*dull affair*) sans vraies nouveautés. Plus près de nous, la conception d'une évolution épousant dans ses grandes lignes la forme d'un développement, comme celle de Spencer dominée par une loi de différenciation⁹⁵¹, fut vigoureusement rejetée par Morange comme le ver glissé dans le fruit, déformant notre perception collective du phénomène évolutif au point de lui conférer une saveur trompeuse, qui est celle du progrès. À l'en croire, ce serait même le « Pêché originel, dont la biologie a eu bien du mal à s'extraire⁹⁵² ». C'est en partie sur cette considération que le biologiste et historien des sciences préfère au mot d'évolution celui d'histoire⁹⁵³. Nous pouvons à présent conclure ce paragraphe en dégagant les leçons que nous tirons de notre étude du triptyque évolution-progrès-développement. Il y a là deux écueils à éviter. D'un côté, il ne faut point concevoir l'évolution comme guidée sur des rails à la manière d'un pur développement, mais de l'autre, il est fâcheux de lui retirer toute directivité, car nous l'avons vu de manière hyperbolique avec Von Baer, ne pas penser de but, ne pas nourrir des attentes, cela revient parfois à s'empêcher de concevoir le devenir. Entre ces termes se trouvent la voie médiane que nous devons suivre et le progrès : il présente une direction, mais il n'a pas de fin.

Cette directivité ne vaut scientifiquement que si elle est au moins descriptible, au mieux quantifiable. Or, c'est justement en affrontant des formes quantifiables de progrès que les savants ont choisi de surmonter le caractère vague et hautement polysémique de ce concept. Ces formes sont le plus souvent : la complexité ou la taille, l'information⁹⁵⁴, la capacité à capter de l'énergie, mais encore la spécialisation qui semble moins apte à recevoir une analyse quantitative que les quatre premières. La complexification, que nous étudierons davantage en

⁹⁴⁸ Russell 1916, p. 242

⁹⁴⁹ Simpson 1949, p. 255.

⁹⁵⁰ Ibidem, p. 140. Pour le paléontologue américain, l'évolution ne suit pas de plan, ce qui doit arriver, ne fait que se produire le plus souvent, mais non fatalement.

⁹⁵¹ Cf. Les travaux de Spencer (1852, 1857, 1862) que nous avons évoqués en partie I.

⁹⁵² Morange 2011b, p. 174.

⁹⁵³ Ce choix a été évoqué en première partie, mais nous n'avions pas alors exposé cette raison.

⁹⁵⁴ C'est une hypothèse envisagée notamment par Kimura (1961) en considérant l'accumulation d'information génétique comme une possible tendance observable au cours de l'évolution.

4.2.2 est bien évidemment la tendance directrice que l'on trouve associée au perfectionnement dans la doctrine de Lamarck (1809). Cette complication s'effectuant à différents niveaux est aussi présente chez Spencer (1857), et de nombreux auteurs en admettent l'existence⁹⁵⁵. Pour Dawkins (1992, p. 266), la complexité a le grand avantage sur les six autres critères qu'il analyse de permettre d'établir des comparaisons quantifiées⁹⁵⁶, mais il ne la consacre pas pour autant comme une tendance robuste à même d'établir la mesure du progrès. En outre, il est difficile de confondre la complexité avec un progrès conçu sous le prisme des performances. Williams (1966, p. 55) fait remarquer justement qu'un turbopropulseur est plus complexe par son nombre de pièces qu'un turboréacteur, mais ce dernier moteur dote les avions d'une plus grande vitesse. Quant à la spécialisation, elle est effectivement synonyme de progrès en matière de performance, que l'on pense à une tâche qu'il faut accomplir dans nos sociétés ou bien à une fonction dans le monde organique⁹⁵⁷. S'il y eut bien des penseurs pour bénir l'adéquation entre le progrès et l'idée de spécialisation associée à la division du travail⁹⁵⁸, nous montrerons prochainement qu'elle ne peut l'incarner en propre.

En plus de la mesure du progrès par des indicateurs variés, cette notion peut s'analyser d'un point de vue causal. En suivant l'analogie du développement, des auteurs, et notamment partisans de l'orthogénèse, ont cru qu'il fallait en chercher l'origine à l'intérieur des organismes. Cette conception, nous le disions, a été rejetée par les néodarwiniens en invoquant essentiellement la sélection naturelle. Il sera donc profitable d'en revenir aux conceptions du père de la théorie. Si Darwin a prétendu que la conception de Lamarck, en ce qu'elle intègre l'idée d'un perfectionnement et d'une complexification tendancielle des organismes, ne lui était d'aucun secours pour l'intelligence de l'évolution⁹⁵⁹, il convient de remarquer le caractère ambigu de ses positions à ce sujet. Dans certains écrits, il rejette l'idée d'un progrès nécessaire que l'on érigerait en principe ou que l'on expliquerait à l'aide de forces mystérieuses :

⁹⁵⁵ E.g. Pichot 1980, p. 140.

⁹⁵⁶ Pour situer les positions que Dawkins exprime dans cet écrit, nous dirions qu'il discute de la critique Gouldienne du progrès comme le résultat de notre anthropocentrisme pour reconnaître qu'il s'agit là d'une conception pauvre du progrès qui n'est en réalité soutenue que par une minorité de savants. Dawkins pense que Gould s'est montré insuffisant à ce sujet, mais il ne parvient pas à trouver une fondation solide pour penser et mesurer lui-même le progrès : il exclut l'idée que la complexité puisse l'incarner, et ne traite qu'à peine un critère pourtant pertinent comme l'adaptabilité.

⁹⁵⁷ Et ce quel que soit le niveau d'organisation : molécules, tissus, organes, organismes, écosystèmes, etc.

⁹⁵⁸ Nous pensons notamment à Haeckel 1869 ; 1883. Il considère la spécialisation cellulaire comme une cause de l'infinie diversité d'organisation présentée par le vivant (cf. Haeckel 1883, p. 123). Voir aussi Weismann (1889, p. 141) sur les bénéfices de la spécialisation cellulaire et son rapport à la divergence.

⁹⁵⁹ « Vous faites souvent référence aux travaux de Lamarck ; je ne saurais dire que ce que vous en pensez, mais ils m'apparaissent extrêmement pauvres ; je n'ai pu en tirer ni fait, ni idée. » Darwin, in Darwin F. 1887, Tome II, p. 215. Il s'agit d'un extrait d'une lettre adressée à Lyell et datée du 11 octobre 1859

D'après les principes qui ont été brièvement résumés, il n'existe pas de tendance innée ou nécessaire poussant chaque être à progresser dans l'échelle de l'organisation⁹⁶⁰.

Mais je rejette entièrement, car je les pense tout à fait inutiles, que l'on invoque « de nouveaux pouvoirs ou qualités semblables aux forces » ; ou un quelconque « principe d'amélioration », à moins de considérer que chaque caractère ayant fait l'objet d'une préservation par la sélection naturelle représente d'une façon ou d'une autre un avantage ou une amélioration, sans quoi il n'aurait pas été sélectionné⁹⁶¹.

À la lecture de ces dernières lignes, on conçoit que le naturaliste anglais embrassa tout de même la réalité d'une tendance progressive s'exprimant dans la nature, mais celle-ci est subordonnée aux conditions de vie des organismes ; elle n'est pas assimilable à un principe au sens d'une raison qui régit d'en-haut l'existence des phénomènes, c'est bien plus un effet du mécanisme sélectif dont il reste à déterminer s'il n'est que secondaire :

Aucune modification ne peut être sélectionnée sans qu'elle ne constitue une amélioration ou un avantage. [...] Tout ceci peut sembler incompatible avec l'existence de formes organiques adaptées à des conditions de vie rudimentaires, qu'elles restent inchangées ou se dégradent. Si une seconde édition de l'Origine devait paraître, je redirais ceci « La sélection naturelle, avec pour conséquence générale, l'amélioration naturelle⁹⁶². »

Nous le rappelions avec Marx et Engels : les commentateurs ont longtemps glissé sur le statut de la lutte pour l'existence dans l'hypothèse de sélection. Pour ces derniers, la logique de la compétition que Darwin inscrivait comme cause du progrès n'était qu'une projection résultant de la contamination de son appareil théorique par l'idéologie bourgeoise qui régnait alors sur l'Angleterre victorienne, comme l'admission non critiquée des théories malthusiennes⁹⁶³. Nous ne nions pas que l'enjeu de la dispute entre marxistes et darwiniens porte sur la

⁹⁶⁰ Darwin 1868, p. 8.

⁹⁶¹ Darwin, in Darwin F. 1887, Tome II, p. 210. Extrait de la lettre précédemment citée.

⁹⁶² Ibidem, p. 177, il s'agit d'un extrait d'une lettre adressée à Lyell et datée du 25 octobre 1859.

⁹⁶³ Toutefois, Engels (1877, partie I, chapitre VII) ne nie pas la réalité de la lutte pour l'existence dans la nature puisqu'il s'agit d'un « fait » observable dans « chaque prairie, chaque champ de maïs, chaque forêt », mais s'attache à démontrer que la surpopulation malthusienne est infondée et que Darwin a illégitimement élevé la sélection au rang « de ressort exclusif de la modification des espèces et qu'il ait négligé les causes des modifications individuelles répétées à force de considérer la forme sous laquelle elles se généralisent, c'est là une faute qu'il a en commun avec la plupart des gens qui réalisent un progrès réel. » Non seulement le reproche de négligence est exagéré, mais pis, la critique de la prééminence explicative de la compétition-sélection comme conception agonistique du monde est somme toute ironique de la part d'un penseur qui s'est évertué avec son partenaire à résumer l'histoire selon une doctrine analogue, en ceci qu'elle assigne au conflit la primauté causale dans une dynamique héraclitéenne du changement. Pour s'en assurer, il faut mettre en perspective cette citation d'Héraclite et les écrits suivants de Marx et Engels : « La guerre est le père de toutes choses, et de toutes choses il est le roi ; c'est lui qui fait que certains sont dieux et d'autres des hommes, que certains sont des esclaves et d'autres des hommes libres ». Héraclite, *Fragments*, p. 234 ; « Pas d'antagonisme, pas de progrès. » Marx 1847, p. 80 ; « L'histoire de toute société jusqu'à nos jours est l'histoire de luttes de classes. Homme libre et esclave, patricien et plébéien, baron et serf, maître de jurande et compagnon, bref oppresseurs et opprimés, en opposition constante, ont mené une lutte ininterrompue, tantôt ouverte, tantôt dissimulée, une lutte qui finissait toujours soit par une transformation révolutionnaire de la société tout entière, soit par la disparition des deux classes en lutte. » Marx et Engels 1848. Il s'agit des premières lignes de la section I : Bourgeois et prolétaires.

continuité de la lutte de l'histoire biologique à l'histoire humaine⁹⁶⁴, alors même que Marx entendait faire de la première « le fondement historico-naturel à [sa] conception⁹⁶⁵ » ou encore « la base historique de la lutte des classes⁹⁶⁶ ». Tout ce que nous voulons faire remarquer au lecteur revient à dire qu'il est futile d'attaquer Darwin si l'on n'a pas déterminé intégralement la nature générale du lien qui unit la compétition-sélection au progrès⁹⁶⁷ et dont les évolutionnistes n'ont cessé d'affirmer, d'une manière ou d'une autre, la réalité.

Le lecteur jugera de lui-même après ce qui va suivre. Chez Huxley (1942, p. 568), la sélection naturelle est au cœur de la dynamique d'un progrès que Simpson (1949, p. 217) conçoit comme le développement d'un groupe d'organismes qui en remplacent d'autres et qu'orchestre cette même sélection. Pour Huxley (1957, p. 27), on ne doit éprouver aucune gêne à parler de formes de vie supérieures ou inférieures⁹⁶⁸, le progrès est inévitable selon la logique de la sélection, mais il ne saurait de ce fait être universellement partagé. Enfin, Motoo Kimura (1958, p. 160) théorise une sélection qui consomme la variation pour « l'amélioration de l'espèce ». De même qu'il existe chez Kant une conception sacrificielle du progrès⁹⁶⁹, les philosophes et les biologistes ont pensé une « conception sacrificielle de la sélection⁹⁷⁰ » qui s'incarne dans le concept mathématique de coût de la sélection (Haldane 1957), et ce genre de déclarations peu rigoureuses : « Le prix est payé par l'individu, mais le gain est fait par la race⁹⁷¹. » Pour finir, nous rappellerions que même ceux qui critiquent un « sophisme du progrès » (*fallacy of progress*) que l'on voudrait ancrer dans de prétendues tendances internes, ne font pas preuve d'atermoiements quand il s'agit d'unir le progrès au théorème de Fisher

⁹⁶⁴ Sur cette question, voir par exemple la remarquable présentation intitulée « Marx lecteur de Darwin » faite par Paul Guerpillon le 9 février 2013 à l'ENS dans le cadre du Séminaire « Lectures de Marx ». Lien pour la consultation cette présentation : <https://adlc.hypotheses.org/files/2015/02/Marx-lecteur-de-Darwin.pdf>

⁹⁶⁵ Extrait d'une lettre à Engels datée du 19 décembre 1860.

⁹⁶⁶ Extrait d'une lettre de Marx à Lasalle du 16 janvier 1861.

⁹⁶⁷ D'une manière identique, rien ne sert de critiquer, même à juste titre, la préface monstrueuse que Royer greffa à sa traduction, véritablement trahison, de L'Origine des espèces, si ce n'est pour se montrer incapable de reconnaître que c'est la littérature évolutionniste subséquente qui la rejoint en associant de près ou de loin ce qu'elle nomme « élection », quand nous lisons sélection, aux « lois du progrès » (cf. le titre de Royer 1862 : De l'origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés) ou, de manière moins discutable, à la « mécanique du progrès » (Ibidem, p. LXI de la préface).

⁹⁶⁸ Nous discuterons plus bas des tergiversations de Darwin à ce sujet.

⁹⁶⁹ « Les générations antérieures ne paraissent s'être livrées à leur pénible besogne qu'à cause des générations ultérieures, pour leur préparer le niveau à partir duquel ces dernières pourront ériger l'édifice dont la nature a le dessein, et donc pour que seules ces générations ultérieures aient la chance d'habiter le bâtiment auquel la longue suite de leurs ancêtres (à vrai dire, sans doute, sans intention) a travaillé sans pouvoir prendre part eux-mêmes au bonheur qu'ils préparaient. » Kant 1784, extrait de la troisième proposition.

⁹⁷⁰ Nous tenons cette expression de Gayon (1992, p. 253) qui l'applique dans un contexte différent, mais qui ne s'éloigne pas tant du nôtre, étant donné qu'elle qualifie chez lui la conception de la sélection qui précède celle de Pearson et dont Gayon note qu'elle se résumait à « un décompte macabre », autrement dit « un bilan des morts » qui néglige la fécondité différentielle.

⁹⁷¹ Ici, il ne faut pas entendre « race » comme uniquement synonyme de population, mais dans le sens plus large d'une communauté de descendance que l'on peut étendre aussi à l'espèce.

qui est censé représenter l'action de la sélection, comme c'est le cas de Maynard Smith et Szathmáry⁹⁷². Pour Martens (2012, p. 111 *sqq.*), l'équation de Fisher est bien un « théorème de progrès ». C'est une qualification que l'on découvrait déjà chez Gayon (1992, p. 362), mais pour d'autres auteurs, il ne s'agit que d'un théorème de progrès partiel ou relatif au vu des limitations qui l'encadrent (Gould 2002, p. 709 ; Price 1972b, p. 131).

Si nous remettons à plus tard notre analyse de ce théorème (cf. chapitre VIII), il nous faut dès maintenant conduire la critique du progrès que nos précédentes lectures ont rendu nécessaire. Il ne s'agira pas de revenir sur l'existence d'un progrès comme pourrait le faire Gould lorsqu'il prétend avec son exagération coutumière qu'il n'existe aucun argument scientifique en faveur de l'existence du progrès, alors même qu'il en découvre aisément pour les sociétés humaines⁹⁷³, mais bien davantage de considérer à la lumière des données de l'évolution les impensés, contradictions et limites qui découlent de la logique d'un progrès portée par la sélection. Tout d'abord, il nous faut accepter ce corollaire évident de la connexion entre sélection et progrès : la contextualité du mécanisme darwinien imprègne la dynamique du progrès. « La conséquence générale » dont nous parlait Darwin n'est pas la conséquence universelle. C'est en tenant compte de la relativité de l'adaptation que Jacob (1970, p. 329) hésita à recouvrir de la bannière du progrès la tendance générale de l'évolution. À cela s'ajoutent les objections les plus courantes que Julian Huxley (1942, chapitre X) rejette comme des hommes de paille, soit des cibles faciles⁹⁷⁴. Il s'agit de la dégénérescence, du parasitisme, des extinctions et des fossiles vivants. Cependant, chacun de ces phénomènes peut s'expliquer dans une certaine mesure par l'action de la sélection et certains d'entre eux⁹⁷⁵ représentent une solution adaptative quasi-optimale qui s'oppose aux sens courants du progrès en ceci qu'ils illustrent une absence de changement (cf. les prétendus fossiles vivants), ou une régression en raison d'une perte de complexité (cf. le parasitisme et la dégénérescence). Ainsi, la sélection explique tout à la fois le progrès des uns, la stagnation des autres et la faillite des derniers. Pour Dennett (1995, p. 308) : « il n'y a pas de chemins généraux menant au progrès, mais [...] un progrès local incessant. » Si cette dernière citation nous confirme le caractère

⁹⁷² Cf. Maynard Smith et Szathmáry (1995, p. 5), de même pour la citation précédente placée entre guillemets.

⁹⁷³ Cf. Gould 1996, p. 180 et p. 269. Gould critique l'anthropocentrisme du progrès, alors qu'il considère justement que le seul progrès véritable peut se réaliser dans les sociétés humaines grâce au caractère cumulatif de l'évolution culturelle. Sa critique est donc ambiguë étant donné que la cumulativité est aussi présente dans l'évolution darwinienne en raison des propriétés du matériel génétique.

⁹⁷⁴ Dans le texte d'origine, il est question de la Tante Sally, soit un jeu dans lequel on lance des bâtons sur le mannequin de la méchante Sally (cf. Huxley 1942, p. 558).

⁹⁷⁵ Cf. la citation précédente de Darwin, in Darwin F. 1887, Tome II, p. 210.

polymorphe et ubiquitaire des tendances progressistes, elle ne nous explique pas pourquoi la logique du progrès finirait par l'emporter sur d'autres tendances.

Pour cela, il faut saisir avec Van Valen (1973) que la vie est tout à la fois une guerre de position et de mouvement. S'appuyant sur un extrait fameux de la suite des *Aventures d'Alice aux pays des merveilles*⁹⁷⁶, il formula le principe de la reine rouge qui masque sous l'innocence d'une référence infantile un pontage interthéorique d'une importance décisive : cette « nouvelle loi » rapproche la théorie de l'évolution de la relativité galiléenne. De fait, cette interprétation que nous proposons a été négligée par des nombreux commentateurs. Pour en saisir la justesse, il convient de confronter la petite Alice au grand Galilée. Alice se trouve en compagnie de la reine rouge. Elles pénètrent toutes deux sur un terrain qui ressemble à un immense plateau d'échec sur lequel on trouve divers objets et des arbres. Se mettant subitement à courir pour d'un coup s'arrêter, la jeune fille constate que rien n'a bougé autour d'eux. Faisant part de sa surprise, l'héroïne remarque que dans son monde quand on bouge on change non seulement de place, mais on s'éloigne des objets. S'ensuit cette fameuse réplique :

Voilà un genre de pays bien lent ! Répliqua la Reine. Ici, en revanche, il faut courir de toutes nos forces pour rester au même endroit⁹⁷⁷.

Avec un peu d'imagination, on comprend que l'hypothèse de la reine rouge prévoit que le mouvement évolutionnaire, et plus particulièrement le progrès, est relatif du point de vue de la coévolution entre un système biologique et son environnement. Qu'un système biologique progresse et que son environnement en fasse autant, alors la situation sera à peu près équivalente à une autre dans laquelle les deux ensembles sont restés à l'arrêt : « le mouvement [...] est comme nul⁹⁷⁸ » nous dirait Galilée. Les affres de la coévolution étaient remarquées par Cott (1940) qui est célèbre pour l'avoir décrite comme une course aux armes. Dans une telle perspective, il ne saurait y avoir de progrès absolu, car il n'est que temporaire : tout progrès peut être annulé par un autre progrès. Comme l'exprimait justement Van Valen (1973, p. 21) : « Aucune espèce ne peut [définitivement] gagner, les nouvelles espèces ne font que remplacer les perdants. » C'est là une vue pessimiste de la nature selon laquelle les

⁹⁷⁶ Qui s'intitule : *De l'autre côté du miroir et ce qu'Alice y trouva*.

⁹⁷⁷ Carroll 1871, p. 189.

⁹⁷⁸ « Remarquez-le : le mouvement est mouvement et agit comme mouvement pour autant qu'il est en rapport avec des choses qui en sont dépourvues ; mais, pour toutes les choses qui y participent également, il n'agit pas, il est comme s'il n'était pas : les marchandises dont un navire est chargé se meuvent pour autant que, partant de Venise, elles passent par Corfou, Candie, Chypre et s'en vont à Alep : Venise, Corfou, Candie, etc., demeurent et ne se meuvent pas avec le navire ; mais pour ce qui est des balles de marchandises, des caisses et autres colis dont le navire est chargé et rempli, par rapport au bateau lui-même, leur mouvement de Venise vers la Syrie est comme nul, rien ne modifie leur relation avec le navire : le mouvement en effet leur est commun à tous, tous y participeront également. » Galilée 1632, p. 228-229. Sur ce fameux passage, voir Balibar 1984, p. 10-19.

espèces ne peuvent qu'espérer « maintenir le *statu quo*⁹⁷⁹ » et nous rappelle les conceptions cycliques de l'histoire que nous présentions en partie I avec l'abdérisme de Kant et le mythe de Sisyphe. En outre, il existe une autre forme d'abdérisme en biologie quand on pense à l'action de la sélection naturelle. Pour Williams (1966, p. 34-35), penser l'évolution comme un changement de fréquence allélique est peu compatible avec l'idée de progrès étant donné que l'on peut avoir en fonction des fluctuations du milieu un changement dans un sens suivi d'un changement dans l'autre, il y aurait donc une évolution, mais pas un progrès (Ibidem, p. 47). Ce raisonnement s'applique tout particulièrement à des instances de sélection fréquence-dépendante pour lesquelles la direction de la sélection s'inverse justement lorsqu'une certaine fréquence d'un allèle ou d'un caractère est atteinte. À l'en croire (Williams 1992, p. 46), cette forme de sélection « n'optimise rien », car le progrès n'y est que transitoire.

Pourtant, nous semblions indiquer que par-delà ces contre-exemples, la logique du progrès semble l'emporter. Il est vrai que dans un monde gouverné par la reine rouge, les espèces doivent se lancer à corps perdu dans la bataille du progrès ; il en résultera un mouvement d'ensemble en direction du progrès recouvrant ici et là quelques régressions de diverses natures. Quand Williams⁹⁸⁰, sur la base des considérations que nous venons d'évoquer, pense que l'histoire de la vie se saisit mieux comme une substitution d'adaptation et non une accumulation de progrès, nous lui objecterons qu'il faudrait, pour qu'il en soit ainsi, que les changements qui s'opèrent dans le milieu défassent constamment des adaptations de telle sorte qu'on ne puisse les raffiner ou les accumuler, ce dont il conviendrait aisément. Admettre la relativité de l'adaptation et du progrès n'annule pas que l'on puisse établir des comparaisons hiérarchiques qui sont justes dans l'absolu. Si tout ne change pas de manière cyclique et qu'il est possible d'accumuler des adaptations, on peut dire qu'il existe des groupes supérieurs non simplement pour un critère particulier, mais sur un ensemble de critères. Darwin s'est longtemps montré réticent à parler de formes de vie supérieures ou inférieures. Il a d'ailleurs écrit sur la marge d'une édition des *Vestiges de la Création* ce conseil qu'il adresse à lui-même : « Ne jamais dire supérieur et inférieur⁹⁸¹ ». Pourtant c'est la

⁹⁷⁹ Mayr 1982, p. 494.

⁹⁸⁰ Williams 1966, p. 53. L'auteur précise d'ailleurs ceci (Ibidem, p. 34) : « Je soutiens cependant qu'il n'y a rien dans la structure fondamentale de la théorie de la sélection naturelle qui suggérerait l'idée d'un quelconque progrès cumulatif. Un organisme peut certainement améliorer la précision de son adaptation aux circonstances actuelles. » Comme nous allons lui objecter dans le corps du texte, la cumulativité du progrès est présente de manière conditionnelle dans la logique de la sélection puisqu'elle est justement suspendue à l'absence de révolutions fréquentes dans l'environnement qui annuleraient cette cumulativité.

⁹⁸¹ Cf. Sober 1984, p. 172 ; Grene et Depew 2004, p. 183. On trouvera une opinion somme toute similaire dans une lettre adressée à Hooker datée du 27 Juin 1854 dans laquelle Darwin discute de la pertinence d'un critère d'avancement se fondant sur la division du travail. Enfin, on se souviendra de cette déclaration célèbre du

logique même de la sélection naturelle qui le conduira à changer d'avis. Dans la « guerre de la nature » (Darwin 1859, p. 490), il y a bien un progrès qui place les vainqueurs au-dessus des vaincus, et si l'on devait considérer un hypothétique combat entre des espèces séparées par d'importantes durées, les plus récentes devraient l'emporter sur les plus anciennes, comme en convient Darwin (Ibidem, p. 337). Mais dans quel sens peut-on dire que les organismes font mieux que leurs prédécesseurs ? Certes, les expériences de Lenski⁹⁸² nous donnent la confirmation apparente d'une compétition biotique dans laquelle les descendants sont toujours mieux adaptés que leurs ancêtres. Elles nous offrent de réaliser ces fantasmes qui sont des fictions récurrentes dans les salles de cinéma⁹⁸³ : on peut mettre en concurrence des organismes séparés par des générations et des générations. Mais dans certaines expériences de Lenski, le milieu a été fixé. Ainsi, pour que la supériorité, que l'on parle de *fitness*, ou toute autre valeur vague et générale, soit transitive il faut stabiliser les conditions de sélection⁹⁸⁴.

Pourtant, la complexité des situations et leur non-répétabilité font qu'il est préférable de penser la supériorité et le progrès de manière plus étroite, en les restreignant à un critère particulier. Cette restriction est justement celle à laquelle on pense lorsque l'on confond la spécialisation avec le progrès. On comprend intuitivement que dire d'une entité qu'elle est spécialisée, c'est déclarer qu'elle est plus performante qu'une autre qui ne l'est pas pour une activité donnée. Nonobstant que la spécialisation a une signification écologique particulière, on pourrait certes l'utiliser en lieu et place de l'avancement phylétique et donc du progrès biologique⁹⁸⁵. Cependant, la spécialisation est une forme ambivalente de progrès justement parce qu'elle suppose le plus communément une avancée dans un domaine et une régression dans un autre, soit en biologie évolutive des compromis adaptatifs⁹⁸⁶. Selon Huxley (1942, p. 567), la spécialisation n'est donc qu'un progrès « unilatéral » impliquant des « sacrifices »,

Notebook B (page 74 dans la version consultable sur le site *Darwin online*) : « Il est absurde de parler d'un animal supérieur à un autre. Nous considérons ainsi les animaux dont la structure cérébrale ou encore les facultés intellectuelles sont les plus développées. Mais une abeille le serait tout autant du point de vue des instincts. »

⁹⁸² Voir les expériences du groupe de Lenski dans le tableau de l'évolution expérimentale en 2.4.2.3.

⁹⁸³ Nous ne citerons aucun film en particulier, mais il est courant de voir sur le grand écran des combats invraisemblables entre des espèces séparées par des millions d'années et des milliers de kilomètres à l'image du duel entre un Tyrannosaure-rex (Amérique du Nord, -68 à -66 Ma) et une espèce de spinosaure (Afrique du Nord, il y environ -100 à -97 Ma). La série de films *Jurassic Park* n'est pas visée étant donné que la diégèse de ces productions cinématographiques nous permet d'admettre ces rencontres improbables.

⁹⁸⁴ Pour dire les choses simplement, si on a trois formes de vie A, B, C, liées ou non par des liens de parentés, A>B et B>C implique que A>C. Dawkins (1992, p. 1018) considère d'ailleurs que la course aux armes peut créer les conditions d'une telle transativité si tant est que les pressions de sélection soient pérennes. Cependant, un article célèbre (Levene *et al.* 1954) semble démentir cette transativité, mais il s'agit d'un cas particulier impliquant de la vigueur hybride.

⁹⁸⁵ Sur ce point, voir Williams 1966, p. 47.

⁹⁸⁶ Sur le rapport entre progrès, spécialisation et compromis adaptatifs, voir Mayr 1982, p. 492 *sq.*

tandis que le vrai progrès est général, et pour ainsi dire « tout-terrain⁹⁸⁷ ». Pour réaliser ce progrès général, Huxley considère qu'une espèce doit gagner une plus grande indépendance vis-à-vis des conditions du milieu, mais aussi se montrer capable de réguler à la fois son environnement intérieur et extérieur⁹⁸⁸. À ces mots, nous comprenons qu'une espèce contrôle son environnement de telle sorte qu'elle l'exploite mieux et souffre moins de sa rudesse. Le critère d'indépendance est plus ambigu si l'on considère qu'une indépendance totale confinerait à la séparation avec le monde : nous ne parlerions plus du vivant, mais d'une sorte de dieu. S'il est indéniable qu'il existe des « adaptations générales⁹⁸⁹ » donnant à leurs possesseurs de survivre dans un plus grand nombre d'environnement que ceux qui en sont dépourvus, il est douteux qu'une adaptation soit si fabuleuse qu'elle confère un avantage universel, comme le remarquait Michael Scriven (1959, p. 478) : « Il est parfaitement évident qu'aucune caractéristique ne peut contribuer à la *fitness* dans tous les environnements ». En jugeant l'Homme et ses accomplissements, dont sa capacité toujours croissante, quoique dangereuse, à contrôler l'environnement, on pensera que l'intelligence et la technique que nous prenons pour son enfant, à condition d'être supportées par une force physique suffisante et du temps pour se développer, constituent bien le secret de l'adaptation générale. Pourtant, ni l'intelligence, ni tout autre trait à même d'assurer le progrès qu'envisage Huxley, ne semblent pouvoir se soustraire au règne de la reine rouge. Que dirions-nous d'une structure ou d'une adaptation que l'on se prendrait à qualifier de progrès global dans l'organisation et qui finirait par se répandre par le jeu de la descendance ou des convergences évolutives ? La réponse est simple : elle resterait une avancée relative, n'excluant pas la course aux armes dont nous parlions avec Cott. Telle est la situation de notre humanité s'élevant et s'abîmant par l'usage de cette arme à double tranchant.

On voudrait croire collectivement qu'un jour cela s'arrête et c'est pourquoi l'on nourrit dans l'impuissance tant de rêves sur la fin de l'histoire. En biologie, Van Valen nous assurait que cette fin ne peut être que la mort ou la continuation d'un « progrès » dont le sens ultime nous échappe. Admettons qu'il se trompe. La vie, au fil d'une infinie série de luttes, d'échecs et de réussites, parvient au sommet d'un Olympe darwinien. Là-haut se trouve une

⁹⁸⁷ Nous avons choisi de traduire ainsi l'expression de Huxley (1942, p. 567) : *all-around improvement*.

⁹⁸⁸ Cf. Huxley 1942, p. 564-565 ; 1957, p. 23-24. Tout en reconnaissant que les êtres vivants n'échappent pas au déterminisme, Bernard (1865, p. 112) conçoit une forme de progrès analogue à celle d'Huxley : « Les machines vivantes sont donc créées et construites de telle façon, qu'en se perfectionnant, elles deviennent de plus en plus libres dans le milieu cosmique général. »

⁹⁸⁹ Lewontin 1957, p. 396. Il donne comme exemple la capacité d'un organisme à maintenir la constance de son milieu intérieur, soit l'homéostasie de Cannon 1932. Cet exemple est aussi pris par Huxley (1942, p. 563) avec l'eurythermie, soit la capacité à endurer d'importantes variations de température, mais il faut dire qu'il ne la qualifie pas d'amélioration « tout-terrain », mais de « spécialisation longue portée ».

récompense qui surclasse le nectar et l'ambrosie, car il s'agit de l'adaptation ultime. Le vivant est non seulement devenu immortel, puisqu'il peut survivre à toutes les épreuves et tous les environnements, mais mieux il en est indépendant et peut les contrôler. En somme, il est le dieu que placent dans l'avenir ceux qui le rejettent dans le présent ou ne le conçoivent pas dans l'éternité⁹⁹⁰. Mais ce vivant divinisé, à part recommencer le monde, que lui reste-t-il de progrès à accomplir ? Aucun, car le corollaire du progrès, nous dit Huxley (1942, p. 572), c'est qu'il est difficile d'évoluer davantage, et arrivé à l'adaptation parfaite, on se retrouve incapable d'avancer (cf. Scriven 1959, p. 478). Ainsi, ce dieu né d'une apothéose, s'élevant d'un foisonnement de mouvement et de vies individuelles, s'écroule dans un immobilisme semblable à la mort. Concevoir que ce dieu-vivant puisse renverser la table des lois physiques et recommencer le monde n'est qu'un faux-fuyant. Le corollaire du progrès nous enseigne que l'aptitude à progresser, cette évolutivité comme ouverture sur le possible, n'est pas un bon critérium du progrès en ce qu'elle suppose soit l'infinité du progrès et donc le pessimisme d'un progrès sans fin, soit son renvoi dans le passé⁹⁹¹, faisant que ce potentiel s'épuise au fil du temps. Ici s'achève cette apparente digression. Elle nous aura permis de saisir que le progrès biologique pointait un horizon paradoxal : une immortalité qui s'apparente à la non-vie. Délaissions cette vue lointaine, car l'extinction est le quotidien de l'évolution, participant de sa dynamique comme de sa prédictibilité.

4.2.1.2. De l'extinction comme régularité du vivant et antithèse du progrès

Que l'on pense aux épisodes d'extinction ou à celles qui surviennent par le jeu de la compétition, et l'on y verra une antithèse de la finalité ou une « antithèse du progrès⁹⁹² ». Certes, cette contradiction ne vaut que du point de vue de ceux qui disparaissent, car pour les autres l'extinction est parfois la condition de leur plus grand développement. C'est donc un réquisit du progrès, tout comme peut l'être la mort individuelle quand on la porte au bénéfice du collectif. Quoi qu'il en soit, ce phénomène est une régularité incontournable de l'évolution, et à ce titre la connaissance de son déterminisme alimentera nos capacités prospectives.

⁹⁹⁰ Nous pouvons penser aux auteurs qui font d'une manière ou d'une autre émerger Dieu, comme Meillassoux et Alexander dont nous avons déjà discutés. On pourrait aussi citer Schelling (1809) qui identifie Dieu à la vie, comme le rapporte Russell 1916, p. 318.

⁹⁹¹ Sur ce point, voir Simpson 1949, p. 219.

⁹⁹² Ibidem, p. 213.

Contempler l'histoire de la vie, c'est traverser « la vallée des ossements⁹⁹³ ». En effet, les espèces évoluent sur un vaste cimetière qu'elles sont appelées à rejoindre :

De toutes les espèces qui ont un jour existé, 99,99 % sont éteintes, et toutes les espèces qui existent actuellement seront un jour éteintes. En effet, toute vie sur terre sera un jour éteinte⁹⁹⁴.

Dans l'évolution, Carl Sagan (2006, p. 66) nous assure que « l'extinction est la règle, la survie l'exception », ce que nous nuancerons avec Simpson (1949, p. 175) qui remarque que cette règle s'applique davantage à l'espèce qu'aux taxons de haut rang : « les types généraux d'organisation tendent à persister indéfiniment. L'extinction n'est pas la règle pour eux mais nettement l'exception. » Cependant, il n'en a pas toujours été ainsi, car cette règle est une véritable révélation. Autrefois, la prégnance des idées fixistes et l'harmonie supposée de la nature la rendaient même impensable. Seul un désordre véritablement contre-nature pouvait mettre les espèces en péril. Comme l'explique Julien Delord (2003) dans sa thèse, des savants tels que Bernard Palissy qui soutenait que les fossiles sont les reliques de ce qu'il appelle des « espèces perdues⁹⁹⁵ », ou encore Lamarck, souscrivaient à la conception d'une économie de la nature que seules les actions humaines viendraient déséquilibrer de manière violente et radicale. En conséquence, ils furent portés à rejeter dans certains cas la réalité des extinctions et quand la chose semblait indubitable, ils en accusèrent la main de l'Homme⁹⁹⁶. À cette conception s'oppose un autre type de désordre : ce sont les cataclysmes qui dévastèrent notre Terre, mais dont certains n'étaient pour les anciens que la conséquence du désordre d'origine anthropique, à l'image des mythes du déluge. Ces « révolutions », comme les appelle Cuvier (1812), lui permirent de soutenir une sorte de fixisme atténué avec plusieurs épisodes de créations des faunes et des flores propres à chaque époque. Nous les discuterons plus avant dans cette section et au chapitre VII pour penser le caractère prédictible de celles causées par des phénomènes extrabiologiques. De ce qui précède, il appert que les espèces ne pouvaient périr que sous l'influence de causes externes, c'est là une appréciation qui perdurera au XX^e siècle, puisqu'on la trouve sous la plume d'un Cuénot récusant que ces dernières, selon l'analogie entre l'évolution et le développement, suivent un cycle de vie pareil à l'individu qui « naît, grandit, vieillit et meurt⁹⁹⁷ ». Cette thèse, qui a connu un grand succès, appartient à

⁹⁹³ *La Bible*, Ézéchiel 37-1.

⁹⁹⁴ Lewontin 2000, p. 68. Les 99.99 % ne sont donnés que pour produire un effet rhétorique et ne constitue pas une valeur clairement établie.

⁹⁹⁵ E.g. Delord 2003, p. 21.

⁹⁹⁶ Ibidem, p. 115 pour les convictions de Palissy à ce sujet, et p. 219-221 pour celles de Lamarck dont il faut noter la prudence, car l'action humaine n'est donnée qu'à titre d'hypothèse. Sur les conceptions de Lamarck relatives à l'harmonie de la nature, voir aussi Deléage 1991, p. 47.

⁹⁹⁷ Cuénot 1936, p. 246-247, in Delord 2003, p. 315

un ensemble de théories déclassées postulant dans l'histoire d'une espèce ou d'un groupe l'inévitabilité d'une phase de déclin, tantôt appelée dégénérescence, vieillissement, ou encore sénescence phylétique, et qui s'annonce comme le prélude à l'extinction. Ces conceptions ont notamment été supportées par des auteurs peu connus comme Decugis et Larger⁹⁹⁸, ou de grands noms de la biologie de leur temps comme Hyatt et Lankester⁹⁹⁹. Elles prévoient de manière imagée que les espèces finissent par perdre « la sève suffisante¹⁰⁰⁰ » qui leur permettait de survivre et de s'adapter. Leur manque de rigueur fut notamment attaqué par Simpson à l'aide de raisonnements habiles et à la lumière des données de la paléontologie¹⁰⁰¹.

Ces théories dépassées mériteraient un plus long traitement, mais les objectifs de cette thèse font qu'il est préférable de les délaissier pour traiter les hypothèses contemporaines et celles qui se sont avérées les plus robustes. La compréhension des mécanismes de l'extinction revêt une importance décisive pour notre enquête. En effet, nous considérons avec Simpson (1953a, p. 295) que l'extinction est, tout comme l'adaptation, un phénomène qui se comprend par la confluence de causes aussi bien internes que externes, ce qui nous évite de soutenir de manière unilatérale les partisans des influences internes (les internalistes) ou des influences externes (les externalistes). Aussi, les données que nous allons exposer peuvent servir à la prédiction du plus ou moins grand risque d'extinction des espèces présentes et à venir. Commençons par rappeler que les espèces présentent des durées de vie très variables en fonction des groupes auxquels elles appartiennent, allant habituellement de 1 à 25 Ma¹⁰⁰². Quant aux taxons de rangs supérieurs à l'espèce, leurs durées de vie sont très variables, mais elles croissent à mesure que l'on s'élève dans la hiérarchie taxinomique¹⁰⁰³. Cela confirme

⁹⁹⁸ Pour une étude fine des théories du vieillissement et une introduction aux écrits de ces deux auteurs peu connus, voir la section 7.2 de Delord (2003) et tout particulièrement les pages 300-312.

⁹⁹⁹ Sur les thèses de Lankester, voir Lankester 1880 ; Doron 2011, p. 1423 *sq.* Pour celles d'Alpheus Hyatt, voir Hyatt 1888, p. 882 ; 1897, p. 91, mais aussi Gould 2002, p. 508 *sq.* ; Ceccarelli et Frezza 2018, p. 179-181.

¹⁰⁰⁰ Nous empruntons cette formule à Depéret 1907, p. 240.

¹⁰⁰¹ Cf. Simpson 1953a, p. 280 et 291. Il remarque notamment le caractère circulaire de bon nombre de ces thèses et considère que si toutes les lignées existantes sont issues d'une même souche originelle datant du début de la vie, alors elles ont en définitive toutes le même âge, et l'on ne voit pas pourquoi certaines sombreraient dans et par le « naufrage de la vieillesse » comme le disait un soldat en parlant d'un autre. Pour en revenir à Hyatt, Simpson juge avec égard les arguments de celui-ci relatifs à la complication excessive de l'ornementation et de l'enroulement des ammonites, mais remarque que ces formes, que l'on peut qualifier de séniles ou dégénérées, apparaissent environ 100 Ma avant la disparition du groupe à la fin de l'étage Maastrichtien (-66 Ma), ou, à en croire certains auteurs, au Danien (-66 à -61 Ma). Qui plus est, des formes séniles ont parfois présenté des durées de vie et un succès écologique supérieurs à d'autres formes moins « dégénérées ».

¹⁰⁰² Nous citons Losos *et al.* 2014, p. 580. Voir aussi McKinney 1987 ; Jablonski 1986a ; Lawton & May 1995.

¹⁰⁰³ Rensch (1959b, p. 92) nous apprend que les classes ont une durée de vie deux fois plus grande que celle des ordres, on trouve d'ailleurs un même rapport entre les ordres et les familles, quant au ratio entre familles et genres, il va de 1 à 5, et enfin les genres ont en général une durée de vie 10 fois supérieure à celles des espèces. Voici quelques exemples en valeurs absolues : les classes sont vieilles de 540 Ma à 190 Ma ; les ordres vont de 65 à 400 Ma ; les familles de 25 à 160 Ma, et enfin les genres de 12 à 75 Ma.

d'une certaine manière la règle de Simpson que nous avons récemment évoquée. Il est raisonnable de penser que plus un groupe comporte d'espèces et plus il présente de diversité, une aire de répartition globale importante, un plus grand nombre d'individus, autrement dit une combinaison de facteurs qui le protègent de l'extinction¹⁰⁰⁴. Revenons-en aux espèces. Van Valen a fondé sa démonstration de la reine rouge en remarquant une quasi-absence de relation entre l'âge d'un taxon et sa probabilité d'extinction¹⁰⁰⁵. En outre, ses travaux et ceux d'autres auteurs ont permis de considérer l'existence d'un taux d'extinction de fond ou d'arrière-plan (*background extinction rate*). Pour David Raup (1981, p. 27), il est d'environ de 0.2 espèce par espèce et million d'années¹⁰⁰⁶, et l'on trouve dans des publications plus récentes des valeurs allant typiquement de 0.1 à 2 espèces/*msy*¹⁰⁰⁷. À ces extinctions d'arrière-plan s'ajoutent des épisodes d'extinction lors desquels plusieurs espèces disparaissent dans un même intervalle de temps, et enfin des extinctions de masse¹⁰⁰⁸. Il faut dire que les deux derniers membres de cette typologie sont assez mal définis. C'est tout particulièrement le cas pour les extinctions de masse, comme le reconnaît d'ailleurs Sepkoski :

Une extinction de masse est une augmentation substantielle du taux d'extinction [...] subie par plus d'un taxon de rang élevé, présentant une importante extension géographique, et ce au cours d'un intervalle de temps géologique relativement court, entraînant un déclin au moins temporaire de la diversité. C'est là une définition générale qui est conçue intentionnellement pour être quelque peu vague, et en particulier si l'on considère les significations de ces mots : « augmentation substantielle » et « intervalle de temps géologique relativement court »¹⁰⁰⁹.

Toujours est-il que la plupart des auteurs s'accordent pour leur donner une durée maximale de quelques millions d'années, une extension continentale, mais le plus souvent mondiale, et enfin le seuil suivant à dépasser : plus de 50 % des espèces d'une « époque » géologique donnée doivent disparaître¹⁰¹⁰. Contre la présentation qu'en a fait Gould, ces extinctions de

¹⁰⁰⁴ Voir Van Valen (1973, p. 15), mais aussi le tableau 2 que nous allons produire dans quelques pages.

¹⁰⁰⁵ Ibidem, p. 9-10. Il s'agit d'une application des courbes de survie utilisées en écologie/démographie à la paléontologie. On a en abscisses le temps en Ma depuis l'apparition du taxon étudié, et en ordonnées une échelle logarithmique des échantillons d'espèces ou de genres nous indiquant que la probabilité d'extinction à un âge particulier est relative à la pente de la courbe à un moment donné. Les courbes ont une allure quasi-linéaire. Ce résultat peut bien entendu être utilisé à l'encontre des thèses postulant une sénilité phylétique.

¹⁰⁰⁶ Ce qui veut dire que pour les 2.5 millions d'espèces connues (cf. 2.4), on aurait 500.000 extinctions d'espèces par million d'années ou une espèce tous les ans. Cependant, il ne s'agit pas ici des données présentées par Raup (1981), car celui-ci donne des valeurs en se fondant sur le nombre d'espèces estimé de son temps, soit environ 1.500.000. Nous avons simplement appliqué la biodiversité spécifique connue de nos jours au taux d'extinction d'arrière-plan calculé par le paléontologue américain.

¹⁰⁰⁷ *Msy* signifie par million d'espèces et par année, ce qui équivaut au par espèce et par million d'années de Raup. Cf. Jablonski 1986a ; Sterelny et Griffiths 1999, p. 303 ; Lamkin et Mille 2016 ; Ceballos *et al.* 2017.

¹⁰⁰⁸ Cette typologie de l'extinction est courante dans la littérature, voir par exemple Losos *et al.* 2014, p. 580.

¹⁰⁰⁹ Sepkoski 1986, p. 278. Le lecteur trouvera une traduction légèrement différente chez Gargaud et Lecointre 2013, p. 312. Nous avons préféré garder celle que nous avons produite avant de découvrir la leur.

¹⁰¹⁰ Voir par exemple Gargaud et Lecointre (2013, p. 312) pour des précisions sur les critères présentés par Sepkoski : « 1) critère temporel (qq jours à qq millions d'années) 2) critère spatial (le globe ou de grandes aires)

masse peuvent en fait intégrer une sélectivité plus ou moins grande, qui est prise en compte dans la classification de Raup¹⁰¹¹ avec « l’extinction anarchique » (*wanton extinction*), bien qu’elles puissent aussi s’y conformer avec le modèle du « champ de tir » (*field of bullet*). Les épisodes d’extinction, que nous pourrions qualifier d’intermédiaires, sont en revanche moins bien connus que les cinq grandes extinctions de masse (*big five*) du Phanérozoïque¹⁰¹². Sur les quelques 106 étages d’une durée moyenne de presque 6 millions d’années que comporte cet Éon, on en dénombre plus d’une cinquantaine¹⁰¹³. Si l’on devait additionner les extinctions d’arrière-plan et les extinctions intermédiaires, elles dépasseraient sûrement en nombre de victimes les « 5 grandes ». En effet, celles-ci ne représenteraient que 4 % (Raup 1994, p. 6760) de toutes les extinctions survenues au cours du Phanérozoïque, mais elles eurent des impacts si profonds sur l’évolution subséquente qui justifient l’attention qu’elles reçurent¹⁰¹⁴.

À ces crises du vivant plus ou moins prononcées, s’oppose ce que Raup appelle le « jeu normal », soit la disparition d’espèces du fait d’interactions écologiques telles que la compétition et la prédation. En citant Darwin (1859, p. 345), nous l’avons confronté à la contingence gouldienne, sans autre commentaire. Précisons que pour Darwin, l’extinction est un processus plus lent que la spéciation, non global, et qu’il résulte majoritairement de la compétition (cf. Raup 1994, p. 6758). Des exemples allant dans ce sens sont bien connus, comme celui du triomphe des placentaires sur les marsupiaux lors du grand échange

3) critère taxinomique (rang élevé, modes de vie différents). » Par exemple Erwin (2006) donne un intervalle de 160.000 à 500.000 ans pour la durée de l’extinction du Permien. Voir aussi Gargaud et Lecointre (2013, p. 327) pour les pourcentages d’extinction associés aux « 5 grandes » du Phanérozoïque. Le nombre d’espèces disparues est souvent extrapolé à partir du nombre de groupes de rangs supérieurs disparus, et notamment des familles à l’aide de la *killing curve* de Raup 1979 ; 1991, p. 78. Ce qui fait que lorsque l’on cite doctement la valeur de 96 % d’espèces disparues pour le Permien, il faut bien comprendre qu’il s’agit d’une borne supérieure (Raup 1979), que de nombreux ouvrages, mais aussi des vulgarisateurs ou encore des professeurs, présentent sans le moindre recul critique, comme s’il s’agissait d’une donnée clairement établie.

¹⁰¹¹ Raup 1991, p. 197. Le mode d’extinction anarchique pourrait sembler mal nommé pour une catégorie qui implique de la sélectivité, mais ici il faut comprendre que l’anarchie consiste justement dans le renversement de l’équilibre hiérarchique par l’épisode d’extinction qui défait en outre les pressions de sélection qui ont conduit à la formation de cet équilibre. Le mode du champ de tir évoque inmanquablement une suite d’impacts et par exemple de météorites, il spécifie donc une extinction aléatoire. Le dernier mode est la compétition darwinienne que Raup appelle le « jeu normal » (*fair game*). Quant à la disparition des espèces suivant la conception de Van Valen, Raup parle alors de la « ruine du parieur » (*gambler’s ruin*).

¹⁰¹² Pour mémoire, il s’agit de la crise de la fin de l’Ordovicien vers -445 Ma ; de « la crise » qui précède la fin du Dévonien vers -365 Ma ; de la fin du Permien vers -252 Ma ; de la fin du Trias vers -201 Ma ; et enfin de la transition Crétacé-Paléogène vers -66 Ma (K/T ou K/P_E, K/Pg). Néanmoins, certains auteurs entretiennent l’idée que les crises de la fin du Dévonien et du Trias ne sont pas de véritables extinctions de masse, mais plutôt une diminution de la formation de nouvelles espèces couplée à une augmentation limitée du taux d’extinction (on parle de *failure to originate*). Sur ce point, voir Bambach *et al.* (2004), mais encore Fan *et al.* (2020) où des simulations par ordinateurs de l’évolution de la biodiversité au Phanérozoïque viennent étayer cette hypothèse.

¹⁰¹³ Cf. Gargaud et Lecointre 2013, p. 310. Sur la distribution et l’intensité des extinctions, voir Raup 1996.

¹⁰¹⁴ Sur ce point, voir notamment Erwin 2001, p. 5399. Il donne pour sa part la valeur de 5 % pour rendre compte de la proportion d’espèces décimées lors des cinq grands épisodes d’extinction du Phanérozoïque.

interaméricain¹⁰¹⁵, la domination des bivalves sur les brachiopodes au Paléozoïque¹⁰¹⁶, le remplacement des agnathes par les gnathostomes durant la même Ère, ou encore des gymnospermes par les angiospermes au Tertiaire¹⁰¹⁷, etc. Quoique l'on puisse douter que la sélection fût la seule explication de ces successions, il reste que les exemples présentés ont en commun d'impliquer non pas des organismes, mais des taxons de hauts rangs, dont des clades. Il semble donc que l'étude des extinctions puisse informer le débat sur les cibles de la sélection. Il est frappant de constater que la question des extinctions soit l'un des sujets qui conduisit Darwin à diversifier ses positions quant à l'objet d'une sélection que des lecteurs inattentifs réduisent parfois indûment à l'organisme. En effet, elle lui permet d'invoquer tour à tour des formes ; des individus ; des variétés telles que les races et les tribus ; mais encore des espèces et des groupes d'espèces¹⁰¹⁸. Outre l'interprétation des données paléontologiques, l'analyse de modèles mathématiques par Raup (1981) a livré des arguments pour soutenir que bon nombre d'espèces succombèrent non en raison d'une « malchance » (*bad luck*), mais parce qu'ils possédaient de « mauvais gènes » (*bad genes*). Or, cette constitution inférieure a le plus souvent été invoquée pour rendre compte de l'issue d'une compétition entre des taxons, mais seulement de manière marginale pour penser d'autres interactions écologiques. Non que Darwin, Raup et tant d'autres les aient négligées, mais ils ont donné leur préférence à cette relation interspécifique justement parce qu'elle se confond le mieux avec la sélection, comme nous le préciserons au chapitre V. Cela étant dit, il est douteux qu'un parasite puisse à lui seul causer la chute d'une espèce, bien que personne ne récuse qu'il provoque des ravages comme l'ont fait dans notre espèce et dans tant d'autres ceux qui sont transportés par des hématophages¹⁰¹⁹. Quant à la prédation, elle a de longue date été reçue comme un mécanisme plausible d'extinction, et semble étayée pour la disparition de la mégafaune du Pléistocène du fait de sa surexploitation par l'Homme¹⁰²⁰. Au demeurant, il devient de plus en plus évident qu'une modification rapide du réseau écologique constitue une cause probable d'extinction. Cette déstabilisation fait d'ailleurs l'objet d'une classification des extinctions par Vermeij

¹⁰¹⁵ Cf. Williams 1966, p. 51-52 ; Maynard Smith 1989, p. 244.

¹⁰¹⁶ Van Valen 1976a, p. 207.

¹⁰¹⁷ Williams 1966, p. 51.

¹⁰¹⁸ Voir par exemple Darwin (1859, p. 76 et 110), et tout spécialement le chapitre intitulé : *On the geological succession of organised beings* ; Darwin (1871, vol. I, p. 238) pour les tribus et races dans notre espèce. Pour lire des cas d'extinction impliquant la sélection d'espèces et de groupes d'espèces, voir Darwin 1859, p. 322, 344, 475. Enfin, le terme plus vague de formes de vie est employé à diverses reprises (e.g. Ibidem, p. 317).

¹⁰¹⁹ Sur ce point, voir Winegard 2019. Il avance que le moustique a été notre plus redoutable ennemi, causant des milliards de morts par les maladies dont il est le vecteur, et au premier rang desquelles figure la malaria.

¹⁰²⁰ Sur cette possibilité, voir la théorie de l'*overkill* défendue notamment Martin 1984 ; 2005. Cependant, on lui a reproché de négliger d'autres causes, notamment les maladies et les changements climatiques (e.g. Fosha 2016). Pourtant, des travaux récents semblent lui donner raison en montrant que la chronologie des disparitions se fit dans le sens d'une exploitation des espèces selon des tailles décroissantes (cf. Dembitzer *et al.* 2021).

(2004, p. 329). Il considère un premier type résultant de l'introduction d'un nouveau compétiteur ou prédateur dans un écosystème et un second qui repose plus précisément sur la déstabilisation des ressources et en particulier la photosynthèse.

Cependant, il est rare de trouver dans la littérature contemporaine des théories sur l'extinction qui fassent la part belle à l'action d'un seul prédateur, parasite ou compétiteur. Les extinctions sont davantage comprises comme des processus multifactoriels. Déjà Darwin envisageait que de nombreux facteurs de contrôle (*check*) déterminent de concert la croissance comme la réduction d'une population jusqu'à l'extinction, bien qu'il donnât à la compétition de l'emporter sur cette multitude¹⁰²¹. De nos jours, les modèles multifactoriels, admettant que les causes d'extinction agissent en synergie, sont monnaie courante. C'est le cas de la théorie du crime de l'Orient express énoncée par Erwin (1993 ; 2006, p. 11 et 54) ; de la conjonction liminaire de stress environnementaux divers pour provoquer une extinction de masse avec Solé (2002) ; de l'acronyme HIPPO pour rendre compte des effets de notre civilisation sur les écosystèmes¹⁰²². Mais quelle que soit la série de causes qui peuvent entrer dans le déterminisme d'une extinction, celles-ci restent modulées par des facteurs de risque et de protection que présentent les populations naturelles, et dont voici une liste non exhaustive¹⁰²³.

¹⁰²¹ Cf. Darwin 1859, chapitre III ; Darwin 1871, vol. I, p. 238.

¹⁰²² Voir par exemple Wilson 2002, p. 50. Les lettres de cet acronyme signifient respectivement H : *Habitat destruction* (destruction d'habitat) ; I : *Invasive species* (introduction d'espèces invasives) ; P : *Pollution* ; P : *Population* (population humaine démultipliant les autres causes) ; O : *Overharvesting* (surexploitation).

¹⁰²³ Quelques remarques s'imposent sur ce tableau : 1. Sauf cas particuliers, le contraire d'un facteur de risque est un facteur de protection, et vice et versa. 2. Sauf cas particuliers, les différentes sources de risque et protection peuvent se cumuler, faisant qu'une espèce donnée aura des chances décuplées de s'éteindre ou de perdurer. 3. Le découpage présenté est imparfait : certains facteurs de risque pour une catégorie sont associés à une autre catégorie, quand c'est le cas, nous tâcherons de le mentionner. 4. Les références indiquées ne représentent pas l'ensemble des publications que nous avons consultées. Aussi, certaines publications citées dans la suite de cette thèse auraient pu se trouver dans ce tableau et n'y sont pas.

Tableau 2 : facteurs de risque et de protection relatifs à l'extinction.

Catégories	Facteurs de risque et de protection
Taille des population et richesse des taxons de rang supérieur à l'espèce	Facteurs de risque : La petite taille d'une population ou « rareté » est, comme nous l'atteste la paléontologie, le « signe avant-coureur » de l'extinction (Darwin 1859, p. 109). Les espèces présentant une petite population peuvent s'éteindre en accumulant des mutations, et notamment si $N < 100$. C'est le <i>mutational meltdown</i> et l' <i>error catastrophe</i> des auteurs anglo-saxons (e.g. Green 1968 ; Lynch <i>et al.</i> 1993 ; Lynch <i>et al.</i> 1995a ; Lynch <i>et al.</i> 1995b). Une petite population est un facteur général de risque d'extinction, mais une grande population peut l'être aussi pour des populations panmictiques du fait de leur uniformité (Simpson 1953a, p. 297).
	Facteurs de protection : Les espèces ayant de nombreux individus et les taxons riches en espèces ont moins de chance d'extinction, en raison d'une plus grande diversification écologique et géographique (e.g. Van Valen 1973 ; Raup 1979 ; 1981)
Variabilité de l'espèce et types de reproduction :	Facteurs de risque : Les espèces présentant une faible variabilité courent le risque de s'éteindre (Depéret 1907, p. 244 ; Lynch et Lande 1993, voir la loi de Rosa 1903, bien que les conceptions de son auteur soient largement discréditées). Certains modes de reproduction, tels que l'apomixie et l'autofertilisation, augmentent le risque d'extinction (e.g. Simpson 1953a, p. 303). Les espèces qui manquent d'évolutivité présentent un risque supérieur d'extinction (Maynard Smith 1989, p. 242-243).
	Facteurs de protection : Les espèces et les groupes à reproduction sexuée, présentant donc une plus grande variabilité que des groupes à multiplication asexuée et risquent moins de s'éteindre (e.g. Maynard Smith 1988, p. 165 <i>sq.</i>). Corollaire de la proposition de Maynard Smith (1989, cf. supra) : les lignées démontrant une plus grande évolutivité ont moins de risque de s'éteindre.
Taille des organismes	Facteurs de risque : Les espèces de grande taille présentent un risque accru d'extinction (e.g. Depéret 1907, p. 240 ; Jablonski 1986b). Les espèces de grande taille présentent un risque accru d'extinction qui est décuplé en cas de changements brusques dans l'environnement (Cope 1887, p. 234). Les espèces de grande taille présentent un risque accru d'extinction et ce en relation avec leur complexité (Erwin 2001, p. 5402). Les espèces de grande taille présentent un risque accru d'extinction en raison de la longueur de leur temps de génération (Myers et Knoll 2001, p. 5391 ; Raup 1994, p. 6759-6761).
	Facteurs de protection : Les espèces de petite taille ont un plus petit risque d'extinction (e.g. Stanley 1973).
Temps de génération et rythme d'évolution	Facteurs de risque : Il existe une corrélation entre les espèces présentant un fort rythme d'évolution (dites tachytéliques) et leur risque d'extinction (e.g. Simpson 1944, p. 225). Les espèces présentant un temps de génération plus long ont un plus grand risque d'extinction (e.g. Raup 1994, p. 6759). L'extinction est un stress rapide qui dépasse les capacités de réponse d'une espèce par la sélection et les migrations (Raup 1994, p. 6762). Les espèces présentant à la fois une faible variabilité et un temps de génération trop long vis-à-vis de la vitesse de changement du milieu risquent davantage de s'éteindre (Lynch et Lande 1993). En lien avec ce qui précède, la lenteur de réponse d'une espèce, fonction du temps de génération et de la rapidité des changements qui surviennent dans l'environnement est une « cause usuelle ou universelle » d'extinction (c'est la théorie du <i>lag</i>), cf. Simpson 1953a, p. 289 ; Maynard Smith (1976 ; 1989) ; Burger et Lynch 1995.
	Facteurs de protection : Le corollaire est contre-intuitif. Les espèces qui changent rapidement tendent à disparaître rapidement, à la différence des espèces qui changent lentement (dites bradytéliques chez Simpson 1944), mais il semble évident qu'un temps de génération court et une vitesse d'évolution importante sont des facteurs de protection.

Caractères écologiques 1 : Valence écologique	Facteurs de risque : Les espèces présentant une faible valence écologique (sténoèces), donc très spécialisées sont plus sujettes à l'extinction (Jablonski 1991, p. 755 ; Jablonski et Bottjer 1983). La spécialisation augmente le risque d'extinction, c'est même une « marque sénile » annonçant l'extinction (Depéret 1907, p. 222). L'hyperspécialisation augmente grandement le risque d'extinction (Williams 1966, p. 27-28). Ce risque est vraisemblablement décuplé en cas de changements importants dans l'environnement (Cope 1887, p. 400 ; 1986, p. 173).
	Facteurs de protection : Les espèces présentant une forte valence écologique (euryèces), donc peu spécialisées sont moins sujettes à l'extinction (e.g. Jablonski et Bottjer 1983). Cela est tout particulièrement vrai pour des espèces dites opportunistes (e.g. Myers et Knoll 2001, p. 5389).
Caractères écologiques 2 : Aire de répartition	Facteurs de risque : Le fait d'occuper une aire de répartition de petite taille (endémisme, espèces sténotopiques et notamment insulaires) constitue un risque d'extinction (e.g. Gould 1985 ; Jablonski 1986b ; Raup 1991, p. 136-139 et 190 ; Pimm <i>et al.</i> 2015, p. 347).
	Facteurs de protection : Une grande aire de répartition protège de l'extinction (e.g. Van Valen 1973, p. 14 ; Raup 1981, p. 26 ; Jablonski 1987 ; 1996).
Caractères divers	Facteurs de risque : Un emballement fisherien de la sélection sexuelle entraînant le développement hypertélique de certains caractères (e.g. ornementation excessive), augmente le risque d'extinction (Fisher 1915 ; Fisher 1930, p. 137 ; Haldane 1932a, p. 120). Une sélection sexuelle, en lien avec le dimorphisme, ou trop grande ou trop faible, constitue un risque d'extinction (e.g. Martins <i>et al.</i> 2020, p. 6).
	Facteurs de protection : Un caractère protégeant contre l'accumulation de certaines mutations, à l'image d'une résistance aux UV, offre une protection contre l'extinction (e.g. Williams 1992, p. 33). La possession de mécanismes de dormance constitue une protection contre l'extinction, car elle permet de survivre en cas de déplétion trophique, comme ce fut le cas pour les diatomées à la fin du Crétacé (e.g. Kitchell <i>et al.</i> 1986). La capacité pour une espèce de se disperser et coloniser un maximum de milieu, à l'exemple d'une larve planctonique, limite le risque d'extinctions (e.g. Raup 1994, p. 6761). La sélection sexuelle, en ce qu'elle agit de manière purifiante, peut constituer un facteur de protection (e.g. Lumley <i>et al.</i> 2015).

Un autre point à considérer pour la prédiction de futures extinctions porte sur la suite de ces épisodes. Avec Gould (1984, p. 19), elles instancieraient une force créatrice de la nature puisqu'elles permettent l'apparition de nouvelles formes de vie en libérant les places occupées par celles qui furent démisées. Ce faisant, elles accélèrent le rythme d'une évolution qui finit tôt ou tard par accuser une baisse de régime du fait de la saturation des écosystèmes¹⁰²⁴. On peut donc considérer l'extinction comme un « processus créatif¹⁰²⁵ » agissant indirectement dans l'évolution, si ce n'est une authentique force de l'évolution, paradoxalement positive¹⁰²⁶ et ce d'autant plus quand il s'agit d'extinctions de masse. Selon Myers et Knoll (2001, p. 5389-5390), les « explosions de spéciations » ou radiations adaptatives qui suivent les grandes extinctions permettent l'apparition de « nouveautés émergentes ». Cependant, le rebond post-extinction peut s'avérer plus ou moins long, car la biodiversité a été durablement affectée. Il faut de 5 à 10 millions d'années pour retrouver puis dépasser le niveau de biodiversité qui précède l'épisode d'extinction¹⁰²⁷. Il semble donc que nous soyons en possession d'éléments sur la cinétique des processus post-extinction et qu'ils pourront nous servir pour envisager des crises à venir, et en particulier celle que l'on voit poindre à l'horizon du fait de nos actions (cf. chapitre X). La tâche ne sera pas aisée, car la dynamique de la réoccupation des niches à grande échelle dépend de nombreux facteurs qui rendent malaisée une prédiction fine à ce sujet (cf. Jablonski 2001, p. 5396-5397).

4.2.2. Le couple diversification-simplification à différentes échelles

4.2.2.1. La diversification à différentes échelles

La tendance à l'augmentation de la diversité est une donnée absolument incontournable de l'évolution. Les paléontologues sont unanimes pour constater la supériorité globale du taux de spéciation vis-à-vis du taux d'extinction au Phanérozoïque (e.g. Raup 1981, p. 31-32). En dehors des crises du vivant, la biodiversité n'a fait que croître comme le montrent les différentes courbes représentant cette tendance. Interrogeant ce phénomène qui semble nous

¹⁰²⁴ Sur ce point, voir tout particulièrement Raup 1991, p. 195.

¹⁰²⁵ Nous empruntons l'expression à Williams (1966, p. 122). Pourtant celui-ci ne considère pas que l'extinction soit en elle-même une « force créative », mais une « précondition nécessaire » à l'apparition de nouvelles espèces et notamment lors des radiations adaptatives. C'est pourquoi nous avons ajouté l'adjectif « indirect ».

¹⁰²⁶ Pour des auteurs présentant l'extinction comme une force positive, et donc une source d'opportunités pour l'évolution, voir Raup 1981, p. 25 ; Mayr 1982, p. 80 ; Jablonski 1986b.

¹⁰²⁷ Sur cette valeur et les spécificités du rebond post-extinction, voir Jablonski 1991, p. 754 ; Raup 1994, p. 6761 ; Myers et Knoll 2001, p. 5389-5390. Pour des informations sur le rebond post-extinction de la crise du Permien, voir tout spécialement le chapitre 10 d'Erwin 1993.

offrir un point d'appui solide pour nos extrapolations, on peut se demander comme le fit Simpson (1949, p. 100-102) « à quoi l'évolution voulait en venir ? » ; pourquoi faudrait-il qu'elle produise tant et toujours plus de diversité ? Méditant et développant une métaphore de Huxley, le paléontologue américain imagina la vie comme un tonneau que l'on remplit d'objets de différentes tailles (ce sont les espèces avec leurs populations plus ou moins nombreuses) et qui, à la faveur d'innovations décisives (comme la conquête de la vie sur terre au Paléozoïque) s'agrandit. Mais tôt ou tard, il faudra bien que le tonneau cesse de gonfler et de se remplir : la biodiversité devra admettre un pic pour ensuite s'amointrer petit à petit. Précédemment, nous remarquons avec Raup et Levinton que le rythme de l'évolution pouvait toujours ralentir lorsque les écosystèmes parvenaient à une forme de saturation. Sur cette considération, et en admettant qu'aucune innovation ne vienne inaugurer l'exploitation d'environnements inhabités sur notre Terre, il est difficile de savoir quelle puisse être la borne supérieure de la biodiversité à moins de déterminer en même temps une contrainte limitante qui dérive des paramètres physico-chimiques, avec en premier lieu la quantité d'énergie disponible dans les écosystèmes, et une autre qui se rapporte au nombre maximum d'espèces spécialisées¹⁰²⁸ que peut supporter un milieu sur la base de la première contrainte¹⁰²⁹. Mais revenons au futur pic de biodiversité. Ici encore, si l'on restreint pour les besoins de notre hypothèse la gamme des innovations à venir, ce sont bien les paramètres physico-chimiques qui décideront de sa venue. Aussi est-il préférable de délaissier ces deux problèmes pour l'instant, afin de mieux les traiter au chapitre VII dédié à la dépendance qu'entretiennent les sciences de l'évolution vis-à-vis d'autres sciences, comme la physique et la géologie.

Pour le moment, il convient d'écouter ce que disent les savants de cette tendance dont l'existence ne fait aucun doute. Déjà Wallace (1858) en proclamait la réalité dans le titre et le contenu du message qu'il envoya à Darwin pour lui faire part de ses idées¹⁰³⁰. Quant à

¹⁰²⁸ Quel que soit l'écosystème considéré, on pourrait *naïvement* supposer qu'il puisse être occupé par une seule espèce *hypergénéraliste*, mais cela ne nous donne qu'une borne inférieure hypothétique de 1 espèce.

¹⁰²⁹ La relation entre biomasse et biodiversité sera discutée dans la suite de cette thèse. Pour l'heure, nous nous contenterons de dire que les paramètres physiques du milieu et la quantité d'énergie disponible limitent le nombre de niveaux trophiques dans un écosystème donné (cf. Hutchinson 1959, p. 147), à quoi s'ajoute le degré de spécialisation des espèces présentes à différents échelons de l'écosystème considéré (cf. Levinton 1979).

¹⁰³⁰ Le titre de cette lettre peut se traduire par « Sur la tendance qu'ont les variétés à s'éloigner indéfiniment du type d'origine ». On peut lire ceci dans la conclusion : « Nous pensons avoir montré qu'il existe une tendance dans la nature qui tend à la progression continuée de certaines classes de variétés et les éloigne au fur et à mesure du type original – Une progression à laquelle on ne saurait assigner de limites bien définies. » On retrouve cette citation dans la communication conjointe avec Darwin (Darwin et Wallace 1858, p. 62) qui fut lue par son mentor Lyell et son bon ami Hooker devant la société linnéenne le 1^{er} juillet 1858.

Darwin, il conçoit l'existence d'un principe de divergence¹⁰³¹ prévoyant que « la plus grande quantité de vie peut être le résultat d'une grande diversité de structures¹⁰³² ». Ainsi, c'est en se diversifiant par leurs « structures, constitutions et comportements » que les descendants d'un groupe seront plus à même « d'occuper des places aussi nombreuses que variées dans l'économie de la nature¹⁰³³. » Pour de nombreux biologistes, la divergence ne s'énonce plus comme un principe, mais une forme de sélection qui « demande qu'il y ait plurification, non réplique fidèle¹⁰³⁴ » des entités biologiques : c'est la sélection divergente¹⁰³⁵. On pourrait croire que le mot de principe, ou toute appellation équivalente, repousse les auteurs modernes, tant il peut leur paraître aussi boursoufflé que suranné, mais il y a bien dans la littérature contemporaine des savants pour soutenir que la variation, autre nom de la divergence, est bien le premier principe qui gouverne et définit le vivant¹⁰³⁶, son « télos¹⁰³⁷ » nous dit même Maris dans sa thèse. Ceux qui se montrent plus mesurés ne sous-entendent pas moins¹⁰³⁸. Mais quelle que soit la manière de l'appeler, cette tendance est bien incontournable étant donné qu'elle s'exprime à toutes les échelles : moléculaire, cellulaire, tissulaire et organique, mais aussi des individus, des populations, des espèces et des groupes d'espèces. Il n'est pas question de faire ici le catalogue de toutes les manières qui permettent de la mesurer¹⁰³⁹, bien que l'élaboration d'un programme prédictif d'envergure requière qu'on évalue leur mérite une par une, pas plus que nous proposerons dans les lignes qui suivent le catalogue exhaustif de toutes les causes de diversification. Nous citerons néanmoins les différents types de mutation,

¹⁰³¹ Notons que le « principe de divergence des caractères » est introduit en tant que tel au chapitre 4 dédié à l'étude de la sélection naturelle à l'aide d'une comparaison avec la tendance qu'ont les éleveurs à choisir les caractères extrêmes (Darwin 1859, p. 112), mais il apparaît non pas en tant que principe mais fait d'observation au chapitre II avec la divergence des caractères.

¹⁰³² Ibidem, p. 114.

¹⁰³³ Ibidem, p. 112, de même pour la citation entre guillemets qui précède.

¹⁰³⁴ Gould 2002, p. 868.

¹⁰³⁵ On parle aussi de sélection diversifiante. Remarquons également qu'un autre mode de sélection, la sélection directionnelle, produit aussi de la diversité, mais moins que la sélection divergente qui d'ailleurs en génère davantage et s'accorde de ce fait plus facilement avec l'esprit du texte darwinien.

¹⁰³⁶ C'est d'ailleurs une constante des articles dans lesquels Giuseppe Longo et Maël Montévil sont impliqués. Voici quelques exemples : « En un sens, la variabilité peut être considérée comme le principal invariant de l'état de la matière qu'on appelle la vie » (Longo et Montévil 2012a) ; voir aussi le « principe de non-conservation » (Longo *et al.* 2013) ; « la variation biologique devrait recevoir le statut de principe théorique fondamental en biologie » (Montévil *et al.* 2016) ; voir enfin Longo et Montévil, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 133.

¹⁰³⁷ Elle parlait alors de l'accroissement de la biodiversité (cf. Maris 2006, p. 216).

¹⁰³⁸ Dans sa thèse consacrée à Henri Bergson, Miquel (1996, p. 306) reconnaît que chez celui-ci transparait constamment une qualification de la vie comme animée d'une tendance à la création ou encore à l'activité. Mayr (1982, p. 65) affirme que les « entités biologiques sont déterminées par leur variabilité ». Sober (1984, p. 135) perçoit dans la variation un principe explicatif central, au cœur de la pensée populationnelle. McShea et Brandon (2010, p. 3-4) supporte l'existence d'une véritable tendance vers plus de diversité qu'ils associent à la dérive et qui s'exprime nettement en l'absence de contraintes et de forces, bien qu'elle puisse être soutenue ou entravée par ces dernières. Enfin Forterre (2012, p. 2) nous dit de la diversité qu'elle est « l'essence de la vie ».

¹⁰³⁹ Nous avons mentionné la biodiversité spécifique en section 2.4, mais nous aurions pu indiquer quelques indices de la diversité subs spécifique, comme les polymorphismes nucléotidique (SNP) et protéique, les mesures de diversité populationnelle à l'instar du paramètre θ de Watterson (1975), l'indice de fixation F_{ST} , etc.

les formes de dérive, la sélection naturelle et la sélection sexuelle, la reproduction sexuée, les transferts horizontaux et les symbioses, l'induction environnementale et les conditions de l'environnement, la division du travail, et cetera¹⁰⁴⁰.

Si pratiquement tous les facteurs que nous venons d'énumérer s'entendent comme des sources de diversification agissant à différentes échelles, il convient de noter que la division du travail est le plus ancien dans la littérature¹⁰⁴¹, et recoupe toutes les échelles d'organisation considérées. Comme l'explique d'Hombres (2022, p. 30-31), elle est associée à la diversité et la complexité chez différents auteurs du XIX^e siècle pour lesquels elle revêt une « valeur principielle ». C'est le cas de Weismann et de Haeckel, et ce en lien avec la spécialisation cellulaire¹⁰⁴². Chez ce dernier, la division du travail s'exerce notamment à l'intérieur des superorganismes et des sociétés, puisqu'il discute notamment des colonies de siphonophores qu'il rapproche des sociétés humaines. Pour passer de l'économie à la biologie et retour, tout en s'appliquant à d'autres sciences, il faut que le concept de division du travail soit aussi malléable que général, et de fait, purement descriptif. Mais qu'il s'agisse d'une notion vague n'en fait pas autant un concept pleinement désuet comme l'écrit d'Hombres (2022), puisque l'on peut témoigner de son actualité dans les écrits de biologistes et philosophes de la biologie contemporains, bien qu'il ne jouisse plus de la publicité d'antan. Nous pensons entre autres à Sober¹⁰⁴³, mais surtout à Maynard Smith et Szathmáry (1995, p. 12-13) pour qui la division du travail n'est pas un vain mot puisqu'il s'agit d'une caractéristique fondamentale des transitions majeures de l'évolution. Cependant, d'Hombres (2022, p. 44-45) ne nie pas qu'il subsiste un usage résiduel de ce concept en biologie de l'évolution¹⁰⁴⁴, mais prétend qu'il a

¹⁰⁴⁰ Toutes ces causes seront étudiées dans la suite de cette thèse et notamment dans les quatre prochains chapitres. Précisons néanmoins à propos du rapport entre la sélection et la diversification que la compétition entre individus, et donc la sélection, est pensée comme une cause de l'accroissement local de biodiversité (e.g. Hutchinson 1959), mais aussi de la biomasse chez Huston et Smith (1984) qui l'invoquent avec la théorie des histoires de vie pour rendre compte de la dynamique des successions écologiques. Pour Rensch (1960, p. 107), la plus grande diversité des oiseaux dans les milieux tropicaux s'explique à la fois par la compétition et la présence de conditions physiques favorables. L'exclusion compétitive est aussi cause de la diversification chez Schluter 1994. La sélection fréquence-dépendante, bien qu'elle nous semblât s'éloigner de l'idée d'un progrès tendanciel, est bien cause de la diversification pour Doebeli et Ispolatov 2010. Enfin, la sélection sexuelle est régulièrement convoquée pour rendre compte de la plus grande diversité des animaux par rapports à d'autres groupes, mais aussi à l'intérieur du clade des métazoaires. Voir notamment Boughman (2001) pour la synergie entre sélection sexuelle et sélection divergente dont résulte un plus grand taux de spéciation chez les épinoches et Janicke *et al.* (2018) pour une discussion générale de diversification impulsée par la sélection sexuelle dans le monde animal.

¹⁰⁴¹ Nous pensons à *La République de Platon*, livre II, 370c ; Mandeville 1705 ; Smith 1776, p. 76.

¹⁰⁴² E.g. Weismann 1889, p. 27 ; Haeckel 1869.

¹⁰⁴³ Voir Sober (1984, p. 189) sur la proximité entre darwinisme et économie d'une part, division du travail et divergence d'autre part, et ce en lien avec le niveau de compétition et l'explication de la diversité.

¹⁰⁴⁴ Le titre de son article peut laisser supposer qu'il restreigne sa critique à la « division physiologique du travail », mais sa discussion d'exemples venant de l'écologie et l'étude des lichens, ainsi que ces lignes que l'on peut lire dans la conclusion, suggèrent qu'il vise le concept général de division du travail : « Et de fait, l'expression

régressé au « stade métaphorique » en étant vidé de sa signification économique (« dé-économisation »). C'est selon nous une méprise qui résulte d'une méconnaissance de la littérature¹⁰⁴⁵. Lorsque les biologistes de l'évolution parlent de division du travail, il ne pense pas à « l'interdépendance des parties » et au « partage des fonctions » sans y associer inmanquablement un critère de productivité qui distingue justement les organismes selon une double hiérarchie, contre ce que d'Hombres prétend¹⁰⁴⁶. La première est celle du temps long de l'évolution et concerne les transitions majeures, avec notamment la formation de nouveaux collectifs. La littérature surabonde de raisonnements visant à démontrer que c'est bien la division du travail qui explique que des entités perdurent en formant des ensembles cohésifs plus performants que leurs compétiteurs en raison d'un degré supérieur de différenciation interne¹⁰⁴⁷. La deuxième se rapporte au quotidien de l'évolution durant lequel la compétition établit des vainqueurs et des perdants. Weismann (1889, p. 158) affirme que « le principe de division du travail » est sous le contrôle de la sélection naturelle. Cela veut dire qu'à tout moment, ce sont les spécificités de la relation entre une entité biologique et l'environnement qui déterminent la productivité d'un niveau de division du travail donné, autrement dit sa valeur sélective ou *fitness*. Du côté de l'entité, nous pourrions citer un sociologue reconnu. Durkheim, en fin lecteur de Darwin, associe justement la division du travail au principe de divergence, et remarque qu'elle est bien « un résultat de la lutte pour la vie », comme la corrélation de son degré de développement aux paramètres démographiques d'une population¹⁰⁴⁸. Du côté de l'environnement, Maynard Smith et Szathmáry (1995, p. 211) ont

même de division du travail, et non pas seulement le concept, est devenue désuète dans les sciences du vivant, se réduisant à quelques usages discrets en éthologie et biologie de l'évolution. » d'Hombres 2022, p. 45.

¹⁰⁴⁵ L'expression est sans doute rude, mais il faut déplorer que l'auteur ne fasse pas une seule référence au concept de sélection naturelle et de *fitness* dans le corps du texte, pas plus qu'il n'a daigné consulter la littérature sur les transitions de l'évolution et leur connexion à la sélection multi-niveaux. En revanche, Darwin est cité, mais pour ne rien dire, alors que le naturaliste anglais a justement associé la division physiologique du travail à la sélection naturelle (e.g. Darwin 1859, p. 94).

¹⁰⁴⁶ Voici la déclaration qui signale la négligence de son auteur : « Car en se débarrassant de son économicité, le concept de division du travail physiologique obtient une victoire à la Pyrrhus. Quel besoin dorénavant de retenir l'idée d'un organisme productif, au rendement et au rang dans l'échelle des êtres vivants plus ou moins élevé selon le degré de division du travail entre ses organes, si l'enjeu se resserre autour de la question de l'intégration organique et que le deuxième concept causal (division du travail, qui *genuit* interdépendance des parties, qui *genuit* unité de l'organisme) suffit. » d'Hombres 2022, p. 44.

¹⁰⁴⁷ Sur ce point, voir notamment Calcott et Sterelny (2011, p. 41), ou Michod et Roze (2001, p. 6) qui déclarent que « la division du travail est supposée être plus productive dans des grands groupes que dans des petits. », mais aussi Martens (2012, p. 523 et 536) qui soutient la nécessité de la division du travail dans « l'émergence de l'eusocialité », ainsi que la productivité supérieure d'un point de vue évolutif des collectifs qui la présentent. Enfin, Wilson (1975) soutient des hypothèses similaires avec pléthore d'exemples (p. 7 et les chapitres 14, 15, 19). Comme nous le suggérerons au chapitre V, cette division du travail se rapporte *ultimement* à celle fondamentale qui fut décrite par Weismann (1889) entre le germen et le soma.

¹⁰⁴⁸ Les citations placées entre guillemets et la suivante viennent toutes de Durkheim (1893, livre II, chapitre II) : « L'accroissement de volume et de densité détermine mécaniquement les progrès de la division du travail en renforçant l'intensité de la lutte pour la vie. »

compris que « La division du travail se révèle profitable uniquement si le marché est suffisamment large. » La formule est assez vague, mais le lecteur saisira intuitivement qu'il est question d'ardeur de la compétition et de complexité de l'environnement.

4.2.2.2. La complexification et la taille des organismes

Avec Durkheim, nous découvrons une relation entre la taille d'un système biologique et sa complexité par le truchement du concept de division du travail. À présent, nous allons étudier sous une nouvelle lumière cette relation en considérant la complexification et le gain de taille des organismes comme deux tendances dont l'histoire de la vie semble nous attester qu'elles sont suffisamment corrélées pour qu'on puisse les mobiliser de manière inductive. Pour Lamarck, la complexification du vivant se confond presque avec l'idée qu'il se fait d'une tendance progressiste à l'œuvre dans la nature¹⁰⁴⁹, de sorte que l'on pourrait presque l'utiliser pour dater de manière non absolue les organismes, si encore il n'admettait pas la récurrence de la génération spontanée. D'ailleurs, un lamarckien convaincu ne dirait pas le contraire. C'est le cas de Grassé (1973, p. 35) qui discerne en elle une tendance si bien établie qu'elle est prédictive pour le paléontologue. De son côté, un darwinien n'hésitera pas à en reconnaître l'existence, sans pour autant « l'honorer¹⁰⁵⁰ » en l'identifiant au progrès, et se refusera catégoriquement à l'enjoliver par des formules somptueuses qui la consacraient en une « loi cosmique de complexité croissante¹⁰⁵¹ ». Devant ces positions partisans, un savant idéal, délesté de ses biais, tant personnels que théoriques, préférera se demander comment on mesure la complexité et quelles contraintes la déterminent.

Quand il s'agit d'évaluer la complexité des êtres vivants, on ne manque pas de critères. L'enjeu est d'en sélectionner un qui soit tout à la fois universel ; multiscalaire ; suffisamment pratique pour qu'on puisse l'appliquer de manière routinière ; clairement défini afin qu'il ne dépende point de l'interprétation qu'on en fait. À cet égard, la proposition de Dawkins (1992, p. 265) consistant à écrire la totalité des propriétés d'un organisme, par exemple un livre ou un autre support, remplit bien les deux premiers objectifs, mais non les deux autres. Le

¹⁰⁴⁹ « Ne devais-je pas penser que la nature avait produit successivement les corps doués de la vie, en procédant du plus simple vers le plus composé ; puisqu'en remontant l'échelle animale depuis les animaux les plus imparfaits, jusqu'au plus parfaits, l'organisation se compose et se complique graduellement, d'une manière extrêmement remarquable ? » Lamarck 1809, p. 3 de l'avertissement. Cependant, il faut noter que la complexité est pour Lamarck une force de la nature qui précède dans l'ordre des principes la tendance progressiste.

¹⁰⁵⁰ Nous citons là l'opinion d'Huxley 1942, p. 557.

¹⁰⁵¹ Teilhard de Chardin 1955, dans la postface.

nombre de types cellulaires différents – une option considérée notamment par McShea¹⁰⁵², ne saurait être universel puisqu'il ne s'applique ni aux virus, ni aux unicellulaires. Quant à l'approche informationnel par le dénombrement des acides nucléiques, elle conduit fatalement au paradoxe de la valeur C¹⁰⁵³. C'est pourquoi on lui préfère la comparaison du nombre de gènes de type II codant pour des protéines¹⁰⁵⁴, mais ici encore on néglige des propriétés décisives comme l'épissage alternatif et la manière dont est régulée l'expression génique. Enfin, une option plus souple consiste à définir la complexité par le nombre de parties et d'interaction entre les parties¹⁰⁵⁵. Elle peut s'appliquer aussi bien au matériel génétique qu'à d'autres niveaux d'analyse, mais son inconvénient réside, comme la méthode discutée par Dawkins, dans son manque de commodité et de clarté.

Venons-en aux contraintes qui déterminent la complexification des organismes. McShea est sans doute l'auteur qui s'est montré le plus productif à ce sujet. Après avoir discuté les hypothèses de Lamarck, l'importance de l'auto-organisation des systèmes biologiques¹⁰⁵⁶, et la répétition des parties, il en vint à examiner une série de tendances passives qu'il oppose à d'autres cette fois-ci actives, car elles pilotent la complexification des organismes¹⁰⁵⁷. Cette dichotomie critiquable¹⁰⁵⁸, se révélera néanmoins si commode qu'elle fut reprise par de nombreux auteurs, tels que Gould (1996, p. 186-206) et Carroll (2001, p. 1105 *sq.*). Les tendances passives peuvent s'expliquer par une sorte de cliquet qui accumule de manière irréversible les ajouts de structure¹⁰⁵⁹, une diffusion passive des structures, mais surtout l'existence d'une borne inférieure qui pousse une partie des organismes à évoluer en direction des valeurs supérieures de complexité. Cette dernière possibilité a été présentée par Gould de

¹⁰⁵² Sur ce point, voir McShea 1997, p. 90.

¹⁰⁵³ Pour saisir l'histoire de ce concept, voir Swift 1950, Vendrely et Vendrely 1948. Voir aussi Luchetta *et al.* 2005, p. 176-178. Un exemple récurrent pour illustrer ce paradoxe est l'amibe *Polychaos dubium* (*ex Amoebia dubia*), qui est un unicellulaire relativement simple avec quelques 670 Gpb (milliards de paires de base) de nucléotides, soit plus de 200 fois les 3 Gpb de l'Homme. Bien que ce cas reste discuté, d'autres organismes présentent un écart manifeste entre leur complexité et la taille de leur génome, comme la bactérie géante *Epulopiscium fishelsoni* avec de 83 Gpb à 250 Gpb en raison d'une importante polyploïdie (Mendel *et al.* 2008). Nous avons converti les valeurs en Gpb à partir des picogrammes de nucléotides donnés dans cet article.

¹⁰⁵⁴ E.g. Maynard Smith et Szathmáry 1995, p. 5.

¹⁰⁵⁵ E.g. Carroll 2001, p. 1104 ; McShea et Brandon 2010, p. 9.

¹⁰⁵⁶ Cf. McShea 1991, p. 306-307. Pour plus d'informations relatives à l'influence des forces physiques sur les fluides agissant à l'intérieur des organismes selon Lamarck, voir Corsi 1988 ; Gould 2002, p. 257 *sq.*

¹⁰⁵⁷ McShea 1991, p. 309. Voir aussi McShea 1997, p. 97.

¹⁰⁵⁸ En raison notamment de son artificialité : l'existence d'une tendance passive de fond n'exclut pas que s'ajoutent des tendances actives. Sur ce point, voir McShea 1994, p. 1762.

¹⁰⁵⁹ Plus précisément, McShea discute d'une accumulation de complexité à la suite d'une série de radiations adaptatives. C'est là un argument que nous avons déjà rencontré avec une simulation informatique de l'évolution (Lehman et Stanley 2013). La difficulté est, nous l'avons dit, qu'il est difficile d'éliminer la sélection naturelle de cette explication. Le lecteur trouvera un autre modèle permettant d'expliquer la complexification et l'irréversibilité de l'évolution chez Bronowski (1970, p. 259-260) : c'est la théorie de stabilité stratifiée.

manière très imagée : il nous demande de suivre la marche aléatoire d'un ivrogne partant d'un mur, sans doute le bar dont il s'est fait exclure, et prédit que tôt ou tard, on retrouvera le dipsomane sur le trottoir¹⁰⁶⁰. Pour ceux que ce genre de spectacle indispose, ils peuvent tout aussi bien se figurer un graphique avec en abscisses le degré de complexité et en ordonnées la fréquence des organismes pour chaque degré. Les amateurs de métaphore verront dans l'axe vertical le mur contre lequel se cogne de temps à autre notre buveur excessif. La courbe que l'on peut tracer sera dissymétrique avec une longue queue en direction des hautes valeurs de complexité. Le mode, occupé par les bactéries¹⁰⁶¹, est proche du fameux « mur de gauche » que Gould pense inamovible¹⁰⁶². Son argument paraît sensé, puisqu'une tendance active déplacerait le mode de la complexité vers la droite comme en convient Carroll (2001, p. 1105), mais l'on peut aussi le trouver *vulgaire* avec Maynard Smith¹⁰⁶³, ou encore inadapté avec Richard Dawkins (1997, p. 1017). D'après lui, Gould se serait de nouveau transformé en « Don Quichotte chassant des moulins à vent » : une conception adaptationniste de l'évolution donnant la primauté à la sélection naturelle n'envisage pas que la majorité des organismes se complexifient, car cela dépend uniquement des bénéfiques qu'ils peuvent en retirer et de leur évolutivité. En somme, le paléontologue américain s'attaque à une conception démodée de l'évolution qui n'est plus soutenue que par une minorité de savants et tente de faire croire à son lecteur qu'elle est bien d'actualité.

Laissons la question de l'évolutivité pour nous concentrer sur le lien entre sélection naturelle et complexification des êtres vivants. Rappelons d'abord que l'existence actuelle de formes de vie relativement simples mais adaptés à leur environnement, a été utilisée comme argument pour refuser que la sélection soit la cause de cette tendance, c'est le cas chez Koestler s'appuyant sur Bertalanffy¹⁰⁶⁴. L'argument se défait lui-même : il aurait mieux valu dire que la sélection n'explique pas spécifiquement la progression vers des formes complexes, puisque l'on peut être adapté indépendamment de la complexité. Cela s'accorde avec la conception de McShea (2005, p. 155) qui remarque qu'une grande partie des changements « produisent une plus grande complexité », mais que cette complexité n'est pas toujours synonyme de « fonctionnalité » et donc d'adaptation. En conséquence : « L'adaptation nécessite toujours la sélection. Mais pas la complexité. » On peut donc se figurer que

¹⁰⁶⁰ Cf. Gould 1996, p. 186-187. L'idée de marche aléatoire est aussi présente chez McShea 1991, p. 309.

¹⁰⁶¹ Gould 1996, p. 212. L'auteur reconnaît d'ailleurs que nous vivons littéralement sur une planète dominée par des bactéries. Pour des valeurs allant dans ce sens et sur leur importance, voir aussi Forterre 2008.

¹⁰⁶² Certes, l'apparition des virus, si on la considère postérieure à celles des bactéries, ou encore des virions pour les plantes, le déplace quelque peu vers la gauche. Sur l'apparition des virus, voir Kostyrka 2018.

¹⁰⁶³ Au sens de commun, inintéressant. Voir les propos de Maynard Smith rapportés par Dawkins 1992, p. 1017.

¹⁰⁶⁴ Koestler 1978, p. 171-172

l'ensemble des structures complexes et celui des structures adaptées ne sont pas dans une relation d'inclusion, mais qu'ils présentent une intersection¹⁰⁶⁵ : il existe des structures complexes qui sont sélectionnées compte tenu de leur complexité, tandis que d'autres sont neutres ou négatives d'un point de vue sélectif. Ces dernières fixent une borne supérieure contextuelle à la complexification, que celle-ci ait été impulsée par une tendance active ou contrainte par une tendance passive. Par exemple, la compétition darwinienne peut favoriser des formes plus simples, notamment parce qu'elles sont plus économes d'un point de vue énergétique (McShea 1997, p. 101). Pour ce qui est des structures à la fois complexe et adaptative, la redondance fonctionnelle peut être comprise comme une assurance-vie en cas de défaillance d'une des structures¹⁰⁶⁶. Ainsi, nous sommes en présence d'une sélection en faveur de la complexité, ce qui est aussi le cas quand on considère les bénéfices de la division du travail relativement à la complexité de l'écosystème dans lequel évolue un organisme donné (cf. McShea 1991, p. 308). Cependant, la complexité peut être sélectionnée de manière indirecte lorsqu'elle est associée à un caractère qui fournit la plus-value sélective.

C'est d'ailleurs le cas pour la taille. Haldane (1926, p. 21) remarque qu'une plus grande taille nécessite des systèmes d'échanges plus complexes que ceux, parfois passifs, que l'on trouve chez des espèces de petite taille à l'exemple du système trachéen des insectes. Ainsi, c'est la taille qui amène les organismes à se complexifier et non l'inverse : « Les plus grands animaux ne sont pas plus larges que d'autres parce qu'ils sont plus compliqués. Ils sont plus compliqués parce qu'ils sont plus larges. » Ici, l'étendue incarne l'élément motivant la complexification et il faut encore rendre compte de ce qui la favorise directement. Stanley (1973, p. 1) note les nombreux avantages sélectifs que l'on peut lui associer : « meilleure capacité à capturer une proie, ou se défendre contre un prédateur¹⁰⁶⁷, meilleure fertilité, plus grande intelligence (en lien avec la taille du cerveau), plus grande endurance, plus grande gamme de nourriture disponible, mortalité diminuée, longévité augmentée, et meilleure rétention de la chaleur par unité de volume. » Il y aurait donc suffisamment de raisons pour que la sélection pousse les organismes à s'agrandir. Et quelle qu'en soit la cause, on observe bien dans de nombreuses lignées au Phanérozoïque une tendance à l'accroissement que l'on

¹⁰⁶⁵ C'est là une facilité de présentation étant donné que la complexité est une notion relative. Il faudrait aussi penser la chose de manière dynamique avec des ensembles de structures se complexifiant.

¹⁰⁶⁶ Voir par exemple Williams (1992, p. 81) qui prend l'exemple des deux reins. L'argument de la redondance fonctionnelle est très parlant dans la mesure où il s'applique aussi bien aux entités organiques qu'aux produits de la technologie, c'est le cas dans les avions de ligne avec la redondance des commandes de vol, des systèmes hydrauliques, des générateurs électriques, des instruments de vols, etc.

¹⁰⁶⁷ Ce bénéfice a pu être testé expérimentalement avec des chlamydomonas en présence de prédateurs, voir par exemple De Herron *et al.* (2019) dans le tableau de l'évolution expérimentale.

appelle la règle de Cope ou encore Cope-Depéret¹⁰⁶⁸. Néanmoins pour Cope, cette « loi » n'est que le corollaire d'une autre plus importante : la doctrine de la non-spécialisation¹⁰⁶⁹. Pour la présenter simplement, nous dirions que les lignées spécialisées sont issues de groupes généralistes plus petits et dotés d'un plus grand potentiel d'évolution, ainsi que d'une plus grande résistance à l'extinction, ce que nous considérons dans le tableau des facteurs d'extinction (tableau 2). En cas de perturbation du réseau écologique et de diminution des ressources, les espèces les plus grandes seront les plus affectées notamment en raison de leurs besoins énergétiques élevés¹⁰⁷⁰. Si donc la spécialisation est corrélée d'une quelconque manière à une grande taille, les formes spécialisées plus grosses ont plus de chance de s'éteindre et de laisser leur place à des espèces plus petites qui pourront en grandissant s'emparer de leurs niches écologiques laissées vacantes. C'est là une explication probabiliste de la loi de Cope relative à la taille que Stanley (1973, p. 22) soutient et résume ainsi : « la règle est plus justement comprise en décrivant l'évolution comme s'effectuant à partir de petites tailles et non en direction des grandes ». Formulée de la sorte, cette interprétation ressemble à s'y méprendre à la marche de l'ivrogne, et l'on ne saura pas surpris que Gould (1996, p. 205-206) rende hommage aux vues d'Edward D. Cope. Cependant, la règle de Cope et sa relecture probabiliste par Stanley couvrent une importante difficulté. Pour l'appréhender, il faut avoir à l'esprit la distinction que Simpson (1953a, p. 218) établit entre une spécialisation qui affecte les structures et une spécialisation qui concerne l'écologie. Les deux formes de spécialisation peuvent être saisies comme un verrouillage du potentiel adaptatif. Chez Cope, c'est la spécialisation écologique qui porte le poids de cette limitation (Stanley 1973, p. 11). Or, une espèce peut présenter une grande taille tout en étant généraliste, c'est le cas de la nôtre. Inversement, il existe des espèces de petite taille spécialisées du point de vue écologique. De manière intuitive, on peine à concevoir qu'un généraliste ne présente pas également une importante complexité structurale pour réaliser l'éventail d'interactions écologiques qui sont inaccessibles aux espèces spécialisées. Toutefois, Stanley (1973, p. 13) remarque que dans de nombreux cas « la complexité structurale implique la spécialisation structurale » que l'on conçoit comme une restriction des opportunités d'évolution. Mais est-ce bien le cas ? Si d'un côté, la complexité structurale est bien source de stabilité pour l'organisme en tamponnant certaines variations de son milieu intérieur, comme la température selon Stanley et Haldane, mais aussi d'autres variables si l'on pense à des structures

¹⁰⁶⁸ Sur les conceptions de cet auteur à ce sujet, voir Depéret (1907, p. 199 *sq.*), c'est ce qu'il appelle la « loi d'accroissement progressif ».

¹⁰⁶⁹ Voir Cope 1896, p. 173, 1887, p. 233-234, mais également Depéret 1907, chapitre XX.

¹⁰⁷⁰ Cope discute dans les pages citées d'importants changements climatiques. Voir aussi Stanley 1973, p. 16-17.

impliquées dans le maintien de l'homéostasie, on peut tout aussi bien imaginer de l'autre côté qu'une importante diversité structurale se traduise par autant de possibilités de variation qu'il y a de structures. Un même raisonnement peut être conduit d'un point de vue énergétique : soumises à des flux d'énergie qu'elles dissipent, les structures complexes présentent une plus grande instabilité, autrement dit elles évoluent plus vite¹⁰⁷¹. Qu'en est-il d'un point de vue écologique ? Pour Charles Darwin (1859, p. 314), les organismes les plus complexes et les plus grands sont justement ceux qui établissent de nombreuses interactions avec leur environnement biotique¹⁰⁷². En conséquence, ils présentent des taux d'évolution élevés¹⁰⁷³ de sorte que l'on puisse affirmer que leur potentiel d'évolution s'actualise fréquemment. De ce qui précède, il ressort que notre compréhension de la complexification comme tendance s'est obscurcie. Il nous en reste une « forme¹⁰⁷⁴ » vague, dont les preuves sont elles-mêmes de « vagues impressions¹⁰⁷⁵ », comme le dit McShea. Toujours est-il qu'elle persiste. Ici, l'on pourrait conclure cette section en adoptant l'agnosticisme et le scepticisme dont fit preuve ce même auteur quant à sa réalité¹⁰⁷⁶. C'est une position louable, mais nous préférons indiquer les pistes qui s'ouvrent à notre enquête : suivre les tendances de l'évolution demande de penser le lien qui unit les formes de spécialisation, structurale et écologique, le potentiel d'adaptation et les rythmes d'évolution.

4.2.2.3. La simplification comme tendance minoritaire présentée par le vivant

La complexité est certes une tendance nébuleuse, mais au moins elle bénéficie des lumières des nombreux penseurs qui ont tenté d'en percer le secret. Toute confuse que puisse être son origine, les données paléontologiques lui confèrent une apparence de clarté. Quant à la tendance opposée, la simplification ne jouit ni de la même publicité, ni des fresques de l'histoire de la vie pour l'illustrer. Elle semble n'être qu'un mouvement minoritaire dans l'évolution du vivant. À l'échelle des espèces, ce sont principalement les extinctions qui la produisent, mais jusqu'à présent elle a toujours été contrecarrée par l'accroissement global de

¹⁰⁷¹ E.g. Chaisson 2003, p. 96.

¹⁰⁷² Cela s'explique par leur taille, mais aussi leur mobilité, si tant est qu'elle soit corrélée à leur gabarit. Pour un soutien à cette hypothèse doublé d'une critique implicite de la loi de Cope, voir Ricklefs 1973, p. 374-375.

¹⁰⁷³ Ces taux d'évolution se rapportent à différents facteurs que nous préciserons. Citons pour l'instant le degré de compétition, la variabilité propre à une espèce, l'importance des croisements avec d'autres populations de la même espèce, la vitesse de changement du milieu, etc.

¹⁰⁷⁴ McShea 1991, p. 320. McShea parle de *gestalt*.

¹⁰⁷⁵ McShea 1996b, p. 477. Nous traduisons ainsi *highly impressionistic*.

¹⁰⁷⁶ McShea 1997, p. 103.

la biodiversité. Au niveau des organismes et de leurs parties, elle se rapporte aisément à quelques phénomènes bien connus, mais elle ne fait pas l'objet de grandes dissertations, pas plus qu'il n'y a de lois qui la fassent connaître de tous. Parfois, il est vrai, la littérature nous présente la loi de Williston¹⁰⁷⁷ comme un cas de simplification récurrente dans l'évolution : il existerait une tendance à la réduction du nombre de structures répétées dans un organisme. Mais c'est là une pseudo-simplification si l'on considère qu'elle s'accompagne d'une spécialisation, et donc d'une diversification synonyme de complexité des structures subsistantes¹⁰⁷⁸. S'appliquant à l'origine aux vertèbres, on peut dans une certaine mesure la transposer aux protostomiens et à la diminution de la métamérisation importante que l'on découvre dans certaines lignées de ce phylum du fait de la tagmatisation, soit le regroupement et la différenciation fonctionnelle de parties répétées. Outre cette régularité discutable, nous disions qu'il existe des phénomènes bien connus qui engendrent une simplification. Dans un organisme, toute perte, qu'elle soit totale ou partielle, rentre dans le grand cadre des réversions, atrophie¹⁰⁷⁹ et dégénérescence que nous étudierons prochainement. Quant à l'ontogenèse, elle peut être simplifiée par des troncatures du développement¹⁰⁸⁰. Au niveau moléculaire, ce sont essentiellement les délétions, ponctuelles et chromosomiques, qui l'instancient. Enfin, c'est en écologie que cette tendance fut massivement étudiée. Le parasitisme représente effectivement la plus discutée des simplifications affectant les organismes¹⁰⁸¹. Nous rappelons avec Dobson (2008) que la biodiversité parasitique est tout à fait remarquable. Pour Caullery¹⁰⁸², le parasitisme est presque une preuve de l'évolution, car c'est « un état secondaire » : il faut que d'autres espèces existent pour que les parasites apparaissent à leur tour et ainsi justifier leur présence, ce qu'il ne parvient pas à accorder avec

¹⁰⁷⁷ Williston 1914. Sur cette loi, voir par exemple Simpson 1949, p. 221 ; Gould 2002, p. 1261.

¹⁰⁷⁸ Si l'on devait appliquer le critère de quantification de la complexité qui est fonction du temps de description (cf. supra, Dawkins 1992), il vient qu'il est moins long de décrire une entité dont les parties se répètent sans autre différence que leur place suivant les axes de symétrie de l'organisme, qu'une autre entité dont la plupart des composants diffèrent les uns des autres, tant par leurs formes que par leurs fonctions.

¹⁰⁷⁹ Sur ce point, voir la section dédiée du chapitre XIII de la sixième édition de *L'Origine des espèces* (1872).

¹⁰⁸⁰ Voir notamment Gould 1977, p. 220. Elle peut produire une sorte de pédomorphose, la progenèse. Voir aussi Gilbert 1985. McShea (2005, p. 155) considère à juste titre que les troncatures que nous venons d'évoquer sont sans doute les simplifications des voies développementales les plus faciles à réaliser : « Et il devient tout aussi facile de voir pourquoi la simplicité, le contraire de la complexité, est difficile sur le plan développemental (sauf peut-être par des troncatures majeures du développement). » Nonobstant le contexte de cet énoncé, on peut s'accorder sur le fait général : dans l'évolution, la complexité est facile et la simplification délicate, tant et si bien que les téléologies physiques devraient porter leurs efforts sans doute désespérés sur des cas de simplicité fonctionnelle, et non sur des variétés douteuses d'une complexité qu'elles pensent irréductible.

¹⁰⁸¹ Néanmoins, il convient de rappeler que les parasites présentent parfois des cycles de vie assez complexes (e.g. Sterelny et Griffiths 1999, p. 282) et notamment quand ils sont polyxènes.

¹⁰⁸² Cf. Caullery 1931, cité par Loison 2008, p. 40.

la conception créationniste¹⁰⁸³. Toujours est-il que le parasitisme s'entend aussi chez cet auteur comme une simplification, mais elle est relative dans la mesure où la fonction, par exemple digestive, qui est perdue ou atténuée, s'externalise puisque c'est désormais l'hôte qui la réalise. On en découvre un exemple frappant chez les métamonadines qui ont perdu leurs mitochondries et leur appareil de Golgi ; ces organismes se reposent désormais sur leur hôte pour exécuter certaines voies métaboliques¹⁰⁸⁴. Un raisonnement similaire s'applique à la simplification des endosymbiotes¹⁰⁸⁵. D'un certain point de vue, la complexité n'a pas diminué puisqu'elle est conservée à l'échelle de l'hybride formé : l'holobionte ou l'ensemble parasite-hôte. Cependant, ce n'est pas seulement l'externalisation des fonctions qui conduit mécaniquement le parasite à se simplifier. Vivre aux dépens d'un hôte, c'est évoluer dans un milieu moins varié, moins complexe, comme le remarque Lankester (1880, p. 32). La simplification ou dégénérescence¹⁰⁸⁶ se produit alors sous l'action d'une sélection (ibidem, p. 29) qui ajuste l'organisme à cet environnement limité, comme le prévoyait Darwin.

4.2.3. Le couple répétition-nouveauté

4.2.3.1. De la répétition dans l'évolution

4.2.3.1.1. De la répétition continue : l'hérédité comme principe conservateur

En affirmant que les lois biologiques se rapportent en définitive à la reproduction par les régularités ondulantes, nous consacrons l'hérédité comme une source de répétitions quasi-continues et l'origine d'une « tendance naturelle au conservatisme » que présente le vivant, comme l'affirmait Jacob¹⁰⁸⁷. En effet, l'hérédité n'est rien d'autre que « la production du

¹⁰⁸³ Son raisonnement est sans doute sensé, et ce d'autant plus que l'existence des parasites condense bien des difficultés pour une théodicée : c'est une forme de mal naturel qui ne présente ni la grandeur ni le pouvoir de fascination qu'exercent les catastrophes naturelles. En effet, les parasites provoquent le plus vigoureux dégoût chez le commun des mortels comme chez le naturaliste. Nous pensons notamment à Darwin et aux parasitoïdes du genre Ichneumon. Cf. la lettre de Darwin à Asa Gray datée du 22 mai 1860, in Darwin F. 1887, vol. 2, p. 311-312, voir aussi Beatty 2008, p. 195. Pourtant, il se trouvera toujours des apologistes de la providence pour nous expliquer que les parasites ont été créés lors des six jours en vue du plus grand bien, à savoir *modérer* la croissance d'autres espèces. Voir par exemple Wilcke (1760, in Linné [1972], p. 111) qui discute entre autres des bienfaits d'un Ichneumon dont le nom d'espèce est justement *moderator* ! Voir enfin Paley (1802) pour une autre défense de la providence et de la théologie naturelle.

¹⁰⁸⁴ Voir par exemple Karnkowska et Hampl 2016.

¹⁰⁸⁵ Nous pensons à la perte de gènes mitochondriaux, à ce sujet lire Maynard Smith et Szathmáry 1995, p. 196.

¹⁰⁸⁶ Sur les théories de Lankester, voir Doron 2011, p. 1426, mais encore Delord 2003, p. 303.

¹⁰⁸⁷ Cf. Jacob 1981, p. 107. Cette tendance conservatrice unirait l'hérédité biologique et l'hérédité culturelle.

semblable par le semblable¹⁰⁸⁸ » à en croire un fameux adage, mais cela n'exclut pas que cette « loi de conservation¹⁰⁸⁹ » coexiste avec une tendance à la divergence (cf. 4.2.2.1). Sans la persistance intergénérationnelle, totale ou partielle, de structures physiques, il ne saurait y avoir d'évolution biologique. En disant cela, nous rejoignons la définition de l'hérédité que propose Merlin¹⁰⁹⁰. On peut certes l'invalider par une expérience de pensée, mais c'est une considération frivole qui n'apporte rien. Quand Godfrey-Smith prétend que la persistance continue du matériel génétique est facultative, car il peut être reconstruit en totalité d'une génération à l'autre, il ne fait que réécrire sans le savoir une hypothèse discréditée par Weismann¹⁰⁹¹. Le philosophe raisonne dans le vide en négligeant le coût démesuré et l'ineptie d'une destruction totale de l'ensemble des acides nucléiques suivie de leur reconstruction.

4.2.3.1.2. De la répétition discontinue : les homoplasies

Venons-en aux répétitions discontinues que nous avons rassemblées dans la catégorie des régularités de troisième ordre au chapitre II. Pour mémoire, il s'agissait de décrire des phénomènes qui se répètent selon un rythme discontinu et une fréquence bien moindre que les deux premiers ordres, mais elles peuvent acquérir par le fait héréditaire les caractéristiques des régularités de second ordre. En biologie, ces régularités de troisième ordre s'appellent des homoplasies, ce qui signifie en grec « façonner le même » et l'on pourrait y voir un synonyme de la reproduction si elles n'exhibaient pas en premier lieu la discontinuité que nous avançons. Ces homoplasies, nous les opposons à la conception gouldienne de l'évolution grâce à la citation de Colombo évoquant les rimes de l'histoire. En effet, les homoplasies sont pour de très nombreux savants notre principale ressource pour prédire l'évolution¹⁰⁹². Elles

¹⁰⁸⁸ Nous avons légèrement modifié la formule (*like beget like*) que l'on trouve notamment chez Maynard Smith et Szathmáry (1995, p. 22), bien qu'elle ne soit nullement de leur invention.

¹⁰⁸⁹ Boutroux 1874, p. 89-92. Il reconnaît que « cette loi suprême du monde vivant », décrivant l'hérédité et l'habitude, ne régit pas seule sa destinée, mais agit de concert avec une tendance au changement et l'adaptation.

¹⁰⁹⁰ Cf. Merlin, in Huneman et Walsh 2017, p 275-276. Elle distingue l'hérédité d'autres formes de transmission comme un rapport « intergénérationnel » permettant la continuation de la reproduction, et qui « implique une certaine quantité de recouvrement matériel [*material overlap*] » entre les générations. Autrement dit des structures physiques sont passées, soit partiellement, soit totalement, de la génération n à la génération $n+1$.

¹⁰⁹¹ Il s'agit de la formation *de novo* du plasma germinale à laquelle s'oppose l'hypothèse de sa continuité. Sur ce point, voir Weismann 1892, chapitre VI.

¹⁰⁹² Pour Dawkins, ce sont bien les homoplasies (et notamment un type particulier d'homoplasies) qui assure que l'évolution est en partie prédictible. Il a exprimé cette opinion le 28 février 2012 au centre Culham des sciences lors d'une conférence intitulée : *Is evolution predictable ?*

Lien de la conférence : <https://www.youtube.com/watch?v=xb9-IUaI9Ek&t=4440s>

On pourra lire une opinion similaire chez Lenormand *et al.* (2016) : les convergences représentent bien selon eux l'espoir d'une évolution prédictible. De même chez Stern (2013) qui distingue une évolution génétique parallèle

semblent nous indiquer que « l'évolution est tout de même plus qu'un chaos de contingence, sans tendances et avec une myriade de destinations toutes aussi probables¹⁰⁹³. » De manière fort poétique, Losos (2017, chapitre 1) qualifie ces répétitions de « déjà-vu de l'évolution » ou de « doppelgänger de la nature » et les confronte aux « idiosyncrasies » ou « singletons¹⁰⁹⁴ » qui livrent des armes aux défenseurs de la contingence¹⁰⁹⁵. Mais bien souvent en science, c'est la fréquence des phénomènes qui emporte l'assentiment des savants comme en convient Gould lui-même¹⁰⁹⁶. Or, les véritables singularités sont rares, tandis que les homoplasies sont « ubiquitaires » (Conway Morris 2003, p. 284) et nous révèlent que « L'ingéniosité de la nature [...] n'est pas infinie » selon Osborn (1910, p. 32). Les nouveaux organismes ne montent pas sur une scène pour y jouer une pièce qui vient entièrement d'être écrite pour eux. Si le texte s'adapte aux acteurs, il subsiste des invariants et donc des attendus. Autrement dit avec les mots de McGhee : « le phénomène d'évolution convergente démontre abondamment que l'environnement présente bien des *a priori* standards sur la valeur globale¹⁰⁹⁷ » de telle ou telle organisation biologique. Quand Rensch (1960, p. 106) considère que les homoplasies et les convergences peuvent se décliner selon un « nombre de règles illimité », en ce qu'elles dépendent des interactions entre les organismes et leur environnement, on peut tout de même lui objecter qu'il ne s'agit là que d'une potentialité, vu que la Terre et même d'autres mondes habitables ne présentent pas une infinité d'environnement, et qu'il faudrait faire porter à la part biotique de ces interactions le poids de cette éventualité, ce qui fonctionne uniquement si la vie perdure sans connaître de fin. Il est plus raisonnable d'accepter avec Michel Morange

(avec acquisition indépendante de séquences) d'une évolution collatérale (intégration par hybridation ou introgression d'allèles déjà présents dans d'autres lignées) pouvant toutes deux servir de fondation pour un programme prédictif. Sur ce dernier point, voir Wood *et al.* 2005.

¹⁰⁹³ Conway Morris 2003, p. 146. Il considère par ailleurs que ces répétitions nous indiquent que l'évolution n'est pas ouverte (*open-ended*) au sens que nous donnions à ce mot au chapitre III.

¹⁰⁹⁴ Il s'agit par exemple du Kiwi de Nouvelle-Zélande, du palmier de Hawaï Alula qui n'a de palmier que le nom et la forme de sa tige, des espèces du genre *Solenodon* qui ont la particularité, rare chez les mammifères, d'injecter du venin par leurs dents, mais aussi l'Homme et l'ornithorynque. Voir Losos 2017, et particulièrement le chapitre III ou encore la conclusion.

¹⁰⁹⁵ Pour Dobzhansky (1937, p. 279), l'absence de convergences quand elles sont par ailleurs possibles, démontre pleinement le caractère unique de l'évolution.

¹⁰⁹⁶ C'est la thèse de la « fréquence relative dominante » (e.g. Gould 2002, p. 1081-1083) dont il se sert pour appuyer l'importance des équilibres ponctués contre le gradualisme phylétique et que nous retournons contre la contingence : « l'appréciation de la validité d'une thèse dans le domaine de l'histoire naturelle, obéit rarement au principe du 'rigoureusement jamais, car cela violerait les lois de la nature', comme cela est admis dans certaines présentations des sciences dites exactes, mas se conforme, en réalité, à celui du 'théoriquement concevable, mais ne se produit pas assez souvent pour avoir de l'importance', comme cela est mis en pratique dans les sciences de type historique, où l'on juge fondamentalement de la validité des théories explicatives concurrentes sur la base le plus souvent d'une observation des fréquences relatives des cas où elles s'appliquent. » (Ibidem 2002, p. 1440-1441). Ce passage est une véritable antienne de l'œuvre gouldienne : il est présent avec quelques différences dans d'autres ouvrages et on peut l'entendre durant ses conférences.

¹⁰⁹⁷ McGhee 2011, p. 272.

que les convergences réfutent la « fiction » de « l'infini des possibles¹⁰⁹⁸ ». Néanmoins ces répétitions sont imparfaites. Déjà, Cope et Osborn constatèrent que les ressemblances que l'on découvre entre certains marsupiaux et des placentaires ne sont que superficielles, car morphologiques. Celui qui décrivit et nomma le *Tyrannosaurus*, mais aussi le *Velociraptor*, déclare justement que « la nature se répète à grande échelle, mais la répétition n'est jamais complète ou exacte¹⁰⁹⁹. » Avec les homoplasies, nous contemplons « le même, mais différemment » pour reprendre les mots d'Arthur Schopenhauer¹¹⁰⁰. En conséquence, on n'observera jamais la même espèce naître en deux endroits avec des caractéristiques parfaitement identiques¹¹⁰¹.

Toujours est-il que l'imperfection de l'homoplasie ne saurait invalider l'attrait légitime qu'elle exerce en raison de son ubiquité. En effet, les homoplasies apparaissent à l'intérieur et entre tous les groupes d'êtres vivants¹¹⁰², à toutes les échelles et ce quelle que soit la manière de les étudier : elles sont moléculaires¹¹⁰³, cellulaires, tissulaires ou en rapport avec la multicellularité¹¹⁰⁴, organiques¹¹⁰⁵, morphologiques¹¹⁰⁶, comportementales¹¹⁰⁷, relatives à

¹⁰⁹⁸ Cf. Morange 2005, p. 56. Aussi, pour Conway Morris (2010, p. 134), l'existence de ces répétitions démontrent que les organismes n'ont de « manière surprenante que peu de choix » pour évoluer (*surprisingly few choices*). De même, McGhee (2011, p. 274) conçoit que s'il y avait bien une infinité de pics adaptatifs, il n'y aurait pas de convergences et aucune espèce ne ressemblerait à une autre.

¹⁰⁹⁹ Osborn 1902, p. 356. Il commente là ce qu'il appelle « la loi d'évolution analogue ».

¹¹⁰⁰ *Eadem, sed aliter*. Cf. Schopenhauer 1819, chapitre XLI. À ce propos, le philosophe utilise la métaphore d'un kaléidoscope pour figurer, dans un cadre fixiste, une histoire qui se répète quand bien même elle serait faite par des individus qui se distinguent par leur singularité.

¹¹⁰¹ Pour Jacob (1977, p. 1166), la probabilité qu'une espèce identique à la nôtre apparaisse ailleurs dans l'univers, comme c'est le cas dans certaines œuvres de fiction, est nulle. Sur ce sujet et sur l'improbabilité d'une forme de vie qui ressemble à la nôtre, voir Simpson 1964a. L'imperfection des convergences est aussi discutée par Gould (1980c, p. 38-39). Enfin, certaines expériences que nous avons présentées dans le tableau de l'évolution expérimentale mettaient en évidence des convergences incomplètes et notamment pour les gains de *fitness* chez Lenski et Travisano (1994) ou encore Cooper *et al.* 2002.

¹¹⁰² Un exemple célèbre d'homoplasie interphylétique nous est donné par la présence de mélanine chez les animaux et les lichens. Voir aussi les chapitres 2 et 3 de McGhee 2011. De manière transversale, on peut aussi interroger le rapport entre homoplasie et la tendance à la complexification comme l'a fait McShea 1996a.

¹¹⁰³ Un exemple fort discuté de la littérature porte sur la convergence des séquences en acides aminés, mais non des acides nucléiques (donc des mutations synonymes) de la prestine qui est une molécule servant à l'écholocation chez les chauves-souris et les dauphins. Sur ce point voir par exemple Liu *et al.* 2010, Parker *et al.* 2013, Dawkins 2009, p. 457-458. Pour d'autres exemples de convergence au niveau moléculaire, voir Hall *et al.* (2013) chez les virus, et de manière générale le chapitre V de McGhee 2011. Pour conclure cette série d'exemples, nous citerions Osborne et Beerling (2006, p. 173) qui discutent des très nombreuses (plus de 40) convergences des plantes C4 qui se sont produites à la suite d'une baisse du taux de CO₂ et dans des milieux à la fois chauds et relativement arides. On peut faire des prédictions en considérant la hausse contemporaine du taux de CO₂ qui devrait au-delà d'un certain seuil, d'environ 650 ppm, favoriser la croissance des plantes C3, mais il faudra prendre en compte les hétérogénéités locales relatives à la température et l'humidité.

¹¹⁰⁴ E.g. Grosberg & Strathmann 2007.

¹¹⁰⁵ La formation itérée des photorécepteurs et de tout dispositif complexe permettant la vision comme les yeux constitue sans doute l'une des homoplasies les plus discutées, e.g. Von Salvini-Plawen et Mayr 1977, Land et Russell 1992 ; Arendt 2003 ; Von Salvini-Plawen 2008. Voir Pearce 2012, p. 445 pour la convergence entre les « yeux » des dinoflagellés et ceux des métazoaires.

l'histoire de vie¹¹⁰⁸, écosystémiques¹¹⁰⁹, etc. Il serait vain dans le cadre de ce travail d'étudier, outre le fait d'établir le constat de leur quasi-omniprésence, ce que nous disent toutes ces déclinaisons de l'homoplasie. C'est pourquoi il est préférable de se concentrer sur les trois versions principales qu'on lui connaît, car c'est là une typologie qui se révélera utile pour notre enquête. On distingue trois formes d'homoplasie¹¹¹⁰ : les convergences produites par l'influence externe de la sélection naturelle ; les parallélismes fruits d'une causalité interne dépendante de la constitution particulière des organismes et de la lignée à laquelle ils appartiennent ; et enfin la réversion qui traduit la perte d'une structure précédemment acquise ou de manière plus accessoire la réapparition d'une structure perdue. Bien qu'elle soit un outil de travail indispensable en ce qu'elle est fréquemment discutée, elle ne saurait nous satisfaire pleinement dans la mesure où le troisième membre peut résulter d'influences externes¹¹¹¹, ou d'une plus grande instabilité d'un caractère qui dérive de la constitution des organismes¹¹¹². Aussi, il est malaisé de positionner l'action des forces physiques dans cette typologie. Si intuitivement on voudrait les placer du côté des influences externes, il demeure que celles-ci contraignent également de l'intérieur l'organisation des formes de vie. Nous discuterons davantage de ces forces au chapitre VII, mais ce précédent constat démontre que la vertu première de ce découpage des homoplasies, permettant d'accorder leur cause dans un but explicatif ou prédictif à des conceptions internaliste et externaliste, est en fait incertaine. Il est d'ailleurs tout à fait révélateur que de nombreux savants l'utilisent, mais ne prennent pas le

¹¹⁰⁶ Nous avons déjà discuté de l'homoplasie entre des marsupiaux et des euthériens avec Cope et Osborn. À ce sujet, voir Huxley 1942, p. 492. L'aspect serpentiforme ou vermiforme et plus largement le fait d'être apode, remarquable pour les bénéfiques qu'il procure chez les organismes vivant au ras du sol ou ayant un mode de vie fouisseur, a été de nombreuses fois étudié (e.g. Thompson 1917[1942], p. 1095 ; Goldschmidt 1940, p. 390 *sq.* ; Gould 1971 ; Conway Morris 2003, p. 119 ; McGhee 2011, p. 14 ; Orgogozo 2015, section 3). Enfin, les convergences relatives à la carcinisation, soit l'acquisition de la forme crabe, sont discutées par Conway Morris (2003, p. 130). Bien qu'il ne soit pas un partisan du primat de la sélection, il présente tout de même les bénéfiques de cette morphologie que l'on peut saisir d'un point de vue sélectif, à savoir une meilleure mobilité latérale et une moindre surface laissant prise aux assauts d'un prédateur.

¹¹⁰⁷ E.g. McGhee (2011, p. 212) pour la convergence dans l'utilisation d'outils et diverses constructions, et en page 222 pour l'agriculture. Barsbai *et al.* (2021) ont étudié de nombreuses convergences comportementales interspécifiques, en incluant la nôtre. Elles dépendent du milieu de vie mais encore la densité démographique, et portent sur des comportements relatifs à l'alimentation comme la reproduction (cf. la figure 2).

¹¹⁰⁸ E.g. Riesch *et al.* 2014. Ils discutent de la réaction convergente chez de nombreux poissons au sulfure d'hydrogène produit notamment par les activités humaines. Elle se traduit par un changement des traits d'histoire de vie, et ici une plus grande taille des œufs pour moins d'œufs produits.

¹¹⁰⁹ Voir par exemple le chapitre 4 de McGhee 2011.

¹¹¹⁰ Nous reprenons là une classification courante qui est notamment adoptée par McGhee 2011, p. 2. Une autre typologie est présentée par Dennett (1995, p. 202) ; elle recoupe en partie la distinction primordiale entre convergence et parallélisme, mais présente également des difficultés. Il distingue d'un côté les bonnes astuces (*good tricks*) comme produits de la sélection, des mouvements obligés (*forced moves*) qui peuvent se rapporter à des contraintes internes, ou à des contraintes externes (notamment d'origine physique).

¹¹¹¹ Comme la sélection contre un caractère amenant à sa disparition ou la relaxation des pressions de sélection.

¹¹¹² À l'exemple d'un plus grand taux de délétion dans une portion donnée du génome.

soin de clairement analyser ses limites¹¹¹³. À ce titre, Pearce (2012) fait figure d'exception par la profondeur de son analyse. Il débute son article en rappelant que les convergences donnent la primauté aux facteurs externes, ce qui établit la sélection comme force dominante, tandis qu'il associe les parallélismes à la précellence des facteurs internes et notamment les réseaux de gènes hérités¹¹¹⁴. De là, il reconnaît l'existence de zones d'ombres entre ces deux pôles, et donc des cas incertains, mais conclut que cela ne justifie pas que l'on abandonne cette distinction (Ibidem, p. 444-445). Il n'existerait donc qu'une « différence de degré¹¹¹⁵ » entre le parallélisme et la convergence qui sont reliés par un « continuum¹¹¹⁶ ». En conséquence, il serait profitable de concilier ces deux aspects, et penser leur équilibre dans chaque groupe, que l'on tente une prédiction ou que l'on veuille expliquer une homoplasie particulière¹¹¹⁷.

Précédemment, nous notions que les parallélismes s'expliquent par la prédominance des facteurs internes. Cette explication est assez ancienne puisqu'elle est en somme celle que l'on découvrirait déjà chez des orthogénistes¹¹¹⁸, mais elle fit l'objet d'un regain d'attention aux XX^e et XXI^e siècles. Gould attribue une importance particulière aux facteurs internes¹¹¹⁹, mais c'est plus généralement la compréhension toujours plus fine des réseaux de gènes et des contraintes qu'ils génèrent, comme nous le faisait remarquer Pearce, qui impulsera un second souffle à l'internalisme. De nombreuses publications profitent des travaux sur ces réseaux et la biologie évolutive du développement (EVO-DEVO) pour rendre compte de quelques limitations portées à l'action de la sélection, voire de l'explication directe du parallélisme¹¹²⁰.

¹¹¹³ E.g. McGhee 2011, p. 7, voir aussi Osborn (1902, p. 355-356 ; 1910) qui se montre peu décisif à ce sujet.

¹¹¹⁴ À ce propos, il considère qu'au niveau moléculaire des séquences homologues indiquent un parallélisme, tandis que des séquences non homologues, mais associées à de mêmes fonctions sont le résultat de convergence. Sur ce dernier point, voir l'exemple de la prestine discuté plus haut.

¹¹¹⁵ Voir Simpson 1949, p. 159-160. Les difficultés que pose la distinction entre la convergence et le parallélisme nous évoquent celle d'Ackerly (2009, p. 19699) entre un conservatisme de niche et une tendance à la radiation adaptative puisque ces deux tendances peuvent s'élucider par des facteurs internes (cf. le *phylogenetic signal*) et des facteurs externes (sélection stabilisante pour la première tendance, et sélection divergente pour la seconde). Un même raisonnement peut s'appliquer au parallélisme, il est par conséquent difficile d'éliminer des formes de sélection conservatrices lorsqu'on l'étudie.

¹¹¹⁶ Ceccarelli et Frezza 2018, p. 212.

¹¹¹⁷ Nous suivons là l'opinion lumineuse exprimée par Wake (1991, p. 564) qui discutait du très haut degré de convergence chez les salamandres. Des auteurs récents ont, semble-t-il, appliqué la recommandation de Wake. Nous pensons à Conte *et al.* (2012, p. 5044-5045) qui remarquent qu'il n'y a pas de différence fondamentale d'un point de vue génétique entre les deux pôles, mais une différence de degré. Aussi, ils ont cherché à quantifier la probabilité générale de réutilisation d'un gène pour une homoplasie (elle est de 0.32 suivant leur méthode). Cette probabilité est influencée par l'existence d'un fond de contraintes et de variabilité partagées.

¹¹¹⁸ Par exemple chez Cope, voir notamment Caianiello, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 205.

¹¹¹⁹ Cf. Gould 2002, chapitre X, où il discute notamment de l'homologie sérielle dans la littérature ancienne (e.g. Owen 1848 ; 1849) et contemporaine, mais surtout de son rapport au structuralisme que nous pouvons recevoir comme un quasi-synonyme de l'internalisme.

¹¹²⁰ E.g. Brakefield 2006 ; Gompel & Prud'homme 2009 ; Laland *et al.* 2015. Enfin Dochtermann et Matocq (2016, p. 511) expliquent l'existence de certaines homoplasies en invoquant des « lignes de moindre résistance génétique » qui rendent plus probables leur apparition. Sur ce sujet, voir aussi Schluter 1996.

Les explications externalistes, quant à elles, sont aussi anciennes et ont continué leur développement à l'occasion des découvertes récentes sur l'organisation du matériel génétique. On les découvre chez Darwin (1859, p. 193-194) qui tenta d'élucider leur existence en invoquant d'une part le pouvoir de la sélection, et d'autre part une analogie fort parlante avec les découvertes, théoriques et techniques, effectuées de manière indépendante. Le mimétisme est d'ailleurs la convergence qui a le plus servi la « stratégie de corroboration indirecte » de la sélection comme l'a démontré Jean Gayon¹¹²¹. C'est encore la sélection naturelle qui semble rendre compte de l'évolution convergente des parasites vers une moindre virulence suivant la loi de Smith¹¹²². Rensch (1960, p. 109-112) a tenté d'analyser de nombreuses lois décrivant des convergences, dont certaines se rapportent à des influences physiques, mais pour la plupart aux conditions écologiques¹¹²³, elles peuvent servir pour prédire des caractéristiques d'espèces qui restent à découvrir et nous pouvons sans aucun doute imaginer qu'on les utilise de nouveau pour des prédictions temporelles. En effet, les convergences qui procèdent de la nature du milieu dans lequel s'insère une espèce sont les plus prometteuses, à l'instar de la

¹¹²¹ Cf. Gayon 1992, chapitre VI. Le mimétisme a notamment été mobilisé pour soutenir l'hypothèse sélective par les travaux d'Henry Bates (1862) et Fritz Müller qui en étudièrent des types qui portent désormais leurs noms respectifs, mais encore Wallace (1871b) dans les essais III et IV.

¹¹²² Voir Smith 1887, p. 7. Cette « loi » de virulence déclinante a été étudiée par Méthot (2012) et Alizon (2016) qui fournissent de nombreuses informations sur ses limites et son auteur. Cette loi est certes intuitive en termes de stratégie évolutionnaire, car il semble dommageable pour des parasites d'écourter la vie de leurs porteurs, mais Sofonea (2017, p. 37 sqq.) a bien montré qu'il était faux de comprendre la virulence comme un signe de non-adaptation. En outre, l'exemple de la myxomatose apporterait un démenti à cette loi, puisque des souches de virulence intermédiaires persistent, bien que l'on observe effectivement une baisse globale de la virulence avec la raréfaction des souches I et II (cf. la figure i.3.1 de Sofonea 2017). On peut obtenir une augmentation de la virulence dans de nombreux cas, même si elle finit par plafonner (Ibidem, p. 295-296). Alizon (2006, p. 94) a démontré formellement que la virulence pouvait augmenter en cas d'infections multiples et que l'on pouvait interpréter cette tendance comme une stratégie évolutivement stable (cf. Maynard Smith 1982). Cela dit, l'accroissement de la virulence, comme conséquence possible de la compétition intra-hôte des parasites, admet des contre-exemples, et semble affecté de manière complexe par la distance génétique entre parasites (cf. Alizon 2006, p. 99). Ainsi, l'évolution de la virulence ne peut être prédite par une simple loi dans la mesure où elle résulterait d'un niveau de compétition entre les parasites, mais encore d'un compromis entre la transmission et la virulence qui dépend des particularités de la relation entre l'hôte et le parasite. Sur ce compromis, voir par exemple Alizon 2006, p. 22-23 ; Sofonea 2017, p. 39 ; Alizon et Sofonea 2021, p. 1870.

¹¹²³ Avant d'en présenter quelques-unes, il convient de rappeler que la quantité d'énergie thermique perdue dépend de la surface du corps : plus le corps a une grande surface et plus il échange par radiation, conduction, convection avec son environnement. La quantité d'énergie produite ou thermogénèse dépend en grande partie du volume du corps : plus un corps est grand et plus il produit de réactions métaboliques à même de générer de l'énergie thermique. Dans le monde animal, le rapport de la surface sur le volume est essentiel pour comprendre la thermorégulation, mais c'est aussi le cas de la pigmentation. En effet, un animal aux couleurs claires aura tendance à réfléchir l'énergie solaire et un animal aux couleurs foncées sera disposé à absorber l'énergie solaire et se réchauffer plus facilement. On observe d'ailleurs quelques régularités : aux latitudes élevées un animal présente le plus souvent un plus grand volume qu'un animal de la même espèce des latitudes basses, c'est la règle de Bergmann (1847) ; aux latitudes élevées un animal présente le plus souvent des membres plus courts qu'un animal de la même espèce des latitudes basses, c'est la règle d'Allen (1877) ; enfin, un animal des latitudes basses présente le plus souvent une coloration plus sombre qu'un animal des latitudes élevées, c'est la règle de Gloger (1833), mais elle s'explique davantage par les pressions de sélection dues au parasitisme. Ces règles admettent des contre-exemples mais sont assez bien vérifiées et c'est le cas dans notre espèce, si l'on pense à la couleur de peau, et dans ce cas au compromis entre production de vitamine D et B9, ou encore à la différence de morphologie entre les Inuits et les Éthiopiens.

règle de Foster (1964) qui prévoit une différence de taille entre des formes insulaires et leurs ancêtres continentaux chez les mammifères. Elle dépend de la présence de prédateurs, compétiteurs, et de la quantité de ressources disponibles. En fonction de ces paramètres, une espèce évoluera en direction du nanisme ou du gigantisme¹¹²⁴. Aussi, c'est le degré de compétition qui limite l'apparition de convergences dans un même milieu (cf. MacArthur et Levins 1967, p. 384-385), et ce relativement à l'abondance des ressources. Cette relation est tout à fait visible dans les travaux de Jonathan Losos dont le principal sujet d'étude porte sur les écomorphes¹¹²⁵ d'un genre de lézards baptisé *Anolis* que l'on trouve dans les grandes Antilles. Ces squamates présentent des convergences remarquables en fonction de leur mode de vie (e.g. au sol ou arboricole¹¹²⁶), mais de temps à autre, on ne rencontre pas de formes convergentes, ce dont l'exclusion compétitive peut rendre compte (cf. Losos *et al.* 1998, p. 2117). Par conséquent, la sélection naturelle et les propriétés du milieu sont à même d'expliquer les convergences comme leurs absences, de sorte que l'on puisse avec une connaissance suffisante émettre des prédictions négatives sur les homoplasies¹¹²⁷. Enfin, la sélection naturelle est aussi responsable de la plupart des réversions. Un trait qui échappe à la vigilance de la sélection a plutôt tendance à dégénérer qu'à évoluer librement – on pourrait dire dériver – vers l'hypertrophie, la stagnation, ou la régression, comme le prévoit Weismann avec son principe d'économie¹¹²⁸. Voici d'ailleurs un exemple qui pourrait corroborer son

¹¹²⁴ Foster (1964, p. 234-235) a étudié 116 espèces et démontré le caractère adaptatif des convergences relatives à l'accroissement ou au rapetissement. Le nanisme insulaire des éléphants constitue un exemple célèbre de la loi de Foster. À ce propos, voir les travaux de Baleka *et al.* (2021) qui mettent en évidence des taux d'évolution très rapides d'une espèce d'éléphant sicilienne (poids : 1.7 tonne, taille : 2 mètres) du Pléistocène moyen : ces proboscidiens auraient perdu de 0.15 à 0.41 mm/génération et de 0.75 à 200 kg/génération. Pour information, leur ancêtre pesait 10 tonnes pour environ 3.7 mètres de haut.

¹¹²⁵ Un ectomorphe ou écotpe désigne un individu ou une population qui présentent des traits particuliers propres à un habitat donné. Il semble que le terme ait été créé pour les *Anolis*, mais le concept s'applique désormais à d'autres espèces. Gillespie *et al.* (2018) ont notamment étudié des convergences écotypiques chez des araignées hawaïennes. Il semble que la pression de sélection relative au camouflage guide ces convergences, mais les nombreux contre-exemples rencontrés laissent ouverte la question de leur véritable déterminisme.

¹¹²⁶ Par exemple, la taille des membres va se raccourcir chez les lézards vivant dans les arbres et s'allonger chez les formes terrestres. Cependant, la longueur des pattes dépend également du diamètre des arbres que l'on trouve sur une île. Aussi, les coussinets digitaux vont se développer davantage pour les écomorphes adoptant un mode de vie arboricole. Pour découvrir les travaux de Losos, il convient de consulter Losos *et al.* 1998 ; Losos et Thorpe 2004 ; Losos 2009 ; Losos 2017 et tout spécialement le deuxième chapitre, mais encore Stayton 2006.

¹¹²⁷ C'est ainsi que l'on peut rendre compte de phénotypes non réalisés, comme l'absence de zoogamie marine qui serait superfétatoire, car le milieu se charge de transporter les gamètes ; l'absence de certaines structures minérales, comme les coquilles dans certains habitats pauvres en minéraux et notamment dulçaquicoles (cf. Vermeij 2015, p. 32). Citons aussi l'absence de planctonovore flottant et d'animaux qui possèdent des roues, bien qu'il existe des organismes qui se font une spécialité de rouler, mais pour que ce comportement apparaisse, il faut justement un milieu assez plat. Ces deux dernières situations sont discutées notamment par Conway Morris (2003, p. 111-112) qui présente au lecteur un des rares êtres vivants qui se déplacent sur de longues distances en roulant : *Carparachne aureoflava*.

¹¹²⁸ Cf. Weismann 1893, p. 332. Ce principe rend compte de la dégénérescence (qu'il appelle panmixie) des caractères : d'un point de vue énergétique il est préférable qu'une structure qui n'est plus sous le contrôle continu de la sélection s'atrophie, voire qu'elle disparaisse.

hypothèse, quoique d'autres puissent être tout aussi convaincants¹¹²⁹. Après avoir établi une revue de la perte des gènes nécessaires à la synthèse de la vitamine C (par exemple le gène GLO) chez les vertébrés, Drouin *et al.* (2011, p. 376) remarquèrent que cette réversion fort récurrente se produisait justement dans des milieux où l'on peut adopter un régime alimentaire qui couvre aisément les besoins, c'est donc la relaxation des pressions de sélection qui conduit à la dégénérescence ou panmixie au sens de Weismann.

4.2.3.2. Du trivial au révolutionnaire : quoi de neuf sous le Soleil exactement ?

À la lecture de Bergson (e.g. 1934, p. 99) et d'autres savants, la vie nous semblait véritablement animée d'une tendance créatrice qui la portait constamment à l'innovation. Au chapitre III, nous comprenions le discours sur l'émergentisme comme une réflexion sur les modes d'apparition de nouveautés radicales, en ce qu'elles excèdent d'une manière ou d'une autre notre connaissance du comportement des entités sur lesquelles elles surviennent. Dans cette section, nous n'analyserons pas en profondeur l'éventail des sources par lesquelles jaillit la nouveauté¹¹³⁰, et nous nous contenterons de la liste qui va suivre pour les introduire : la nouveauté apparaît par des mutations dont les duplications, lesdites « macromutations » ou, pour employer un vocabulaire moins datée, les mutations systémiques qui affectent les gènes du développement et plus largement la régulation de l'expression génique ; la reproduction sexuée et les divers processus de recombinaison, la sélection naturelle et les changements de niveaux de sélection, les contraintes positives ; la robustesse et la modularité ; les transferts horizontaux et les symbioses ; la plasticité phénotypique et l'induction environnementale ; et enfin le comportement et la technologie. Il s'agira davantage d'interroger les discours sur la nouveauté, et plus spécifiquement d'analyser les qualifications et typologies de l'innovation, afin d'en retirer un aperçu des obstacles qui entravent autant notre compréhension de ces phénomènes que l'élaboration de stratégies permettant de prédire efficacement leur survenue

¹¹²⁹ Bull et Charnov (1985) présentent certaines réversions qui peuvent être comprises de la sorte (notamment une perte de la reproduction sexuée en faveur d'une parthénogenèse thélytoque) ; Protas *et al.* (2007, p. 452) supportent l'action de la sélection et non de la dérive pour rendre compte de dégénérescence des yeux chez les poissons cavernicoles (mais d'autres convergences intéressantes dans ces milieux peuvent être notées comme la réduction de la pigmentation, l'amélioration de l'odorat et de la ligne latérale). Enfin, et dans la droite ligne des hypothèses de Weismann sur la mort naturelle, on peut tenter d'expliquer la perte récurrente dans de nombreux taxons des capacités de régénération (cf. Bely 2010), mais la chose est évidemment plus complexe tout comme le sont les théories de Weismann. Cf. Weismann 1889, essais I et III, mais encore Kirkwood et Cremer 1982.

¹¹³⁰ Ce sera davantage le cas au chapitre VI, mais certaines d'entre elles ont déjà été présentées à l'occasion de notre traitement de la diversification comme tendance.

comme leurs conséquences. En effet, les discussions sur ce sujet sont pleines de formules ambiguës, de dénominations qualitatives et subjectives qui ne peuvent pas directement être injectées dans une simulation prospective de l'évolution¹¹³¹.

Il faut d'abord remarquer qu'une caractérisation générale de la nouveauté tombe presque fatalement dans les travers que nous allons énumérer. Elle est par défaut négative et relative : est nouveau tout ce qui n'est pas connu dans un organisme ou ses ancêtres, ou comme l'expriment Müller et Wagner (1991, p. 243) : « Une nouveauté morphologique est une structure qui n'est homologue à aucune structure de l'espèce ancestrale ni à aucune autre structure du même organisme. » Elle sera vague, imprécise, comme le formule Pigliucci (2008a, p. 890) en mobilisant les considérations de Wittgenstein sur les ressemblances familiales¹¹³² : « Je pense que les nouveautés évolutionnaires désignent un concept flou, tout comme peut l'être celui d'espèce biologique. » Elle est paradoxale : on ne peut vraiment définir la nouveauté, sans détruire ce qui fait le cœur de ce concept, car placer des frontières sur l'inédit revient à affirmer qu'on le connaît suffisamment pour le délimiter avant qu'il ne survienne, ce qui ne constituerait plus une nouveauté à proprement parler. En lien avec ce qui précède, on constatera qu'une définition de la nouveauté sera inévitablement empreinte d'une part inéliminable de circularité, puisque le mot et ses dérivés s'invitent dans le discours avec une récurrence agaçante, sans qu'elle ne soit jamais définie, car on ne peut que la préciser :

Quel type de changement phénotypique est susceptible d'être qualifié de nouveauté ? Certainement n'importe quel changement qui permettrait à un organisme d'effectuer une *nouvelle* fonction. Provisoirement, on pourrait limiter l'appellation de « nouveauté évolutive » à toute structure ou propriété *nouvellement* acquise qui nous autorise à parler d'une *nouvelle* fonction. Cette définition de travail doit rester provisoire jusqu'à ce qu'il soit déterminé dans quelle mesure il est impossible de décider si une fonction donnée est *vraiment* « *nouvelle* » ou ne l'est pas¹¹³³.

Je définis une *nouveauté évolutionnaire* comme une *nouvelle structure* produite par l'évolution¹¹³⁴.

Les *nouveautés* évolutives sont de *nouveaux* traits ou comportements, ou de *nouvelles* combinaisons de traits ou de comportements précédemment existants, survenant au cours

¹¹³¹ Ces défauts récurrents sont notamment repérés par Brigandt et Love (2010, 2012). Ils remarquent notamment que le discours sur la nouveauté est envahi par des tautologies, qu'on peine à en extraire des définitions claires. En résumé, il n'y a pas de consensus chez les biologistes et les philosophes de la biologie sur ce qu'est la nouveauté, cf. Brigandt et Love 2012, p. 418.

¹¹³² Cf. Wittgenstein 1953, § 63 et § 71. Ce concept désigne pour une catégorie donnée l'absence de caractères présents chez tous ces représentants, mais l'existence de caractères qui se chevauchent de telle sorte qu'ils relient les sous-groupes de cette catégorie à la manière des maillons d'une chaîne.

¹¹³³ Mayr 1960, p. 351, nous soulignons.

¹¹³⁴ Vermeij 2006, p. 1805, nous soulignons.

de l'évolution d'une lignée, et qui remplissent une *nouvelle* fonction au sein de l'écologie de cette lignée¹¹³⁵.

Revenons à notre observation qui précède les trois citations. À trop préciser ce qu'est une nouveauté, on se ferme injustement à certaines d'entre elles. Mais inversement une définition ample de l'innovation dévalue ce qu'est la nouveauté : « [avec une définition trop large] chaque nouveau caractère ou variation, peu importe qu'il soit trivial, devient une nouveauté évolutionnaire¹¹³⁶. » En somme, le discours sur la nouveauté tente inlassablement de séparer le bon grain de l'ivraie, en hiérarchisant la nouveauté sur un axe allant de la nouveauté négligeable à la nouveauté remarquable, du trivial au révolutionnaire. Qui ne serait pas tenté de voir dans la multitude des mutations que présente notre génération d'hommes et de femmes des innovations triviales ? Qui s'extasierait devant l'apparition d'une nouvelle espèce de coléoptère, alors que la Terre en est pleine, au point de faire l'objet d'une célèbre plaisanterie de Haldane¹¹³⁷ ? D'un autre côté, à trop chérir des nouveautés radicales, on risque de s'enfoncer dans les impasses que connurent les approches discontinuistes du passé. Nous pensons au problème des macromutations et à l'apparition des monstres prometteurs chez Goldschmidt (1933 ; 1940). Darwin déconsidérerait ces « variations soudaines » ; ces *sports*¹¹³⁸ de la nature et s'il avait connu Goldschmidt, il l'aurait critiqué en raison de la vision gradualiste et continuiste de l'évolution que le savant anglais soutient et qu'il exprime notamment par la formule *natura non facit saltum*¹¹³⁹. Cependant, son rejet des saltations sera critiqué parmi ses plus fervents partisans¹¹⁴⁰. S'il nous semble plus pertinent d'adopter une conception continuiste de la nouveauté, donc dénuée de saltations, comme c'était le cas de Mayr en son temps (1960, p. 355-356), c'est parce qu'elle est la plus susceptible de s'intégrer mathématiquement dans le cadre d'une simulation informatique de l'évolution construite dans le langage de la physique. Cela dit, nous avons de bons arguments, en provenance de la génomique et de la paléontologie, pour accepter des brisures du rythme de l'évolution et des mutations aux effets dramatiques. Il y a là deux excès à éviter : exclure les discontinuités, de

¹¹³⁵ Pigliucci 2008a, p. 890, nous soulignons.

¹¹³⁶ Ibidem, p. 889.

¹¹³⁷ « Le Créateur peut nous sembler animé d'une passion pour les étoiles d'une part, et pour les coléoptères de l'autre, pour la simple raison qu'il existe près de 300 000 espèces de coléoptères connus, et peut-être plus ». Haldane 1949, p. 258. En fait, le nombre d'espèces de coléoptères est bien plus important, le GBIF recensait 370.449 espèces à la date du 5 septembre 2022.

¹¹³⁸ Darwin 1868, p. 213.

¹¹³⁹ Soit en français : la nature ne fait pas de saut. Voir Darwin 1859, p. 194.

¹¹⁴⁰ « Vous vous êtes embarrassés d'une difficulté inutile en acceptant sans réserve l'adage *natura non facit saltum* ». T.H. Huxley dans une lettre adressée à Darwin du 23 novembre 1859, in Darwin 1887, vol. 2, p. 232.

n'admettre que des discontinuités¹¹⁴¹. Ainsi, nous faisons nôtre cette déclaration de Morange (2011, p. 169) : « L'histoire est un subtil enchevêtrement de continuités et de discontinuités : l'existence de discontinuités, évidente, n'exclut pas la continuité. »

Mais encore faut-il saisir ce qu'est une discontinuité, et par extension une nouveauté radicale, ou encore révolutionnaire, sinon nous risquons de retomber dans les travers que nous avons répertoriés. La chose étant malaisée, nous tenterons d'abord de considérer quelles sont les nouveautés que l'on juge comme triviales, justement parce qu'elles s'accordent à la continuité d'une évolution qui produit sans cesse de la nouveauté. Commençons par considérer que de nombreux auteurs distinguent la véritable innovation de la commune variation. Nous disions que Darwin préférait la variation quantitative, et donc continue, aux fantaisies (*sports*) de la nature. Pourtant, le naturaliste semble parfois distinguer la variation, qui est le matériau de l'évolution, de l'innovation quand il cite avec égards Milne-Edwards : « la nature est prodigue de variétés mais avare d'innovations » (Darwin 1859, p. 194). D'autres savants suivirent cette affirmation anodine pour la consacrer, comme Grassé qui déclare que « varier est une chose, évoluer en est une autre¹¹⁴². » Plus récemment, Müller et Newman (2005) distinguèrent l'innovation comme processus de la nouveauté comme résultat, cette dernière étant pour eux à séparer du problème de l'adaptation et de la variation ordinaire d'une espèce¹¹⁴³. Soit. Mais que faire d'une nouveauté qu'ils pensent qualitative, contre une variation quantitative¹¹⁴⁴, si on la délie d'un contexte sélectif ? Doit-on penser l'évolution possible d'un organisme d'un point de vue structural dans une sorte de vide ? Non que cela soit vain, étant bien entendu que les machines qui auront pour tâche de prédire le devenir du vivant chercheront les lignes d'évolution ouvertes et celles qui sont fermées en raison d'une constitution donnée. Sans une possibilité de traduction quantitative de leur appréciation qualitative, il nous faut considérer qu'elle nous mène droit dans un cul-de-sac subjectiviste.

La réversion comme perte est une autre de ces pseudo-nouveautés que les savants excluent fréquemment¹¹⁴⁵. Qui voudrait voir figurer dans la liste des innovations authentiques

¹¹⁴¹ Nous avons repris et adapté cette formule des *Pensées* de Pascal [1963] : « Deux excès : exclure la raison. N'admettre que la raison. »

¹¹⁴² Grassé 1973, p. 21. Il rejette que l'on puisse confondre la variabilité et l'évolution. Il existerait un ensemble de variations que les membres d'une espèce peuvent exhiber, mais ce répertoire, qu'il qualifie tantôt de « spectre mutatif » ou « [d']oscillations du polymorphisme », « n'a rien à voir avec l'évolution » (Ibidem, p. 370).

¹¹⁴³ Cf. Müller et Newman 2005, p. 488-490. Sur la distinction entre variation et nouveauté, voir aussi Müller et Wagner 1991, p. 243.

¹¹⁴⁴ Voir Müller et Newman 2005, p. 499.

¹¹⁴⁵ C'est le cas de Vermeij (2006, p. 1805) : « Cette définition [de la nouveauté] exclut la réduction ou la perte de structures », mais aussi de Müller et Wagner (2005, p. 243) : « Par exemple, les caractères négatifs qui résultent de la perte de certains éléments ne peuvent être considérés comme des nouveautés. »

les exemples que nous avons discutés dans la précédente section ? Qui trouverait remarquable la disparition du noyau des érythrocytes chez les mammifères ? Toutefois, c'est peut-être une erreur due à notre manque de connaissances que de déprécier ce dernier cas. Sans doute qu'il y a bien des pertes tout à fait banales, mais l'on ne pourra pas étendre cette intuition à toutes les réversions. En effet, la disparition de la paroi chez l'ancêtre des eucaryotes a permis l'apparition d'un mode de nutrition décisif, à savoir la phagotrophie, mais aussi les endosymbioses avec les précurseurs des mitochondries et des plastes, ou encore de nombreuses caractéristiques fondamentales de ce groupe¹¹⁴⁶. Considérons maintenant l'absence de réversion. Le fait que l'évolution soit irréversible constitue la prédiction minimale que l'on peut émettre à son sujet, ce qui nous convie à la ranger dans l'ensemble des nouveautés triviales. Cette irréversibilité fait l'objet de la fameuse loi de Dollo qui s'énonce ainsi : « un organisme ne peut retourner, même partiellement, à un état antérieur, déjà réalisé dans la série de ses ancêtres¹¹⁴⁷. » Telle quelle, cette loi est fautive¹¹⁴⁸. Nous l'avons reconnu avec la réversion des caractères, mais aussi la réversibilité de certains processus évolutifs en lien avec la mutation, la migration, et les pressions de sélection. Il faut pour qu'elle s'applique que des causes opposées agissent tour à tour nous dit Dollo, et cela ne peut que fonctionner qu'à deux conditions : ces causes sont relativement simples et ce retournement doit survenir rapidement, car sans quoi la probabilité qu'elles s'associent à des causes nouvelles augmente, ce qui ruine la chance que l'on observe un retour exact à l'état antérieur¹¹⁴⁹. Si dans sa forme hyperbolique la loi de Dollo est clairement réfutée et dans sa forme basse elle n'est qu'improbable, il convient d'interroger les raisons de cette improbabilité pour qu'elles informent notre projet prédictif. Bull et Charnov (1985, p. 1150) ont justement étudié cette loi

¹¹⁴⁶ Sur ce point, voir Cavalier-Smith (2002 ; 2008) et pour la théorie endosymbiotique, Margulis (1967) qui redécouvre, prolonge et dépasse les travaux d'Andreas Franz Wilhelm Schimper (1856 –1901), Constantin Merejkovski (1855-1921), et Boris Kozo-Polyansky (1890-1957) que manifestement elle ignorait.

¹¹⁴⁷ Dollo 1893, p. 165. Il s'agit d'un compte-rendu de la société belge de géologie, paléontologie, hydrologie, dans lequel les trois lois de Dollo sont présentées, ce n'est donc pas lui qui s'exprime. La loi que nous venons de citer, celle que l'on associe à son nom, est en fait la deuxième. La première indique que l'évolution s'effectue par « des sauts assez brusques », tandis que la troisième présente l'extinction comme une nécessité qui doit survenir « après avoir parcouru un cycle déterminé, – qui peut, d'ailleurs, être extrêmement long. ». Ensuite, les trois lois furent condensées en une seule phrase : « L'évolution est discontinue, – irréversible, – limitée. » Sur « la loi » de Dollo, voir encore Gould 1970.

¹¹⁴⁸ Sur ce sujet, voir Gayon et Montévil 2017.

¹¹⁴⁹ C'est ce que considère notamment Simpson 1953a, p. 311-312. Pour lui, rien ne prévient véritablement la réversion, mais sa probabilité sera toujours faible étant donné que de nombreux changements surviennent et s'accumulent dans l'environnement. Quant à Huxley (1942, p. 502-503), il soutient les opinions que nous avons avancées, voyant dans la loi de Dollo « une simple règle », car l'évolution expérimentale permet de retrouver des caractères ancestraux (mais il s'agit de situations contrôlées, autrement dit simplifiées) et la plupart du temps, il remarque qu'ils ne seront pas strictement identiques à ce qu'ils étaient auparavant. Enfin, Wright (1931, p. 150) admet que c'est la nature même de la dérive qui rend improbable par le mouvement erratique qu'elle décrit le retour à l'état d'origine d'un caractère.

qui ne semble pas dans le cas général s'expliquer par les « limitations intrinsèques » d'une lignée étant donné qu'elle présentait tel ou tel état de caractère dans le passé. Ils considèrent que l'irréversibilité phénotypique est douteuse, mais possible, et l'irréversibilité génétique, en dehors des mutations ponctuelles, est délicate, si ce n'est impossible. Puis, ils s'intéressèrent à sept états qui sont susceptibles de compliquer le retour à l'état d'origine¹¹⁵⁰. Sans rentrer dans une analyse poussée de ces exemples, des contraintes tant structurales que sélectives qu'on peut leur associer¹¹⁵¹, on remarque rapidement leur point commun : ils se rapportent tous au fait de générer de la diversité par le jeu des recombinaisons du matériel génétique et de la reproduction sexuée. Or, dans de nombreux cas présentés, l'irréversibilité comme incapacité à évoluer dans une direction donnée se saisit comme une limitation plus ou moins accusée de la capacité à effectuer des recombinaisons (e.g. parthénogenèse, accumulation de mutations chez les bactéries selon le cliquet de Muller¹¹⁵², autofécondation, hétéromorphie des gonosomes). Il y a là un paradoxe : cette configuration est à la fois restrictive puisqu'elle empêche certaines variations de se produire (lisez aussi nouveauté), mais on l'associe en même temps à une nouveauté radicale du fait qu'elle s'oppose en raison de son irréversibilité présumée à une fausse nouveauté qui va et qui vient.

Ainsi, la capacité à produire des recombinaisons entretient un rapport paradoxal à la nouveauté qu'il nous faut élucider. Qu'en disent les savants ? Henri Bergson différenciait « la nouveauté radicale et un réarrangement du préexistant¹¹⁵³ » synonyme de recombinaison. Le sous-entendu est pour ainsi dire limpide : le réarrangement, que ce soit par multiplications ou combinaisons en tout genre de ce qui est présent dans le monde organique, appartient au triste

¹¹⁵⁰ Il s'agit de 1. La parthénogenèse thélytoque 2. La polyploïdie 3. L'hétéromorphie des gonosomes (XX/XY, le cas du système ZW/ZZ n'est malheureusement pas traité) 4. L'haplodiploïdie des insectes sociaux 5. Le cliquet de Muller 6. L'autofécondation 7. L'état dioïque à partir d'un hermaphroditisme ancestral. Ce sont des situations que l'on rencontre dans plusieurs taxons si bien que convergences présentent une évidente valeur prédictive.

¹¹⁵¹ « On peut généralement s'attendre à ce que l'irréversibilité résulte de contraintes imposées par les niveaux de sélection, l'hérédité et la variation phénotypique. Dans certains exemples, des bases sélectives claires de l'irréversibilité ont été identifiées : polyploïdie, parthénogenèse, haplo-diploïdie et fécondation (le « coût de la méiose » étant la force sélective dans les trois derniers cas). Pour le cliquet de Muller, l'irréversibilité était simplement due à un manque de variation. Cependant, dans la plupart des cas, l'irréversibilité était due à une combinaison de contraintes imposées aux niveaux de sélection et de variation. » Bull et Charnov 1985, p. 1153.

¹¹⁵² Muller 1932. L'idée générale est que les populations asexuées présentent une tendance à l'accumulation de mutations délétères irréversible d'où l'idée de cliquet, ce qui n'est pas le cas chez les organismes sexués qui peuvent par recombinaison éliminer ces mêmes mutations.

¹¹⁵³ Bergson 1934, dans l'introduction.

ensemble des nouveautés banales¹¹⁵⁴. C'est d'ailleurs une opinion que d'autres penseurs soutiennent à l'instar de Morgan (1923, p. 2) ou encore Félix Le Dantec qui déclare :

Je souscris de tout cœur à ce que dit M. Bergson du faux évolutionnisme ; voilà plus de dix ans que je reproche ce faux évolutionnisme, non seulement à Spencer, mais encore à Darwin avec ses gemmules, à Weismann avec ses déterminants, à tous les partisans des particules représentatives en un mot¹¹⁵⁵.

En admettant le langage des particules représentatives, l'évolution revient à un remaniement varié d'unités préexistantes. Il n'y a rien de nouveau sous le soleil, rien que des arrangements plus ou moins fantaisistes de qualités éternelles¹¹⁵⁶.

Certes, il s'agit là de vues prémutationnelles, mais il demeure que l'évolutionnisme de la première moitié du XX^e siècle a vu naître des théories où la nouveauté était le produit exclusif de réarrangements et pertes de facteurs génétiques préexistants (Bateson 1914) ou de leur combinaison par hybridation (Lotsy 1916). Même Jacob¹¹⁵⁷, dont nous verrons l'importance qu'il accorde à la recombinaison, conçoit que les monstres de film de science-fiction, produits par ce mécanisme dans l'esprit des scénaristes et artistes¹¹⁵⁸, font penser étrangement aux créatures de notre planète, de telle sorte qu'on puisse dénigrer la nouveauté qu'ils entendent nous proposer, et par extension celle qui résulte d'un chimérisme moléculaire ou organique. Dernièrement, c'est West-Eberhard (2005, p. 617) qui dut défendre la plasticité qu'elle a promu comme une cause importante de changement évolutif. Car en fin de compte, si on réduit la plasticité aux normes de réaction, il ne s'agit plus que d'une nouveauté qui était virtuellement présente dans le génome et qui ne demandait qu'à s'exprimer à la faveur d'un coup de pouce donné par l'environnement.

Contre les opinions de Bergson, Le Dantec, Morgan et tant d'autres, des savants ont accordé à la recombinaison de ce qui est déjà présent d'incarner la principale source de nouveautés dans l'évolution. On se souviendra de Susumu Ohno qui donnait la primauté à la duplication des structures génétiques et leur modification subséquente¹¹⁵⁹. En parlant de l'évolution, il déclara même que « la sélection naturelle l'a à peine modifiée, tandis que c'est

¹¹⁵⁴ Toujours chez Bergson 1934, voir aussi les pages 15, 50, 59 de l'édition de 1969, et p. 105 de l'édition de 2009 où la recombinaison est critiquée comme une fausse nouveauté et la représentation du résultat possible de ces recombinaisons est déconsidérée.

¹¹⁵⁵ Le Dantec 1907, p. 237, cité par Loison 2008, p. 104. La citation de Rabaud présentée par Loison en pages 103-104 est tout aussi instructive, ainsi que les commentaires de l'historien et philosophe des sciences français, c'est pourquoi nous invitons le lecteur à les découvrir par lui-même.

¹¹⁵⁶ Le Dantec 1909, p. 21, in Loison 2008, p. 104.

¹¹⁵⁷ Cf. Jacob 1977, p. 1166, mais aussi la conclusion de Losos 2017. Voir enfin les œuvres de Dixon (1981 ; 1990) dans lesquelles il dépeint la vie future, mais son imagination souffre des limitations évoquées.

¹¹⁵⁸ Nous pensons tout particulièrement à l'*Alien* (ou *Xénomorphe*) d'Hans Ruedi Giger.

¹¹⁵⁹ Elle peut être due aux phénomènes d'endoréplication ou endomitose, mais aussi à la duplication des gènes, qu'elle soit le résultat d'un crossing-over inégal ou des éléments mobiles du génome et en particulier les transposons de classe I, etc. Voir Luchetta *et al.* 2005, p. 196.

la redondance qui l'a créée¹¹⁶⁰ ». La thèse de Jacob qui compare l'évolution à un bricolage intègre non seulement la répétition et la modification, mais davantage la recombinaison de structures, qu'elles soient génétiques ou non, pour rendre compte de la genèse de la nouveauté¹¹⁶¹. Innover, c'est « faire du neuf avec du vieux », ce qui revient encore à bricoler, puisqu'on détourne et qu'on recycle comme l'indique cette fameuse citation : « Fabriquer un poumon avec un morceau d'œsophage, cela ressemble beaucoup à faire une jupe avec un rideau de grand-mère¹¹⁶². » Avec Morange (2005, p. 86-87), on pourra cependant lui objecter que sa conception est faussement productive, car elle ne permet pas d'articuler concrètement les connaissances dont nous disposons, comme elle ne nous donne pas de saisir en quoi ledit bricolage est possible et quelles en sont les limites. Mais il existe suffisamment de savants et de données pour la soutenir¹¹⁶³, de sorte qu'on puisse tout de même l'estimer pour sa valeur descriptive et le caractère attractif de la métaphore proposée. De même, l'exaptation ou le changement de fonction des structures préexistantes moyennant quelques modifications peut rentrer dans l'ensemble des innovations par recombinaison que nous avons circonscrit. Les premiers travaux sur le changement de fonction prennent leur origine chez Dohrn et d'une certaine façon chez Cuénot avec la préadaptation, mais c'est bien Gould à qui nous devons de les avoir récemment développés¹¹⁶⁴. Pour conclure, il nous faut mentionner une dernière conception qui associe à des recombinaisons la production non pas de simples nouveautés dans l'évolution, mais des transitions majeures. Quand on se penche sur la liste des transitions que Maynard Smith et Szathmáry proposent¹¹⁶⁵, on ne peut manquer d'y voir ces deux

¹¹⁶⁰ Ohno 1970, dans la préface. L'auteur n'est pas anti-sélectionniste pour autant, il considère seulement que l'action de la sélection est essentiellement conservatrice, et qu'il faut que des pressions de sélection soient levées afin que la nouveauté puisse émerger. Pour découvrir davantage les thèses de cet auteur iconoclaste à qui on doit, sans doute sous l'influence de sa femme musicienne, d'avoir transcrit la musique des gènes, voir Ohno *et al.* 1968 ; Meyer et Van de Peer 2003.

¹¹⁶¹ En effet, il déclare littéralement que « Créer c'est recombinaison ». Jacob 1977, p. 1163.

¹¹⁶² Jacob 1981, p. 71 pour la précédente citation et p. 67 pour cette dernière.

¹¹⁶³ Déjà Darwin remarquait l'importance de la duplication, du changement de fonction et de la recombinaison dans ses ouvrages (e.g. Darwin 1859, p. 192 ; Darwin 1862, p. 348). La duplication génétique a été reconnue comme source d'innovations par Lewontin et Hubby 1966, p. 607 ; mais aussi Müller 2005, p. 499 ; Vermeij 2006, p. 1807 ; Moczek 2008 ; Brigandt et Love 2012, p. 418.

¹¹⁶⁴ Sur les conceptions de Dohrn, voir Dohrn 1875, mais encore Russell 1916, p. 306-307. Quant à Gould (cf. Vrba et Gould 1982 ; Gould 2002), il s'est montré très productif à ce sujet, bien que l'on puisse critiquer la plus-value de son concept avec Brenner 1998. Il distingue deux types d'exaptation : les Franklin, on part d'une fonction existante et on la détourne ; les Milton, on part d'une structure sans fonction (voir Gould 2002, p. 1770 *sqq.*). Cette dernière catégorie n'est pas tout à fait nouvelle en dehors du label gouldien, puisque Mayr (1960, p. 358-363) avait disserté sur le changement de fonctions et notamment des caractères neutres. Cuénot (1911, p. 415 ; 1941, p. 101-119) concevait l'existence de « caractères préadaptatifs » qu'il nomme aussi « prophétiques ». Ces derniers présentent d'étonnantes similitudes avec le concept d'exaptation de Gould au point qu'on puisse nier qu'il apporte quelque chose de plus comme le considère Racovski 2018, p. 122.

¹¹⁶⁵ Réplication de molécules → Populations de molécules dans des compartiments. Réplicateurs indépendants → chromosomes. ARN en tant que gènes et enzymes → ADN + protéine (code génétique). Procaryotes → Eucaryotes. Clones asexués → populations sexuelles. Protistes → animaux, plantes, champignons

caractéristiques essentielles. D'une part, les transitions majeures sont associées à de nouvelles manières de transmettre de l'information¹¹⁶⁶. D'autre part, ces révolutions dans l'évolution se rapportent à de nouvelles façons de recombinaison et d'assembler des structures ou des informations (e.g. la formation des chromosomes, la reproduction sexuée, ou encore le langage), ce qui produit entre autres de nouvelles entités évolutives (comme la cellule eucaryote, des colonies). Certes, ces transitions majeures peuvent se répéter de sorte qu'elles rétrogradent dans la discutée hiérarchie des nouveautés remarquables¹¹⁶⁷, mais ce serait manquer l'enseignement que nous apporte leur étude : les transitions majeures sont en fin de compte des nouveautés qui en génèrent d'autres et à bien considérer le matériel génétique et la culture, on pourrait s'aventurer à penser que cette productivité est presque illimitée. Déjà au chapitre III, nous reconnaissons cette signature de l'hérédité illimitée avec Day (2012), mais qui plus est nous avons été amené à considérer que ce potentiel de recombinaison existe en dehors de la biologie, car il était présent en substance dans les règles du programme pour les simulations de l'évolution ou pour la matière inorganique dans notre monde, et la myriade de composés que peuvent réaliser les particules, atomes et molécules. C'est donc par la continuation et la transformation d'un pouvoir primordial de recombinaison additive que s'explique la récursivité de la nouveauté. En affirmant cela, avons-nous percé le secret de l'innovation biologique ? Sommes-nous à l'abri de la critique qu'adressait Morange à Jacob et ses bricolages de l'évolution ? Non, car nous avons seulement étendu un schème à différents niveaux d'organisation de la nature. Il faut donc nuancer notre pensée. Maynard Smith et Szathmáry (1995) remarquent que bon nombre de transitions s'accompagnent de la formation de nouveaux individus évolutives qui sont à la fois stables et féconds en matière d'innovations ultérieures. Au chapitre V, nous verrons que la formation de ces entités, leur pérennité et leur productivité sont étroitement associées au contrôle qu'exerce sur eux la sélection. De manière plus générale, la sélection naturelle agit comme la nécessité que l'on pense être la mère de l'invention, mais non l'inventeur¹¹⁶⁸, en régissant la dynamique de l'innovation. Pour Müller et Newman (2005, p. 490) la sélection naturelle ne se comprend pas comme la cause de l'innovation, mais de sa répartition, et cela d'autant plus que les innovations sont soudaines, par exemple aux débuts d'une endosymbiose. Elle n'est donc qu'un facteur limitant et c'est bien à l'intérieur de l'organisme, et plus particulièrement de son

(différenciation cellulaire). Individus solitaires → colonies. Sociétés de primates → société humaine [donc évolution culturelle par le langage et l'écriture]. Cf. Maynard Smith et Szathmáry 1995, p. 6.

¹¹⁶⁶ E.g. la transition ARN-ADN, la culture C'est un point sur lequel les auteurs insistent (Ibidem, p. 13).

¹¹⁶⁷ Cf. Vermeij (2006) qui considère que la récurrence des innovations majeures abîme non seulement la thèse de la contingence de l'évolution, mais la rend triviale. Voir tout spécialement le tableau 2 et son commentaire.

¹¹⁶⁸ Ce fameux adage est énoncé par Ohno (1970) et Williams (1966) pour le problème de la nouveauté.

système développemental, que résiderait la force initiale et motrice qui impulse la nouveauté (Ibidem, p. 491 et 499). Ce parti pris internaliste et cet exemple sont sans doute discutables. Le *primum movens* qu'ils estiment n'a que peu d'intérêt si l'environnement ne peut en accueillir les effets. Quand bien même nous disposerions d'une bonne compréhension des mécanismes internes qui génèrent ces innovations, on n'aura pas pour autant élucidé la récursivité que nous mentionnions et qui s'illustre dans les explosions de biodiversité que sont les radiations adaptatives. Tel est le propos de Galis (2001, p. 599) lorsqu'il déclare que « les innovations-clés permettent potentiellement la diversification. » Les transitions dites majeures comptent parmi les innovations-clés, mais Galis étudie plus spécifiquement des nouveautés du double point de vue de l'écologie et de la structure. Ainsi, certaines innovations permettent d'occuper de nouvelles zones adaptatives et de se diversifier (Ibidem, p. 582-584), comme l'hétérodontie des mammifères, ainsi que leur molaire tricuspide, les mâchoires pharyngées des cichlidés, etc. Les considérations de Galis ne sont pas entièrement originales. D'un point de vue écologique, les innovations-clés permettent d'occuper rapidement des niches inoccupées, c'est le cas pour les « monstres prometteurs » de Goldschmidt (1933, p. 547) qui sans quoi ne seraient que les bêtes de foire de l'évolution tout juste bons à garnir des traités de tératologie, mais encore d'en créer de nouvelles, que ce soit directement par la conquête de nouveaux territoires et l'augmentation de la capacité d'accueil des écosystèmes (cf. Brigandt et Love 2012, p. 421) ou enfin de manière indirecte¹¹⁶⁹.

Les tendances étudiées peuvent être implantées dans les paramètres d'une simulation de l'évolution. Elles peuvent guider nos prédictions en les orientant sur de grands axes qui se prolongeront dans l'avenir du monde organique. Néanmoins, nous avons reconnu que leurs définitions étaient imprécises puisqu'elles décrivent l'évolution selon un grain grossier. Qui plus est, elles s'interpénètrent tellement que l'on peut douter de leur opérativité. Il est possible qu'une prospective de l'évolution sur cette base ne soit qu'une impasse. Pourtant, derrière leurs multiples déterminants et leur enchevêtrement subtil, nous découvrons un facteur qui agissait sur chacune d'entre elles et les reliait toutes ensemble. Il s'agissait de la sélection naturelle dont nul ne peut nier qu'elle détermine, ne serait-ce que partiellement, la dynamique de nombreuses tendances observables dans l'évolution (Huxley 1942, p. 494). C'est pourquoi il est temps de s'atteler à l'analyse qui lui était réservée et que nous avons par trop délayée.

¹¹⁶⁹ L'oxygénation de la Terre lors du Protérozoïque peut être comprise en ce sens et l'on peut décemment la relier aux transitions majeures de l'évolution comme le font O'Malley et Powell 2016.

Chapitre V

Analyse philosophique et historique de la sélection naturelle

Introduction de ce chapitre

Si l'on devait transcrire par une allégorie l'impression que produit sur le lecteur la littérature de Darwin jusqu'au présent, l'on s'imaginera plongé dans un conflit infini où les publications figurent des mouvements de troupes sur une carte dont les lieux portent les noms de phénomènes biologiques comme autant de champs de bataille. Dans cette guerre, le *casus belli* ne porte pas sur la possession légitime d'un territoire par des puissances antagonistes, mais sur la question de savoir quel statut et quel pouvoir il faut accorder à la sélection naturelle. Son origine ressemble à un épisode de la mythologie grecque où la formule de Spencer (*the survival of the fittest*¹¹⁷⁰) incarne une autre pomme de la discorde sur laquelle on discerne les mots « aux plus adaptés » remplaçant l'inscription « à la plus belle ». Il s'ensuit un conflit aussi épique que la guerre de Troie : ses soldats étaient des philosophes et des savants combattant à coups d'argument pour déterminer si la sélection naturelle n'était en fait qu'une tautologie. Nous questionnerons ce statut et ce pouvoir avec les outils conceptuels comme les intuitions que nous ont légués nos prédécesseurs. Ensuite, nous discuterons plus particulièrement des déclinaisons qui se rapportent aux entités qui effectuent la sélection, soit la nature, le sexe, et l'humain, afin d'aborder en miroir de cette analyse quels sont les objets de la sélection, du gène au clade, en passant par le groupe et l'organisme. Pour finir, nous étudierons les difficultés que présente le concept de *fitness* pour la prédiction de l'évolution.

Mais avant cela, il nous faut introduire quelques caractéristiques de la sélection qui serviront dans ce chapitre et la suite de cette thèse¹¹⁷¹. Commençons par rappeler l'énoncé originel du processus darwinien : « J'appelle sélection naturelle la préservation des variations

¹¹⁷⁰ L'expression apparaît chez Spencer (1864) et chez Darwin on la découvre pour la première fois dans l'introduction *De la variation chez les plantes et les animaux sous l'action de la domestication* (1868, p. 6), et ensuite à de nombreuses reprises dans la cinquième édition de *L'Origine des espèces* et les suivantes où elle est utilisée de manière répétée dans le texte et se trouve même accolée à la sélection naturelle dans le titre du chapitre IV qui lui est dédiée. Il faut bien remarquer ceci : que ce soit dans les ouvrages que nous venons de citer, ou dans sa correspondance (voir la lettre à Wallace datée du 5 juillet 1866, in Darwin F. 1887, p. 45 sq.), Darwin semble trouver l'expression spencérienne préférable à la sienne justement parce qu'elle est moins métaphorique, qu'elle ne nous invite pas à considérer une cause intelligente. Cependant, nous constaterons que la formule de Spencer va provoquer autant, si ce n'est plus de difficultés.

¹¹⁷¹ Le lecteur intéressé pourra lire des présentations des conditions d'action et de la logique générale de la sélection chez Williams 1966, p. 38 ; Lewontin 1970, p. 1 sqq. qui en fit une présentation axiomatique ; Mayr 1982 au chapitre XI ou encore Mayr 1997b, p. 204 ; Hodge 1987, p. 250 ; Gould 2002 au chapitre II.

favorables et le rejet des variations dommageables¹¹⁷². » Il y a dans le chapitre IV de *L'Origine des espèces* toute la matière pour discuter en profondeur les interprétations possibles de la sélection, mais cette première citation nous renseigne déjà amplement à son sujet, puisqu'elle nous dit que la sélection n'opère jamais seule et jamais en premier : elle est toujours précédée de la variation. Darwin (1859, p. 102) précise qu'une « grande variabilité héréditaire est favorable, mais [...] une diversité plus restreinte peut suffire. » Celle-ci doit se répartir « sur une vaste surface » découpée en de plus petits territoires, de sorte qu'il existe des hétérogénéités locales auxquelles les organismes peuvent s'adapter et que les croisements soient d'une certaine façon limitée – sans pour autant nécessiter un isolement total – car cela facilite l'action de la sélection (Ibidem, p. 103-108). De plus, il faut considérer que la première définition de la sélection est assez large pour susciter deux difficultés majeures que nous aurons à surmonter. Il s'agit premièrement de la délimitation des entités qui présentent de la variation et subissent la sélection. Deuxièmement, il faut bien reconnaître la possible confusion entre la variation et les variétés qui portent des variations particulières, ce qui représente du point de vue de l'analyse causale une source intarissable de méprises. Nonobstant la première difficulté, Darwin nous dit de la sélection qu'elle agit « par la vie et la mort¹¹⁷³ », ce qui nous incline à reconnaître les organismes comme sa cible privilégiée, mais il cultive le doute chez son lecteur en faisant suivre sa première définition d'une formule ô combien vague : la sélection naturelle « agit à travers et pour le bien de chaque être¹¹⁷⁴ ».

Aussi, l'on peut préciser les modes d'action de la sélection sur la variation que présentent les populations. Au chapitre IV, nous rencontrons l'un de ces modes : la sélection divergente qui tire la variation dans au moins deux directions différentes. On l'appelle aussi sélection équilibrante (*balancing selection*) en ce qu'elle peut produire un équilibre entre deux tendances contraires. À cette forme s'ajoute sans doute celle à laquelle pense le plus souvent le grand public : la sélection directionnelle. Elle augmente la fréquence d'une variation ou la valeur d'un caractère phénotypique dans une direction ou son opposé. Ensuite, on distingue la sélection normalisante que l'on appelle parfois, et de manière inadaptée, la sélection stabilisante¹¹⁷⁵. Cette forme de sélection réduit la variabilité en sélectionnant négativement les

¹¹⁷² Darwin 1859, p. 81, voir aussi p. 95 et 205.

¹¹⁷³ Ibidem, p. 194.

¹¹⁷⁴ Ibidem, p. 84. Comme l'avait compris Jean Gayon, cette formule est tout à fait cruciale chez Darwin. Elle apparaît à de nombreuses reprises sous cette variante : « par et pour le bien » (e.g. Ibidem, p. 201 et 489).

¹¹⁷⁵ Le qualificatif de normalisante nous provient de Waddington 1957, p. 72. Nous en préciserons le sens usuel dans le corps du texte. Quant à la sélection stabilisante, il s'agit d'un terme employé par Schmalhausen (1949) pour décrire la canalisation de certains phénotypes durant le développement. Waddington (1957) utilise aussi cette expression ou encore celle de sélection canalisante pour qualifier un processus différent (Ibidem, p. 75).

valeurs d'un caractère qui s'écartent exagérément de la moyenne. Avec la sélection purifiante qui élimine plus rigoureusement tout caractère ou ensemble de caractères qui s'éloignent de la norme adaptative, on peut considérer que la sélection normalisante est une forme de sélection conservatrice dans son principe.

Pour certains auteurs, la sélection normalisante est la forme la plus courante, tandis que la sélection directionnelle est plus rare dans le monde vivant¹¹⁷⁶. Pour terminer cette longue introduction, nous mentionnerons que ces modes peuvent recevoir d'autres appellations¹¹⁷⁷ et qu'il en existe d'autres variétés qui résultent le plus souvent de la combinaison des trois formes principales entre elles ou encore dans l'espace et le temps¹¹⁷⁸.

5.1. La sélection naturelle : une théorie faussement évidente cernée d'indécisions sur son statut et d'incertitudes quant à l'étendue de son pouvoir

Jean Gayon nous apprend que Charles Darwin associe fréquemment trois désignations à la sélection¹¹⁷⁹. Elle est tour à tour une hypothèse, une théorie et un pouvoir. Abandonnons le premier terme, car nous avons suffisamment démontré que le temps où elle pouvait se contenter de cette dénomination modeste, mais utile lorsqu'elle fut au monde exposée, est bel et bien révolu. Quant au mot de théorie, le profane peut certes le confondre avec l'hypothèse, mais nous choisirons de le rapprocher, comme nous l'avons fait en première partie, de l'idée de loi. C'est d'ailleurs ce statut que nous allons examiner en premier. Puis, nous penserons la sélection comme un pouvoir dont l'influence est sans cesse questionnée.

Pour plus d'informations à ce sujet, nous recommandons la lecture de Gilbert (2000) et pour une présentation courte des travaux et la vie de Schmalhausen, Ruse et Travis 2009, p. 837-839.

¹¹⁷⁶ E.g. Spencer 1864, p. 444-445 ; Kimura 1983, p. 364. Quant à Waddington 1957, p. 75, il pense simplement que c'est un mode moins important que ceux qu'il privilégie.

¹¹⁷⁷ Simpson (1944, p. 138 *sq.*) appelle sélection centripète la sélection normalisante, centrifuge la divergente (voir fractionnante quand elle fragmente les populations), linéaire la directionnelle. Aussi, et pour éviter toute confusion, précisons que nous n'utilisons pas le mot mode (ou modalité dans la traduction française) au sens de Simpson (1944, p. 17). Pour le paléontologue américain, il revêt une signification large et qualifie la « trame » de l'évolution, soit la manière dont les événements de l'histoire de la vie se sont déroulés et qu'il oppose pour des raisons didactiques au rythme de l'évolution.

¹¹⁷⁸ Par exemple, la sélection fréquence-dépendante que nous avons rencontrée dans le précédent chapitre peut être décomposée comme étant l'addition de deux sélections directionnelles de directions opposées qui se succèdent dans le temps.

¹¹⁷⁹ Cf. Gayon 1995, p. 126. Voir encore cette conférence donnée le 16 janvier 2000 pour l'Université de tous les savoirs. Lien du texte de la conférence :

<https://streaming-canal-u.fmsih.fr/vod/media/canalu/documents/utls/download/pdf/160100.pdf>

Darwin parle aussi couramment de la sélection comme d'un principe, mais ce dernier terme peut à la fois s'entendre comme l'expression d'une théorie ou d'un pouvoir, c'est pourquoi nous préférons garder la présentation tripartite que met en avant le philosophe français.

5.1.1. Des indéisions sur le statut nomique de la sélection

Parmi les régularités qu'exhibe le vivant, la sélection naturelle semble bénéficier d'un statut spécial. Pour certains, elle serait la seule loi caractérisant la biologie, une logique pour le vivant, ou encore une cause de l'évolution qui surplombe les autres facteurs évolutifs et présenterait donc une sorte de précellence vis-à-vis de ces derniers. Au chapitre II, nous accordions aux lois de présenter une double vertu, prédictive et explicative, et ce en accord avec la thèse hempélienne. À en croire la littérature que nous avons étudiée, il ne fait aucun doute que la sélection naturelle satisfait ces deux critères, mais du reste elle ne les remplit pas de manière exactement symétrique, et pis, sa capacité à prédire et expliquer les phénomènes semble étroitement corrélée au pouvoir qu'on lui prête. Suivant l'opinion de Beatty (2008, p. 203), si l'on exclut le hasard du tableau explicatif, alors il semble assuré qu'on puisse prédire l'évolution « en se fondant uniquement sur des considérations relatives à la sélection ». De même, Dennett (1995, p. 55) considère que les habilités héréditaires (*skills*) nous permettent de faire des projections, ce qui n'est pas le cas du hasard. Toujours est-il qu'il conçoit que chaque situation évolutionnaire inclut ces éléments. Ainsi, il faut considérer d'importantes différences de valeurs sélectives, et donc que la sélection soit forte, afin que l'on puisse prédire l'avenir¹¹⁸⁰. Cependant, il ne faut pas simplement méjuger le statut nomique de la sélection au regard de la fluctuation de son pouvoir, car cela reviendrait à nier que la gravité est une loi sous prétexte qu'elle n'a pas la même intensité sur la lune qu'aux abords d'un trou noir. En revanche, il est plus judicieux de faire remarquer que la sélection naturelle, parce qu'elle agit relativement aux conditions de vie (Darwin 1859, p. 111), présente une faible nomicité du fait de la multiréalisabilité des régularités qu'elle génère. Cela, nous l'avons envisagé au chapitre III et de nombreux auteurs l'ont également remarqué (e.g. Rosenberg 1994, p. 34-35 ; Huneman 2009a, p. 119-120). Quoi qu'il en soit, on peut très bien expliquer son extrême polymorphisme par son omniprésence dans les affaires biologiques comme l'a compris Rensch (1968, p. 106), ce que nous perçûmes en étudiant les tendances de l'évolution au chapitre IV. Mais cette « omniprésence » ne se manifeste à notre connaissance que sur Terre et ne peut donc lui garantir l'extension que Smart et tant d'autres prêtent aux véritables lois de la nature. Conscient de cela, et considérant les conditions qui la rendent nécessaires

¹¹⁸⁰ C'est ce que considèrent Lässig *et al.* 2017. Pour eux, la prédiction requiert une « sélection forte » et l'absence de « neutralité émergente », soit une configuration dans laquelle les écarts de valeurs sélectives, qu'ils portent sur la longévité ou la fécondité, sont très supérieurs à zéro.

(« variation, reproduction, hérabilité »), Jean Gayon (2004, p. 293) a tenté de contourner la difficulté :

Le principe de sélection naturelle est de ce fait un principe dont on peut penser qu'il s'applique à toute population d'êtres vivants dans l'univers, sans spécification d'une portion particulière de l'espace-temps. À ce niveau de théorisation, la biologie de l'évolution est une science nomothétique, qui s'explique par des énoncés universels de portée illimitée.

L'auteur se montre prudent lorsqu'il formule sa proposition de manière hypothétique. De notre côté, nous considérons avec les régularités ondulantes de second ordre que cette portée n'était que virtuellement illimitée en raison du principe d'hérabilité et du pouvoir de migration interplanétaire que nous conférons à la vie. Parce qu'il a choisi de raisonner sur les conditions de survenance de la sélection, il nous faut noter que la précaution que nous honorons masque en réalité un présupposé tacite qui engage toute la philosophie de la biologie. Il vient tout bonnement d'arrimer la définition de la vie à l'existence du processus sélectif¹¹⁸¹. C'est là un problème décisif, une véritable boîte de Pandore pour la philosophie de la biologie que nous tenterons de refermer à la fin du chapitre VI.

Contre les interprétations que nous venons de produire, bon nombre d'auteurs ont argué de sa contextualité, et partant de son manque d'unité, pour lui dénier le statut de loi. C'est le cas de Wright qui paraît l'avoir qualifiée de « catégorie fourre-tout¹¹⁸² », moins sévère, Hodge (1987, p. 262) n'y voit pas une loi, mais un ensemble de « généralisations bien confirmées ». Pour Baldwin (1909, p. 89) qui reconnaît son importance, elle ne peut pas non plus prétendre à ce titre, et c'est pourquoi il lui confère un statut ambigu, celui d'être un principe dont Shimony (1989 ; 1990) doutera de l'existence, considérant qu'elle n'est pas fondamentale, mais dérivée comme peuvent l'être à son avis toutes les généralisations en biologie. Même le qualificatif de mécanisme semble devoir lui être refusé. Selon Skipper et Millstein (2005, p. 342-343), la sélection naturelle ne présente pas les qualités requises pour s'y conformer : on peine à la localiser, ce qui n'est pas le cas d'un mécanisme concret, et qui plus est, son aspect

¹¹⁸¹ C'est d'ailleurs un impensé de son article, au demeurant excellent comme à l'accoutumée. Gayon (Ibidem, p. 291) aura beau convier la contingence de l'évolution pour déclarer que « Dans l'état actuel des connaissances, rien ne permet de dire que si l'on jouait une nouvelle fois la loterie de l'évolution sur une autre planète physiquement comparable à la Terre, l'on produirait des êtres vivants pourvus des mêmes propriétés que celles que nous connaissons. », le fait est que sa position que nous avons documentée par la citation donnée dans le corps du texte, requiert que ces « êtres vivants » présentent plusieurs propriétés en commun avec les créatures terrestres, à savoir : la reproduction, la variation, l'hérabilité et donc qu'ils évoluent par sélection naturelle.

¹¹⁸² Cité par Hodge 1987, p. 254.

probabiliste fait qu'elle n'instancie pas la régularité qu'on associe à ce type de processus¹¹⁸³. Pourtant, ils reconnaissent que les effets de la sélection naturelle sont bien « associés à un certain degré de régularité », mais leur « régularité probabiliste n'a rien à voir avec celle d'un mécanisme qui fonctionne toujours ou le plus souvent de la même façon selon les mêmes conditions. » (Ibidem, p. 343). Non seulement, l'expression « le plus souvent » peut être interprétée lâchement, mais fait plus significatif, ils sont contraints d'associer à la sélection d'autres processus (comme la dérive, divers accidents) pour rendre compte de son caractère prétendument probabiliste, car sinon on pourra rétorquer qu'en leur absence ou dans les conditions idéales qui sont notamment celles qu'autorise l'évolution expérimentale, on observera que la sélection produit bien des résultats réguliers. La critique de Huneman (2000, p. 702-704) nous semble plus instructive. Il conçoit que la sélection « ne saurait être le nom d'une loi » en raison de son hypercontextualité. À cela s'ajoute le défaut « d'univocité » de ses résultats qui s'ancre dans sa « dimension probabilitaire ». Ces deux éléments l'invitent plutôt à la concevoir comme un « schème général d'explication », si ce n'est « une manière générale de raisonner » ou encore « une loi schématique ». C'est tout juste si l'on ne pourrait pas détourner Wittgenstein pour faire dire à Huneman que « la sélection n'est pas une loi, mais la forme d'une loi¹¹⁸⁴. » Avec le philosophe français, la sélection naturelle semble à mille lieux du monde clair et rigoureux où séjournent les propositions nomologiques. On ne sait plus vraiment comment la qualifier sauf s'il s'agit de dire qu'elle est obscure, abstraite, et présente de ce fait un degré de généralité important, mais qu'on peine à délimiter. Philippe Huneman a bien capturé le caractère protéiforme de la sélection, et si l'on devait le critiquer, on pourrait l'accuser de commettre un excès de kantisme : à bien l'écouter, on pourrait croire qu'elle réside davantage dans notre entendement que dans la nature. Mais ce serait manquer l'essentiel. Huneman est à notre connaissance le seul auteur qui ait tiré de l'œuvre kantienne ce rapprochement lumineux, lorsqu'il écrit que « la sélection naturelle met en œuvre un jugement réfléchissant » (Ibidem, p. 704). Contre les jugements déterminants qui partent du général pour aller au particulier, ce type de jugement procède d'un mouvement inverse en cherchant la règle que les premiers ne font qu'appliquer. Quand bien même il n'y discernerait qu'un « principe heuristique », nous y voyons une autre manière de présenter ces régularités qui émanent de lieux particuliers pour s'étendre dans l'espace et le temps si elles ne sont pas gênées ; nous retrouvons là l'intuition de Gayon et nos régularités ondulantes.

¹¹⁸³ Sur ce point, voir Barros (2008) et Machamer *et al.* (2003, p. 3) où l'on peut lire la définition suivante d'un mécanisme : « [des] entités et activités organisées de telle sorte qu'elles produisent des changements réguliers depuis le début ou leur activation jusqu'à la fin ou jusqu'à ce que les conditions d'arrêt soient remplies. »

¹¹⁸⁴ Cf. Wittgenstein (1921), remarque 6.32 : « La loi de causalité n'est pas une loi, mais la forme d'une loi. »

Venons-en maintenant au reproche de tautologie. Dire d'une proposition qu'elle est une tautologie, c'est lui prêter le caractère d'une évidence ambivalente. En positif, c'est signifier que la logique qu'elle porte est « inattaquable » comme le conçoivent à propos de la sélection Cope (1887, p. 15), Spencer et tant d'autres¹¹⁸⁵. En négatif, c'est admettre qu'elle ne nous dit rien d'important sur le monde, qu'elle est non informative. Devant cette alternative, certains auteurs ont préféré considérer que la sélection n'est pas à proprement parler une tautologie. Pour Lewontin (1978), c'est la relativité de l'adaptation et donc le fait que le prédicat « survie du plus apte » n'est pas contenu dans le sujet, mais dans l'ensemble sujet plus environnement qui s'oppose à une caractérisation tautologique de la sélection. C'est une critique pertinente que nous avons envisagée au troisième chapitre en discutant de l'applicabilité des jugements analytiques au mécanisme darwinien. Une autre stratégie consiste à attaquer le primat explicatif que la sélection attache à la constitution des organismes ayant survécu et qui sont de manière présomptive les plus adaptés. Popper, qui a longtemps décrit la sélection comme une tautologie (cf. 1.3.3.2.), a changé d'avis en admettant que la sélection était en fait réfutable et réfutée (cf. Popper 1978, p. 344-345 et Michel-Bechet 2013, p. 198). Son argument a de quoi surprendre. Il reconnaît que lorsqu'on admet sans réserve que tous les caractères ont évolué sous l'action de la sélection, on commet une tautologie, mais comme il existe des caractères inutiles, elle est bien « réfutable et réfutée ». Il défend cela avec un exemple déroutant : « il existe des organes comme la queue du Paon, qui ne peuvent être expliqués par leur utilité, et donc par la sélection naturelle ». La sélection sexuelle réfuterait la sélection naturelle. C'est là une maladresse interprétative : la queue du paon est à l'évidence utile pour sa reproduction et donc la survie de ses gènes. Cependant, il a raison d'affirmer que l'on puisse croire que des individus ou des caractères n'aient pas survécu en raison d'un avantage, mais il reste que l'exemple choisi et la manière dont il est présenté sont inappropriés. En effet, lorsqu'un caractère ou un individu survit et se répand sans être sélectionné, on soutient soit un hasard s'opposant à l'œuvre de la sélection, soit une hypothèse neutraliste : ce caractère ou individu avait autant de chance qu'un autre de survivre et de se reproduire en dépit de leurs différences. Accepter le neutralisme dans cette forme c'est dénier que la sélection soit une tautologie et inversement « si la sélection naturelle est une tautologie, alors le neutralisme est

¹¹⁸⁵ Cf. Spencer 1864, p. 165, cité et commenté par Gayon 1992, p. 67. Pour Spencer, la sélection « n'a guère besoin de preuves ». Williams (1966, p. 109) admet que les adaptations organiques (affectant des individus) et les adaptations biotiques (affectant des groupes, processus dont il doute par ailleurs de l'importance), comme produits de la sélection naturelle, sont des « tautologies et qu'il ne peut y avoir aucun doute raisonnable sur la réalité de ces processus. » De son côté, Sober (1984, p. 61 *sq.*) reconnaît à demi-mot qu'avec la formule de Spencer la sélection devient une tautologie, mais c'est selon lui un problème exagéré.

incohérent¹¹⁸⁶ ». Nous sommes face à une difficulté majeure que nous apprécierons davantage par l'analyse de la *fitness*. D'ici là, nous allons admettre que le neutralisme est vraisemblable, ce que l'on peut comprendre comme un démenti infligé à ceux qui concèdent un empire sans limites au mécanisme sélectif. Mais le « déni de son omniprésence¹¹⁸⁷ » laisse ouverte la question de sa puissance que nous allons maintenant évaluer.

5.1.2. Des incertitudes sur le pouvoir de la sélection

Le statut nominal de la sélection et sa caractérisation en tant que tautologie nourrissent l'ambivalence d'un discours dont nous capterons les échos en examinant les incertitudes relatives à l'étendue de son pouvoir. Son influence dans le monde fit l'objet de déclarations dépréciatives, laudatives, mais encore neutres, avec des zones d'ombres qui ne s'éclaircissent qu'en considérant la doctrine de ceux qui les énoncent. Cette pluralité de vues se manifeste par la prodigieuse gamme d'analogies que l'on génère à son sujet. Laissons de côté les appellations en apparence neutres, et notamment celles qui l'introduisent comme un filtre ou un « tamis » sans autre précision¹¹⁸⁸ ; une sorte de processus d'échantillonnage¹¹⁸⁹ ; un analogue de l'altération différentielle¹¹⁹⁰, pour nous appliquer à l'étude de celles qui sont foncièrement positives ou négatives. Dans le registre négatif, on lira que la sélection « accorde le piano, mais ne compose pas la mélodie¹¹⁹¹ », son rôle est donc accessoire dans le

¹¹⁸⁶ Nous avons choisi de traduire *contradictory* par incohérent, cf. Hodge 1987, p. 260. Il faisait alors référence à une formule de Ruse (1982, p. 140) qu'il modifie légèrement et du reste qu'il référence incorrectement en indiquant les pages 140-141.

¹¹⁸⁷ Nous empruntons cette formule à Godfrey-Smith 2001, p. 339.

¹¹⁸⁸ Gould compte bien évidemment parmi les critiques du pouvoir de la sélection, mais quand il déclare que « la sélection naturelle est un tamis, pas un sculpteur » (Gould 1989b), il le fait dans ce cas avec l'intention de prévenir une interprétation anthropomorphique. Nous en voulons pour preuve le contexte d'énonciation de cette formule et notamment le fait qu'elle apparaît dans un journal destiné au grand public : *Natural History*. Cependant, quand De Vries (1904, p. 7) parle de la sélection comme un tamis (*sieves*), il le fait effectivement pour attaquer son importance en tant que facteur explicatif positif.

¹¹⁸⁹ L'idée que la sélection soit une sorte de filtre ou comparable au prélèvement d'un échantillon, discriminant non en fonction de leur taille des grains mais des organismes selon leurs traits, contre la dérive qui serait une sorte de filtre indiscriminé et donc inconsistant, est sans doute la métaphore la plus courante. E.g. Beatty 1984 ; Beatty 1987 ; Hodge 1987 ; Millstein 1996 ; 1997 ; 2000a ; 2000b ; Pence 2015.

¹¹⁹⁰ C'est une analogie assez rare que l'on ne trouve à notre connaissance que chez Van Valen 1989, p. 2. Elle est adaptée si l'on considère que l'altération différentielle est fonction des paramètres environnementaux (e.g. climatiques), mais encore de la constitution des minéraux (e.g. leur dureté pour l'altération mécanique).

¹¹⁹¹ Fodor et Piattelli-Palmarini 2010, p. 21. L'ambivalence de ces deux auteurs vis-à-vis de la sélection naturelle se manifeste par la confusion de leur argumentation (cf. Fodor 2007 ; Fodor et Piattelli-Palmarini 2010). D'une part, ils rejettent l'analogie entre sélection artificielle et naturelle comme trompeuse, puisqu'elle nous invite à penser la sélection à la manière d'une causalité intentionnelle. D'autre part, ils visent à démontrer, grâce à une suite d'arguments exposés dans un style pseudo-apodictique, que la sélection naturelle ne peut pas distinguer entre deux traits corrélés, mais pour cela encore faudrait-il qu'ils soient coextensifs chez tous les individus, ce

vivant tout comme le serait le technicien comparé à l'orchestre. Beatty rapporte une idée similaire que l'on doit originellement à King et Jukes¹¹⁹² : « la sélection naturelle est l'éditeur, et non le compositeur du message génétique. » Nettement plus positive est l'appellation qui fait de la sélection un bricoleur, soit celle de Jacob que nous avons déjà rencontrée¹¹⁹³ (Jacob 1977, p. 1163 ; Jacob 1981), puisqu'il s'agit de célébrer sa débrouillardise et son inventivité. Plus incertaine est la métaphore de Guilleminot (1919, p. 166) qui charge la sélection d'être « un agent de police impitoyable ». Le lecteur en jugera. Enfin, les figures de style qui élèvent la sélection dans l'ordre social et ontologique aux rangs respectifs « d'architecte » et de « démiurge » ne laissent pas de place au doute : elle serait non seulement créatrice, mais admirable. Notons à présent leurs points communs. Premièrement, ces métaphores se rapportent toutes au tandem sélection-variation. Deuxièmement, elles hiérarchisent l'action de la sélection relativement à sa contribution causale quant au devenir de la variation.

Concentrons-nous à présent sur le discours de ceux qui caractérisent négativement la sélection. Il faut d'emblée remarquer qu'il est difficile de trouver des auteurs qui en nient purement l'existence¹¹⁹⁴. C'est d'ailleurs une constante de la littérature que ses contempteurs semblent parfois la nier, pour quelques paragraphes plus loin concéder son existence tout en dénigrant son influence sur le monde organique¹¹⁹⁵. Nous considérerons deux types de critique : d'une part celles qui portent sur son efficacité, et d'autre part celles qui récusent sa créativité pour la considérer de manière négative comme destructrice et donc secondaire dans le processus évolutif. Fleeming Jenkin (1867) est l'un des premiers auteurs à publiquement attaquer la puissance de la sélection, et ce par trois voies différentes : 1. La sélection agit certes, mais ne produit pas des variations qui extraient leurs porteurs du cadre typologique dans lequel est enfermée l'espèce. 2. Sa puissance limitée à la variation intraspécifique est tôt ou tard contrecarrée par l'effet normalisant que produit l'hérédité par mélange, et cela est

qui invalide leur argument. Ils plébiscitent sans la détailler une conception internaliste, et notamment relative à l'importance des facteurs développementaux, qu'ils sont obligés de concilier avec l'action externe de l'environnement et donc de la sélection naturelle qu'ils n'ont pas finalement réussi à éliminer.

¹¹⁹² King et Jukes 1969, p. 188. Voir aussi Beatty 1992, p. 280. Nous rencontrerons une idée similaire avec la lecture que fit Gayon (1992, p. 402) de la « théorie de l'évolution non darwinienne » de Kimura, comme il se plaît justement à l'appeler pour signifier que le généticien avait en vue non de renverser dans sa totalité l'édifice darwinien, mais d'y ménager une place pour des modes d'évolution non sélectifs.

¹¹⁹³ Cf. Jacob 1977, p. 1163 ; 1981. Mais elle se trouve en substance chez Darwin (1862, p. 348) ou encore dans la seconde édition de ce même ouvrage (Darwin 1877, p. 284) et non « Darwin 1862, p. 383-284 » comme l'annonce faussement Beatty 1992, p. 59.

¹¹⁹⁴ S'appuyant sur Quatrefages, Guilleminot (1919, p. 178) fait remarquer que du temps de Darwin, même ses adversaires les plus farouches reconnaissaient l'existence du processus sélectif.

¹¹⁹⁵ On en trouve un exemple remarquable chez Koestler (1978, p. 168) qui nous affirme que la sélection n'a pas de valeur explicative et quelques pages plus loin (ibidem, p. 171) qu'elle en présente bien mais uniquement sous une forme négative, c'est-à-dire destructrice.

d'autant plus vrai pour l'apparition d'éventuels *sports* (autrement dit des saltations) : c'est l'argument du *swamping*¹¹⁹⁶. 3. La sélection darwinienne nécessite des durées immenses dont la réalité était alors jugée douteuse (cf. Thomson [Kelvin] 1862a ; 1862b). L'argument 3 a été invalidé par les avancées de la géologie au XX^e siècle, de même pour le premier par la biologie, ce que nous examinerons plus tard. Quant au second, on pourrait certes l'enterrer avec la découverte de l'hérédité particulaire, mais il lui reste un fond de vérité si l'on considère les croisements qui entravent d'une certaine façon l'action de la sélection. La seconde critique historique nous vient de Mivart (1871) qui s'en prend à la créativité de la sélection et l'efficacité de celle-ci lorsqu'elle s'exerce sur des caractères commençants dont la plus-value sélective est soit nulle, soit infiniment faible¹¹⁹⁷. C'est là une difficulté qui aura un fort écho puisqu'elle poursuivra sa carrière au XX^e siècle. Pour Grassé (1973, p. 180), il faudrait attribuer à la sélection un « don de divination » ou encore « un pouvoir prophétique » pour la surmonter. Plus grave est qu'elle emportera l'adhésion de Wallace, quoique l'on puisse penser qu'elle ne lui servit que de marchepied pour inviter ses convictions spiritualistes dans le débat scientifique¹¹⁹⁸. Darwin se verra contraint de répondre en longueur à l'argument de Mivart dans un chapitre supplémentaire (le VII) de la sixième édition de *L'Origine* (1872). Brièvement résumée, la réponse darwinienne consiste à démontrer que même d'infimes variations seront préservées et accumulées si les pressions de sélection dans une direction donnée sont stables, et du reste, quand bien même elles seraient neutres, elles ne sont pas automatiquement éliminées, permettant que d'autres variations s'additionnent de manière productive à ces dernières. Toujours est-il qu'elle ne convaincra pas outre mesure ceux qui

¹¹⁹⁶ Que l'on rend par envahissement, envasement, dilution, etc. Sur les thèses de Jenkin, voir Gayon 1992, p. 95. Pour une variante de la dilution par le mélange, voir chez Gayon (1992, chapitre IV) la proximité du *swamping* avec le retour à la moyenne que prévoit la théorie de l'hérédité ancestrale de Galton 1889. Aussi, on retrouve cet argument chez Nietzsche considérant que la sélection darwinienne ne peut qu'assurer la victoire des médiocres face aux formes qu'il pense supérieures, mais numériquement rares. Sur la réception nietzschéenne des thèses darwiniennes, ou plutôt leur distorsion étant donné qu'il ne l'a pas lu, voir Gayon 1999.

¹¹⁹⁷ Mivart s'interroge notamment sur le bénéfice qu'un organisme peut tirer de la possession d'une aile très incomplète, ce qui l'amène à adopter une conception saltationniste. Contre cela, il est fréquent que des défenseurs du gradualisme darwinien, à l'image de Dawkins, rappellent inlassablement que même un œil incomplet vaut mieux que l'absence totale de cet organe.

¹¹⁹⁸ Voir tout particulièrement Wallace 1870b, et l'essai X intitulé « les limites de la sélection naturelle appliquée à l'Homme ». Le naturaliste considère que la sélection ne peut pas produire des structures dont l'utilité présente est nulle, pas plus qu'elle ne peut engendrer des variations qui s'éloignent fortement de celles que l'on observe chez des groupes apparentés. Il considère que les facultés morales et intellectuelles de l'Homme (et notamment la capacité à traiter des problèmes mathématiques et abstraits qui ne peuvent servir dans le milieu d'origine de notre espèce), son caractère imberbe, ses facultés vocales (et notamment le chant), sont tout autant de raisons de penser l'influence de ce qu'il appelle tantôt une « loi supérieure » ; une « intelligence » ; une « force de volonté de l'univers » (voir p. 333 et 359-360). Cependant, ses arguments sont spécieux, car l'on peut toujours accorder un bénéfice à plus d'intelligence et considérer que l'état imberbe puisse s'expliquer par les pressions de sélection qu'exercent des parasites, etc. Le lecteur intéressé trouvera des contre-arguments chez Darwin (1871), comme une critique directe et nominative des errements théoriques de Wallace chez Chauncey Wright 1870.

donnent aux facteurs internes d'être la véritable puissance créatrice à la différence d'une sélection qui n'est dès lors qu'un processus mineur dans l'évolution, mais encore destructeur puisque son rôle se borne « à éliminer les 'monstres sans espoir' comme on arrache les mauvaises herbes au profit des 'monstres prometteurs'¹¹⁹⁹. » Citons notamment Cope (1887, p. 15) qui rejette son caractère créatif et juge que la sélection est secondaire vis-à-vis des lois du développement (Ibidem, p. 106) ; De Vries et la formule mémorable qui termine son *magnum opus*¹²⁰⁰ ; Thompson (1917, p. 270) donnant la primauté à la causation physique et déclare que sa « fonction n'est pas de créer, mais de détruire » ; Smuts (1926, p. 196-197) qui dénigre la sélection au profit des facteurs internes et la sélection holistique ; Abel (1932, p. 373) qui ne doute pas de son existence mais la pense seulement destructrice ; Teilhard de Chardin (1955, p. 118) pour qui la sélection naturelle ne renvoie pas à de « vains mots », mais ne saurait constituer « l'explication dernière de l'évolution » ; Davidson, quant à lui, donne aux mutations et à la variation d'incarner les véritables processus créatifs dans l'évolution¹²⁰¹.

Venons-en aux appréciations positives du pouvoir de la sélection. En se souvenant que la sélection est étroitement associée à l'adaptation qu'elle produit, on peut distinguer avec Godfrey-Smith trois sortes d'adaptationnisme, dont deux qualifient le pouvoir de la sélection en ce monde¹²⁰². L'adaptationnisme méthodologique ne nous intéresse donc pas dans la

¹¹⁹⁹ Mayr 1960, p. 357. On notera la référence aux théories de Goldschmidt.

¹²⁰⁰ « La sélection naturelle explique la survie du plus adapté (*the survival of the fittest*), mais elle ne peut pas expliquer l'apparition du plus adapté (*the arrival of the fittest*). » De Vries 1904, p. 825-826. Il s'agit d'une formule qu'il attribue sans en donner l'origine précise à James Arthur Harris, le botaniste américain.

¹²⁰¹ Cf. Morange 2011b, p. 119. Le lecteur intéressé trouvera un compte-rendu des thèses d'un ensemble hétéroclite de savants (Bergson, Aron, L'Héritier, Bounoure, Ruyer) qui admettent le caractère destructeur de la sélection naturelle chez Tresmontant 1966, p. 302 *sqq.* et des précisions sur la secondarité de la sélection dans l'évolution que conçoit Ruyer chez Vaillant 2020, p. 237 *sqq.* Pour en revenir à Tresmontant, il nous faut remarquer qu'il ne se montre à aucun moment critique des opinions qu'il expose et conclut imprudemment à l'existence d'une « intentionnalité » et d'un « *dessein* » à l'œuvre dans l'évolution biologique, dont on comprend qu'ils proviennent du Dieu chrétien. Ce faisant, il s'expose aux critiques usuelles de la physico-théologie. Comment concilier un Dieu d'amour avec un mal naturel qui se dévoile par les parasites comme nous le disions, mais encore les imperfections de constitution des organismes, et donc du « *dessein* », dont certaines sont si embarrassantes qu'un enfant pourrait les corriger ?

¹²⁰² Voici les définitions des formes d'adaptationnisme discutées par Godfrey-Smith (2001, p. 336-337) : « Adaptationnisme empirique : La sélection naturelle est une force puissante et omniprésente, et peu de contraintes, sauf générales et évidentes, s'exercent sur la variation biologique qui l'alimente. Il est possible de prédire et d'expliquer dans une large mesure le résultat des processus évolutifs en ne s'intéressant qu'au rôle joué par la sélection. Aucun autre facteur évolutionnaire ne présente un tel degré d'importance causale. [...] Adaptationnisme explicatif : L'apparent *design* des organismes, comme leur adaptation à leur environnement, sont les grandes questions, les faits étonnants, de la biologie. Expliquer ces phénomènes constitue l'objectif fondamental de la théorie de l'évolution. La sélection naturelle est la clé pour résoudre ces problèmes ; la sélection est la grande réponse. Parce qu'elle répond aux plus grandes questions, la sélection a une importance explicative unique parmi les facteurs évolutionnaires. [...] Adaptationnisme méthodologique : La meilleure façon d'aborder les systèmes biologiques pour les scientifiques est de rechercher des caractéristiques qui témoignent d'une bonne adaptation et d'une bonne constitution (*design*) des organismes. L'adaptation est un bon "principe régulateur" (*organizing concept*) pour la recherche. » Nous avons choisi de traduire *organizing concept* par « principe régulateur », car l'auteur invoque justement Kant (1790) dans la suite du texte (Ibidem, p. 352).

mesure où il la réduit à n'être qu'une hypothèse par défaut, un programme de recherche ayant maintes fois démontré sa vertu heuristique. En revanche, l'adaptationnisme explicatif spécifie bien sa puissance d'agir et prévoit qu'elle puisse être parfois faible, parfois forte, mais qu'il lui revient d'expliquer l'adaptation des organismes, ce que les auteurs de langue anglaise nomment le *design*, quitte à provoquer des malentendus. Cette appréciation se rencontre déjà chez August Weismann (1893, p. 328) qui affirma qu'elle est la « seule explication naturelle concevable¹²⁰³ » permettant de rendre compte des adaptations. Autrement dit, c'est une thèse qui définit les pouvoirs régaliens de la sélection. Les écrits de Darwin amenèrent Jean Gayon à considérer que les compétences exclusives de la sélection portent sur la formation des adaptations morphologiques et des instincts¹²⁰⁴. Enfin, Godfrey-Smith définit un adaptationnisme empirique qui donne à la sélection de l'emporter sur toutes les autres influences pesant sur le destin des organismes. Selon cette conception :

La sélection naturelle est une force puissante et omniprésente, et il y a peu de contraintes, sauf de très générales et évidentes, sur la variation biologique qui est le moteur de la sélection. Dans une large mesure, il est possible de prédire et d'expliquer le résultat des processus évolutifs en ne s'occupant que du rôle joué par la sélection. Aucun autre facteur évolutif n'a ce degré d'importance causale¹²⁰⁵.

C'est une thèse classique que l'on trouve même chez ceux qui ne la considèrent pas toute puissante, nous pensons notamment à Haldane (1932a, p. 142) qui discerne en elle, malgré quelques réserves, la cause principale du changement évolutif, ou encore Walsh et Lynch (2018, p. 15) qui affirment plus modérément qu'elle est « l'une des forces les plus présentes, mais qui n'est pas toute puissante. » Godfrey-Smith a certes bien saisi que la précellence de la sélection implique que les contraintes agissant sur la variation soient limitées, de même que le neutralisme s'entend comme un camouflet pour l'adaptationnisme empirique. Ce sont là des thèses capitales que nous allons développer. Néanmoins, il nous semble qu'il lui a manqué de nuancer ce qu'il fallait entendre par omniprésence comme il n'a pas suffisamment examiné les subtilités de la conception qui établit la sélection comme un pouvoir dominant, si ce n'est

¹²⁰³ Weismann 1893, p. 328. Voir aussi Williams 1966, p. 25.

¹²⁰⁴ Voir le schéma dans Gayon 1997, p. 270. Pour le décrire en quelques mots, nous demanderions au lecteur de se représenter en son centre un rectangle contenant « l'hypothèse de sélection naturelle ». Au-dessus se trouvent deux autres cadres d'où partent des flèches en direction du rectangle central. Ces deux cadres sont d'une part le modèle de la sélection artificielle et d'autre part les « prémisses empiriques » et donc les conditions que nous rappelions dans l'introduction de ce chapitre. En bas du schéma se trouvent différentes boîtes contenant chacune un phénomène biologique : les adaptations morphologiques, les instincts, la distribution géographique des espèces, mais aussi stratigraphique des fossiles, l'extinction, la divergence, les homologies et l'embryologie comparée, la classification. Chacune de ces boîtes reçoit une flèche du cadre central pour signifier que la sélection les explique en partie. En revanche, les deux premières sont entourées par des pointillés pour signifier que seule la sélection les explique, ce que Gayon appelle le « pouvoir prédominant » de la sélection.

¹²⁰⁵ Godfrey-Smith 2001, p. 336.

omnipotent. En outre, nous lui reprochons de ne pas citer une seule fois Darwin, alors que c'est dans son œuvre que résident les distinctions essentielles que nous allons présenter.

Certes, Darwin ne tarit pas de formules prudentes pour faire admettre que la sélection l'emporte, mais qu'elle doit composer avec d'autres influences : « Je suis convaincu que la sélection naturelle a été la principale, et non l'unique cause de la modification¹²⁰⁶. » C'est une proposition classique puisque nous la rencontrons chez les auteurs que nous venons de citer, mais qu'il faudra néanmoins préciser. Cependant, elle cohabite avec deux thèses plus fortes, dont la première est largement commentée, tandis que la seconde a été selon nous négligée. Il s'agit de l'omniprésence de la sélection et de son omnipotence. La thèse de l'omniprésence de la sélection nous est donnée dans cet extrait de *L'Origine des espèces* :

On peut dire que la sélection naturelle scrute chaque variation, même infime, tous les jours et toutes les heures, et ce partout dans le monde ; rejetant celles qui sont mauvaises, préservant et additionnant celles qui sont bonnes ; elle travaille en silence et sans faillir, toutes les fois et partout que l'opportunité se présente, à l'amélioration de chaque organisme en fonction de son environnement biotique et abiotique¹²⁰⁷.

Comme bien souvent, le langage de Darwin est excessivement métaphorique : la sélection naturelle est ici une sorte de dieu invisible qui voit tout ; c'est un jardinier cosmique qui entretient constamment son verger. On peine à tirer des propositions empiriques falsifiables d'une telle présentation, à moins de dire qu'elle est en substance inéliminable et presque fantomatique, ce qui rend difficile la délimitation de son champ d'action et ses compétences exclusives que nous avons avancées avec Gayon. Néanmoins, le pouvoir de la sélection semble étroitement associé à une caractéristique plus concrète, puisqu'elle agit de manière cumulative « en additionnant » les variations, ce qui la rapproche plus du demiurge que du dieu créateur étant donné qu'elle semble à la merci de leur apparition. Comme nous le disions plus haut, c'est par son rapport à la variation que se définit l'étendue de sa puissance. Nonobstant son omniprésence présumée, Gould (2002, p. 198 *sqq.*) nous indique qu'on est fondé à la considérer créative si la variation remplit les trois conditions suivantes : elle est abondante, isotrope, et de faible ampleur. À bien lire Darwin, on s'aperçoit en réalité que seule la condition portant sur l'amplitude de la variation semble le gêner. Dans l'introduction de ce chapitre, nous rappelions, citations à l'appui, qu'une maigre variabilité suffisait à l'action de la sélection. Quant à l'anisotropie de la variation, tant qu'elle n'est pas totale, elle reste soumise à la discrétion de la sélection, ce que Darwin exprime implicitement en intégrant les contraintes héritées, et donc une part essentielle de l'anisotropie, dans la loi

¹²⁰⁶ Cette citation est présente à divers endroits de son œuvre. E.g. Darwin 1859, p. 6 ; 1872, p. 421.

¹²⁰⁷ Darwin 1859, p. 84.

d'unité de type qu'il place sous la tutelle d'une « loi supérieure » amalgamant la sélection naturelle au principe des conditions d'existence de Cuvier : « la loi des conditions d'existence est en fait la loi supérieure ; puisqu'elle inclut, par l'héritage d'adaptations antérieures, celle d'unité de type¹²⁰⁸. » Toutefois, ce n'est pas cette dernière déclaration qui signale de manière éclatante la prééminence de la sélection dans le corpus darwinien. La véritable proclamation de son hégémonie se découvre à la fin d'un chapitre sur la sélection inséré comme un corps étranger dans un livre qui porte sur la variation. Voici donc l'une des plus fortes métaphores produites par Darwin, mais aussi l'une des plus controversées :

J'ai, dans ce chapitre et ailleurs, parlé de la sélection naturelle comme de la puissance qui l'emporte [*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, cette forme a été déterminée par la force de la gravitation, par la nature de la roche, et par là du précipice, – toutes circonstances qui dépendent de lois naturelles ; mais il 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 un architecte réussit à élever un bel édifice utilisant pour voûtes les fragments les plus bruts en forme de coin, les pierres allongées pour les linteaux, et ainsi de suite, nous devons plus admirer son travail que s'il l'eut 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 étudions un organisme très complexe et excellentement 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 habileté¹²⁰⁹.

C'est bien en ces quelques lignes que se trouve exposée la conception qui fait de la sélection le *pouvoir dominant* dans la nature. Oui, d'autres « lois » sont à l'œuvre dans l'évolution, mais c'est elle qui l'emporte puisque celle-ci combine leurs influences, et s'exprimant après l'action de ces lois, elle n'en est que plus « admirable » devant une variation qui lui est « subordonnée ». Comme nous le disions cette métaphore est controversée à plus d'un titre. N'est-il pas surprenant de la part d'un Charles Darwin qui nous a accoutumés aux habits anthropomorphes de la sélection, tout en ayant prévenu les méprises à ce sujet¹²¹⁰, d'avoir choisi pour elle l'un des métiers qui se confond le mieux avec ce que l'évolutionnisme veut

¹²⁰⁸ Cf. Darwin 1859, p. 206. Cuvier est évoqué en amont de la citation que nous venons de produire. Voir aussi le commentaire de cette citation chez Russell 1916, p. 238, mais aussi Shanahan 2011, et Huneman, in Huneman et Walsh 2017, section 2.3.2.

¹²⁰⁹ Darwin 1868, vol. 2, p. 248-249. Nous empruntons sa traduction à Gayon 1992, p. 54.

¹²¹⁰ Voir Darwin (1868, p. 8-9) où la sélection naturelle est qualifiée de *misnomer*, soit un terme inadapté du fait de son anthropomorphisme manifeste, mais encore Gayon (1992, p. 52) pour un commentaire de ce passage.

rejeter, c'est-à-dire l'idée d'un *designer* ou encore d'un grand « horloger¹²¹¹ » maître d'œuvre de l'adaptation ? Le paradoxe, noté par plus d'un, est que dans sa tentative de déclassement de la théologie naturelle, le darwinisme était quelque part obligé de conquérir des schémas explicatifs comme de s'approprier quelques éléments de la rhétorique mobilisée par les thèses adverses. Pourtant, cela ne doit pas occulter ce qu'est véritablement cet architecte. Ce n'est pas la déité ordnatrice et prévoyante que l'on s'imagine couramment ; elle ne prépare pas la forme et les caractéristiques des pierres en suivant un plan bien établi. Il nous faut admettre que ce constructeur ressemble davantage au bricoleur de Jacob. À télescoper des métaphores, on pourrait croire que Darwin verrait dans le facteur Cheval un plus grand architecte que Le Bernin, Sinan, et Imhotep. Mais que dire de notre bâtisseur s'il ne disposait que d'un seul type de roches ou même d'un petit nombre ? Serions-nous tentés de contempler la sélection comme un facteur important dont les productions sont dignes d'intérêt ? Non et cela est évident si l'on se souvient que les thèses proposant d'amoindrir l'importance de ce processus ou d'en abolir la créativité avaient pour dénominateur commun de rehausser le « statut tout à fait subalterne¹²¹² » de la variation par rapport à la sélection. Certains savants entendaient même donner tous pouvoirs aux causes de la variation, au point que notre architecte ne soit plus qu'un porteur de pierre sans génie, besognant sur ce vaste chantier qu'on appelle la vie. C'est par exemple le cas de Gustav Theodor Eimer (1895), l'un des partisans les plus insignes de l'orthogénèse, puisqu'il formula en réaction à la *prétendue*¹²¹³ thèse de la toute-puissance (*Allmacht*) de Weismann (1893), la contre-thèse de l'impuissance (*Ohnmacht*) de la sélection¹²¹⁴. Si le vivant est un royaume sur lequel règne la sélection, alors ses opposants

¹²¹¹ Pour reprendre la métaphore portée par un célèbre distique de Voltaire (1772[1877], p. 172) : « L'univers m'embarrasse et je ne puis songer, Que cette horloge existe et n'ait point d'horloger. »

¹²¹² Gould 2002, p. 471.

¹²¹³ Ici, il convient de dissiper une erreur d'interprétation qui est souvent commise. La thèse de Weismann (1893), n'est pas, contrairement à ce que le titre allemand (*Die Allmacht der Naturzüchtung: eine Erwiderung an Herbert Spencer*) laisse supposer, une considération sur la toute-puissance de la sélection, entendu au sens d'une spéculation sur l'absence de limites à son pouvoir et ce en adoptant un certain point de vue, soit la thèse que nous présenterons d'ici peu. En effet, il s'agit d'une réponse à un article de Spencer sur l'inadéquation de la sélection naturelle pour expliquer certains phénomènes biologiques, et notamment les corrélations des caractères (ibidem, p. 311-312), la formation des colonies (p. 327), la dégénérescence de certains traits (p. 332), des cas apparents d'hérédité de l'acquis dont Spencer défendait l'importance. Nous ne pouvons pas présenter l'entièreté de la réponse de Weismann, mais rappelons qu'il a efficacement mobilisé la stérilité des certains insectes sociaux contre l'hérédité de l'acquis (voir p. 330) et rendu compte de la dégénérescence ou panmixie par le principe d'économie que nous avons déjà évoqué. En résumé, Weismann ne cherche pas à démontrer la toute-puissance théorique de la sélection, mais défendre sa suffisance explicative pour les phénomènes biologiques connus. Cette intention est selon nous mieux rendue par la traduction anglaise du titre de ce double essai : *The all sufficiency of natural-selection. A reply to Herbert Spencer.*

¹²¹⁴ Cette appellation est bien évidemment une réponse à ladite thèse de Weismann sur la toute-puissance explicative de la sélection. L'auteur soutient notamment la critique de Mivart sur la valeur adaptative des caractères commençants (Eimer 1895, p. 3). Aussi, il rappelle que la sélection doit disposer d'une importante variabilité pour être considérée créatrice (ibidem, p. 21), et s'appuie sur l'existence de tendances qui ne semblent

souhaitent dévêtir le monarque et lui ôter ses regalia¹²¹⁵. En considérant le polymorphisme de certaines séquences d'acides nucléiques et la théorie neutraliste de Motoo Kimura (e.g. 1968 ; 1983), on peut déjà affirmer avec Gayon que la sélection naturelle ne gouverne plus seule, mais reste au pouvoir malgré tout :

La sélection naturelle n'a pas de « champ d'action » [...] 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 composition¹²¹⁶. Ou dit 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* exhaustivement¹²¹⁷.

L'empire de la sélection n'est donc pas total et le célèbre *incipit* de l'ouvrage phare de Fisher (1930, p. vii) semble justifié à plus d'un titre : « La sélection naturelle n'est pas l'évolution. » Mais cette dernière, étant possiblement active en tant qu'instance de contrôle agissant « par la vie et la mort », possède tout de même un droit de regard sur les caractères présentés par les organismes. C'est en cela qu'il est justifié de la penser omniprésente, bien que son champ d'action reste hautement sibyllin, ce qui fait dire à Gayon qu'elle n'en possède pas, mais c'est là une ellipse pour affirmer qu'il n'est pas spécifique. Il semble donc qu'une bonne théorie prédictive de l'évolution soit capable à la fois de témoigner de sa présence universelle, mais aussi distinguer son apport des autres facteurs évolutifs, tout en reconnaissant qu'elle agit bien comme un pouvoir dominant (cf. chapitres VIII et IX).

Précédemment, nous rappelions que la sélection procède en additionnant et contre Gould nous avons suggéré que seule l'absence de restriction portée à l'amplitude de la variation contrariait véritablement Darwin. L'explication tient en ceci que le savant associe le vrai pouvoir de la sélection à son caractère cumulatif et c'est en relation avec cette propriété qu'il a énoncé l'unique thèse sur sa toute-puissance, celle qui nous semble justement avoir été dédaignée. Bien entendu, nous ne soutenons pas que cette cumulativité n'ait pas fait l'objet de remarques. Au contraire, les théoriciens lui ont porté une attention particulière. Chez Fisher (1930, p. 37), elle prend la forme de la métaphore du casino : c'est parce qu'elle joue sans cesse et sans craindre la banqueroute qu'elle peut dompter les probabilités et cumuler les

pas adaptatives (p. 28), ainsi que des caractères corrélés d'un point de vue morphologique (p. 56) pour mettre en doute l'efficacité du processus darwinien. Cependant, il n'en réfute nullement l'existence : l'impuissance porte essentiellement sur son incapacité à produire de nouvelles espèces, car il l'accepte comme « un instrument collatéral » de l'évolution et non principal (p. 21 et 29) ; c'est une cause non de l'origine des espèces, mais de leur préservation (p. 35). Sur les thèses d'Eimer, voir tout particulièrement Gould 2002, p. 494-508.

¹²¹⁵ Les regalia qualifient des « insignes royaux » de la couronne en Angleterre selon le CNRTL.

¹²¹⁶ Gayon fait ici référence à la théorie neutraliste de Motoo Kimura.

¹²¹⁷ Gayon 1992, p. 420.

gains, soit les adaptations dans le monde biologique¹²¹⁸. Pour Mayr (1965, p. 45), c'est par sa capacité à produire de manière répétée, et donc cumulée, des combinaisons de gènes qu'elle se révèle créative. Aussi, Godfrey-Smith (2009, p. 49) perçoit que le caractère visiblement destructeur du processus darwinien s'évanouit pour laisser place à la créativité quand on « porte le regard [...] sur de plus grandes échelles temporelles. » En effet, les tests, additions et combinaisons de structures dont nous parlait Mayr nécessitent du temps. Enfin, Dawkins (1983, p. 422) associe clairement cette propriété à la formation de structures complexes : « La sélection cumulative est la marque distinctive de la biologie et, je crois, la force sous-jacente à toute complexité adaptative. » Toutes ces idées sont présentes dans un énoncé spéculatif de Darwin qui accorde à la sélection une forme d'omnipotence :

Quelle limite peut-on fixer à ce pouvoir, agissant durant de longues époques et scrutant rigoureusement la constitution, la structure et les comportements de chaque créature – favorisant ce qui est bon et rejetant ce qui est mauvais ? Je ne vois aucune limite à ce pouvoir¹²¹⁹ [...].

Que faut-il entendre derrière cette absence de limite ? Darwin nierait-il la contrainte de fer qu'exercent les lois physiques ou encore sa dépendance vis-à-vis d'une variation que la nature lui propose et dont elle dispose ? Nullement. Il est tout à fait conscient que l'expression de ce pouvoir est encadrée par des restrictions, mais il est potentiellement illimité. Examinons ces restrictions. Arthur Koestler (1978, p. 194) oppose le lamarckisme – ce qui inclut l'évolution culturelle –, qu'il soutient et pense cumulatif, au darwinisme qu'il croit n'être qu'accidentel. Il a certes tort de ne pas remarquer qu'ils ont en commun la cumulativité, mais il a raison d'affirmer que le lamarckisme, entendu au sens large, est bien plus rapide, notamment parce que les combinaisons adaptatives ne sont pas produites uniquement autour d'événements reproductifs séparés par de longs laps de temps. Pour sa part, Falconer (1992, p. 12) admet que les limites de la sélection dérivent à la fois de la quantité de matériaux qu'elle peut recombinaisonner – ce qui fait qu'il faut favoriser les croisements et diminuer la consanguinité pour l'alimenter –, mais surtout de la durée de son action. Aussi, ce temps ne servirait à rien sans un environnement relativement stable comme le remarque Van Valen (1976a, p. 188). Quoi

¹²¹⁸ Nous rappelions dans une note précédente (en section 2.3.1.3) cette citation célèbre de Huxley (1953, p. 44) qu'il attribue à Fisher sans nous en livrer l'origine exacte : « La sélection naturelle est un mécanisme générant un degré excessivement haut d'improbabilité. » De même, le frère d'Aldous déclare que « Chaque fois qu'une variation s'établit dans une nouvelle direction, les chances d'avancer davantage dans la même direction sont augmentées. » Ces deux formules signalent que c'est en vertu de son caractère cumulatif que la sélection « gravit le mont improbable » comme le suggère le titre de Dawkins 1996.

¹²¹⁹ Darwin 1859, p. 469. Cette hypothèse est précédée d'un passage sur l'omniprésence de la sélection. Aussi, il faut noter qu'elle est présente à deux endroits dans *L'Origine* avec de légères variations (cf. p. 109). Toutefois, on retrouve cette formule : *I can see no limit*, et dans les deux cas, elle est mise en regard de la sélection artificielle, et donc du caractère fluctuant ou borné des choix que font les humains quand ils l'utilisent, tout autant de limitations dont la nature ne souffre pas. De surcroît, elle dispose de plus de ressources et de temps.

qu'il en soit, l'argument de Darwin tient. À l'intérieur du cadre inamovible des lois physiques, et avec le soutien de ce « grand innovateur¹²²⁰ » qu'est le temps, la sélection peut en théorie tout engendrer, tant que cela bénéficie d'une manière ou d'une autre à la vie. Quand Darwin (1859, p. 206) nous dit qu'elle ne « produit pas nécessairement la perfection », il laisse la porte ouverte à des possibilités que l'on peut certes accueillir par la devise des Motier de La Fayette : « Et pourquoi pas ? » (*Cur non*). Pourtant, il ne s'agit pas d'une vaine spéculation. Fixer des limites *a priori* au pouvoir cumulatif de la sélection, c'est en donner à la vie, et de fait, c'est prédire l'hypothétique marche finale de l'évolution. Cela étant dit, il est plus utile de méditer les conditions qui circonscrivent l'application de son pouvoir, à savoir les spécificités de l'environnement et la constitution des organismes, et de manière cruciale la conjonction de leurs taux de changement respectifs.

5.2. Des déclinaisons de la sélection : par la nature, le sexe et par l'Homme

Considérons à présent les déclinaisons de la sélection. Dans une note de la section précédente, nous affirmions que l'énoncé de l'omnipotence de la sélection naturelle est toujours discuté en regard des limitations de son homologue qu'effectuent les hommes. Darwin (1859, p. 83-84) juge que les choix des éleveurs-cultivateurs sont centrés sur leurs bénéfiques et qu'ils sont souvent futiles, puisqu'ils s'exercent principalement sur des caractères superficiels, manquant ainsi des corrélations qui se révéleront problématiques, mais sont aussi fluctuants, ce qui ne leur permet pas de libérer toute l'étendue du pouvoir cumulatif de la sélection. En outre, ils ne disposent pas des temps géologiques pour l'amener à son plein développement, quoique leur prévoyance compensât partiellement cette restriction. Par cette critique, il entendait consacrer la supériorité des œuvres de la nature sur celles des humains. Quand on analyse la sélection artificielle, il paraît évident que l'objet de la sélection porte non sur des organismes en tant que tels, bien que l'éleveur n'utilise pas un autre *modus operandi* que la nature, à savoir la vie et la mort – ce qui inclut la reproduction, mais davantage sur des traits ou encore leur état futur. Nous rencontrons ici une dichotomie fondamentale qui structure notre intelligence du processus sélectif depuis *L'Origine*, mais c'est Sober qui lui a donné sa forme officielle (1984, p. 97 *sqq.*) en distinguant une sélection-de (*selection of*) qui

¹²²⁰ Bacon 1625, p. 109. De façon très instructive pour notre propos, il faut rappeler que Bacon discutait alors des innovations malformées comme le sont la plupart des créatures à la naissance. On a donc là une convergence manifeste avec une innovation qui est raffinée par le caractère cumulatif de la sélection.

se « rapporte aux *effets* d'un processus sélectif » procédant par la reproduction et la mortalité différentielles des individus sélectionnés, et une sélection-pour (*selection for*) qui « décrit ses causes » et incarnerait de ce fait le « concept causal par excellence » (Ibidem, p. 100). Mais est-ce vraiment le cas ? Ces deux concepts sont-ils séparés par un abîme si grand qu'on puisse parler d'un « monde de différence » (Ibidem, p. 88) comme le prétend Sober ? Chez l'agriculteur, la sélection-pour s'exerce sur des traits et dérive le plus souvent d'une intention identifiable, tandis que la sélection-de s'incarne par le choix des plantes arrachées, des animaux abattus ou encore leur préservation active par des soins qui leur sont prodigués, mais enfin leur reproduction qui est encouragée par divers artifices. Il y a là un ensemble de causes hétérogènes qui viennent servir la sélection-pour le trait considéré. Nonobstant cette hétérogénéité, il semble difficile de refuser toute nature causale au concept de sélection-de. Pour une philosophie naturaliste, la sélection dans la nature ne saurait procéder d'une intentionnalité. De là, cette conséquence remarquable : la sélection-pour y revêt toujours une dimension causale étant donné que la possession d'un caractère accroît contextuellement les chances de survie et de reproduction, mais elle n'est qu'une composante d'une sélection-de qui est primitivement causale selon le texte darwinien en ceci qu'elle agit « par la vie et la mort » de manière cumulative, alors que la sélection artificielle nous donne à contempler une situation inversée où la sélection-de, manifestement hétérogène, paraît subordonnée à une sélection-pour, en apparence homogène. Ainsi, la comparaison de ces deux sélections nous a permis de saisir une difficulté que présente d'un point de vue causal l'analyse du processus darwinien et que nous ne sommes pas actuellement en mesure de résoudre.

Peut-être est-il fécond de mettre en rapport les sélections naturelle et sexuelle pour en retirer quelques enseignements, si ce n'est une solution à la difficulté que nous venons de rencontrer. Depuis l'article de Hunter (1780) établissant la distinction entre des caractères sexuels primaires et secondaires, les travaux se sont multipliés pour rendre compte des différences de morphologie, physiologie et de comportement qui se rapportent directement ou indirectement à la reproduction. S'il est courant de faire dériver les seconds des premiers¹²²¹, et de les considérer ainsi véritablement secondaires d'un point de vue évolutif, il est tout aussi pertinent de leur accorder une place centrale dans la dynamique évolutive de certains groupes, ce que Darwin a compris mieux que nul autre¹²²² en théorisant l'existence d'une sélection

¹²²¹ En invoquant le caractère fondamental de l'anisogamie (e.g. Wilson 1975, p. 162) comme cause possible des différences dans les stratégies de reproduction (e.g. Trivers 1972).

¹²²² Toutefois, son importance et sa réalité font l'objet de vifs débats. Le lecteur intéressé pourra consulter la critique générale de Roughgarden (2004 ; 2007) et sa théorie de la sélection sociale, ou encore celle de Millstein

sexuelle que nous avons évoquée au chapitre IV¹²²³ et dont nous constaterons au chapitre X l'importance décisive pour notre espèce. Ce processus nous est en premier lieu introduit comme une variété de la sélection, puisqu'on la découvre dans le chapitre IV dédié à la sélection de *L'Origine des espèces*. Elle se traduit par une double sélection, avec d'une part la sélection intrasexuelle (cf. Darwin 1859, p. 87), consistant en la compétition des membres d'un sexe pour l'accès aux partenaires de l'autre, et d'autre part la sélection intersexuelle, qui se rapporte aux préférences d'un sexe pour des caractères que porte l'autre. Elle est aussi moins rigoureuse que sa contrepartie naturelle, puisque son résultat n'aboutit généralement pas à la mort, mais à l'absence ou le faible nombre de descendants (cf. Darwin 1859, p. 88 ; 1871, vol. I, p. 278). Aussi, elle présente un champ d'action moins étendu que la sélection naturelle car elle n'opère pas avant l'âge de la reproduction (Ibidem, p. 297). Comme nous l'avons vu la sélection sexuelle peut rendre compte d'événements de spéciation et induire la divergence même si la variation environnementale est limitée (Ibidem, p. 278-279). Enfin, l'opinion courante des savants est que la sélection naturelle domine la sélection sexuelle, ou encore qu'elles agissent en synergie¹²²⁴, bien qu'elles puissent parfois, et pour un caractère donné, se révéler indépendante l'une de l'autre, voire s'opposer¹²²⁵. Pour reprendre la grille d'analyse que nous a fournie Sober, on serait tenté d'affirmer que la sélection-pour se manifeste à travers la sélection intersexuelle, tandis que la sélection-de peut être identifiée aux résultats de la sélection intrasexuelle. Ce raisonnement semble fondé si l'on considère des sources de sélection-pour antagonistes, émanant d'une part de l'environnement et de l'autre part des préférences de l'autre sexe. Mais qu'en est-il pour des caractères qui signalent justement de manière générale la capacité de survie ? Les choses semblent limpides d'un point de vue dynamique : il se produit un renforcement synergétique, tandis que dans la situation précédente, un équilibre devrait se former. D'un point de vue causal, l'interprétation est moins aisée car les deux formes de sélection se fondent l'une dans l'autre, et cela est d'autant plus vrai qu'elles agissent de manière normalisante, puisque la sélection-de, effectuée

(2012) attaquant plus spécifiquement les arguments de Darwin (1871) sur la contribution de la sélection sexuelle dans la genèse des races humaines. Pour la défense des conceptions darwiniennes, lire Cronin 1991.

¹²²³ Comme cause de la diversité supérieure exhibée par certains groupes et donc de la divergence, mais aussi comme un facteur putatif d'extinction.

¹²²⁴ Nous pensons à des caractères qui donnent un double avantage dans la reproduction et la survie comme la force physique et l'intelligence, bien qu'il puisse toujours exister des situations qui viennent contredire cette intuition. Pour une discussion théorique, voir Darwin 1871, vol. I, p. 296 ; Fisher 1930, p. 130 et 140.

¹²²⁵ Un exemple d'indépendance est discuté par Husak *et al.* (2009) qui démontrèrent qu'un gain de force au niveau des mâchoires pouvait apporter un avantage chez des lézards pour la sélection intrasexuelle, mais qu'il ne procurait pas pour autant de bénéfices dans la lutte générale pour la survie. Un type d'opposition nous est donné par la théorie de l'emballlement fishérien (Fisher 1915). Cependant, son auteur admet que cet emballlement sera normalement contrecarré par la sélection naturelle, notamment exercée par des prédateurs contre ceux portant des ornements excessives, et qu'il en résultera donc une sorte d'équilibre (cf. Fisher 1930, p. 137).

dans les générations précédentes, semble expliquer la sélection-pour qui se réalise au présent. Que faut-il retenir de tout cela ? Si d'un côté, il paraît trivial mais fécond de penser l'action de la sélection de manière dynamique avec des causes qui tantôt s'opposent, tantôt se cumulent, on remarquera que notre conception de l'évolution semble incapable de distinguer clairement entre une sélection qui s'exerce sur des traits d'une autre qui cible des organismes. Il s'agit d'une difficulté majeure pour l'édification d'une théorie prédictive. C'est pourquoi il nous faut déterminer s'il existe un véritable objet de la sélection et percevoir en quoi ce problème informe de manière limitante notre conception de la *fitness* comme mesure du succès évolutif.

5.3. De la triade permettant de définir le niveau et les cibles de la sélection : hérédité, coopération et compétition

Dans cette section, nous considérerons trois facteurs qui semblent nécessaires pour spécifier le champ d'action d'une sélection qui paraissait impossible à délimiter lorsque nous la pensions omniprésente avec Darwin ou comme une instance de contrôle avec Gayon. Au chapitre IV, nous avons ressenti l'importance de la compétition à travers la mécanique du progrès, mais aussi de l'extinction, ce qui nous motive à l'étudier en premier. Aussi, il existe des raisons de principe pour la privilégier par rapport à la coopération et l'hérédité. Nous pourrions imaginer un univers où des entités sont forcées de coopérer pour survivre et l'on pourra toujours les hiérarchiser pour savoir lesquelles coopèrent le mieux, et si tel n'est pas le cas, il y a tout lieu de penser qu'un tel monde est figé et n'évolue pas. Ensuite, nous pourrions envisager un scénario dans lequel existent deux entités incapables de s'unir, d'avoir une descendance et sont dépourvus d'ancêtres, qu'on pourrait toujours les opposer pour savoir laquelle l'emportera sur tel ou tel critère, et si elles étaient égales, il s'agirait encore d'un monde qui est en quelque sorte figé. Enfin, dans un monde où il n'existerait qu'une seule entité, on ne conçoit pas qu'elle puisse être sélectionnée, à moins de la comparer avec une autre qui diffère de la première, mais vit isolée dans un milieu au demeurant identique. Quoi qu'il en soit, elle aura à surmonter les épreuves que lui propose son environnement pour s'y maintenir et comme la plante dans le désert chez Darwin (1859, p. 62), on pourra dire qu'elle lutte. Sans ces défis, elle aurait beau changer qu'on hésiterait à lui prêter une histoire et donc une évolution. Dans tous les mondes possibles que nous venons d'esquisser, une forme de compétition, et plus largement de lutte, semblait devoir émerger. Peut-être sommes-nous

prisonniers d'une conception agonistique de l'étant qui informe et verrouille la nature de nos récits, mais au moins nous ne doutons pas de son origine : elle provient nécessairement de la contemplation du monde organique. Notre intuition nous indique que toute histoire se résume à une lutte. Face à cette hypothèse métaphysique, nous sommes démuni. Du reste, il est probable que la question parente de son inéliminabilité dans l'histoire biologique le soit tout autant. Tout ce que nous pouvons faire c'est d'interroger le discours des savants sur la place de la compétition dans la logique de la sélection, sans s'arrêter à leur quasi-synonymie, pour tenter d'affiner notre jugement. D'emblée, on constatera que c'est l'ensemble du discours évolutionniste qui suit l'intuition que nous avons avancée. Pour Slobodkin (1964, p. 347-349), toutes les situations écologiques et évolutionnaires peuvent être comparées à un jeu, avec cette réserve que les règles ne sont pas clairement établies, ce qui n'empêche pas que le prix soit connu : « la seule récompense est de pouvoir continuer à y jouer¹²²⁶. » Dennett (1995, p. 55-56) pense l'évolution biologique comme une compétition sportive qui se répète, et comme dans tout événement sportif le hasard est de la partie, mais les répétitions de la compétition tendent à faire prévaloir les « talents » sur la « chance. » Il compare la situation avec un jeu de tennis, mais il est plus instructif de distinguer avec Sober (1984, p. 15 *sq.*) des contextes évolutifs qui s'apparentent à un match de tennis de ceux qui se rapprochent d'une partie de golf. Dans le premier cas, le score de l'un dépend et diffère du score de l'autre, tandis que dans le second, les deux compétiteurs pourraient bien avoir les mêmes résultats pour un parcours donné. En d'autres termes, ils peuvent obtenir la même valeur sélective, que l'on parle de la durée de vie ou du nombre d'enfants. Cela n'est pas sans rappeler une distinction qu'établit Godfrey-Smith (2009). Comme beaucoup de savants, il conçoit que la « sélection implique la compétition¹²²⁷ » mais il ajoute qu'on peut distinguer un sens faible – soit l'existence de valeurs de *fitness* différentes ou égales, c'est un peu la topique du terrain de golf, d'un sens fort, où les résultats d'un protagoniste influencent les résultats des autres comme dans un match de tennis (Ibidem, p. 50-51). Il y aurait lieu de distinguer encore l'évolution comme un concours et l'évolution comme un examen. La majorité des compétitions sportives se rapportent à un concours dans la mesure où elles sont classantes, mais à la différence d'un concours, le nombre de places n'est pas limité pour un examen. Sur le plan biologique, cela traduirait des situations pour lesquelles les ressources sont si réduites que ceux qui s'en emparent condamnent les perdants (concours), et d'autres situations où il

¹²²⁶ Slobodkin 1964, p. 348. De même, Price (1992, p. 25) affirme que le « prix » de la compétition c'est de voir ses gènes représentés dans le pool génique à la génération suivante, autrement dit de continuer à jouer le jeu.

¹²²⁷ Godfrey Smith 2009, p. 50-51. Cette affirmation est un véritable stéréotype de la littérature évolutionniste. On la trouve chez tant d'auteurs qu'il serait futile d'en faire l'inventaire.

s'agit simplement de passer au niveau suivant, autrement dit de survivre (examen). C'est donc dans le rapport complexe entre l'enjeu de la compétition (type de ressources et leurs limitations particulières), le barème des punitions et des récompenses (mortalité versus fécondité) que se dessinent localement les tenants et les aboutissants du jeu qu'envisage Slobodkin. En outre, il faut noter que la comparaison avec le golf présente le bénéfice de nous faire saisir que la compétition directe, au sens d'un affrontement quasi-physique entre deux partis en présence, n'est pas absolument requise, comme l'ont compris Dobzhansky (1937, p. 38) et Williams (1992, p. 25). Avec l'exemple de la plante dans le désert, nous comprenions déjà que la compétition abiotique était souvent un terme inadapté devant lequel il convient de préférer la lutte pour l'existence. Néanmoins, tout dépend de l'échelle temporelle que l'on envisage, car si deux organismes ne sont pas en compétition directe, peut-être que leur descendance le sera, ce que nous devons intégrer dans nos prédictions en considérant les ressources qu'ils consomment et celles accessibles pour leur progéniture lointaine, ainsi que l'état des écosystèmes du futur. Il faut donc que leur niche écologique respective les amène d'une certaine façon à se croiser.

L'écologie fut initialement définie par Haeckel (1866, livre 2, p. 286) comme « la science des conditions d'existence ». Il précisera d'ailleurs cette définition à l'occasion d'une conférence donnée à Iéna en 1869 afin qu'elle devienne une « science de la lutte pour l'existence¹²²⁸ » dans laquelle le mot lutte renvoie à de nombreuses interactions, tant positives que négatives, mais où la compétition domine l'ensemble du tableau. En outre, la niche écologique a été notamment définie en relation avec le concept d'exclusion compétitive qui dépend des espèces et des ressources en présence à l'occasion des travaux sur la dynamique des populations de paramécie par Gause¹²²⁹. De fait, c'est le degré de ressemblance générale entre organismes qui contraignait déjà l'intensité de la compétition pour Darwin¹²³⁰. Cette affirmation intuitive se heurte pourtant à plusieurs difficultés. Premièrement, elle ne permet pas d'anticiper dans quels cas la compétition prend le pas sur la coopération et inversement,

¹²²⁸ C'est la formule qu'emploie Cooper 2003, p. 4. La citation d'intérêt d'Haeckel est la suivante : « Par écologie, nous entendons l'ensemble des connaissances concernant l'économie de la nature – l'étude de la totalité des relations de l'animal, ce qui inclut à la fois son environnement inorganique et son environnement organique ; y compris, surtout, ses relations amicales et hostiles avec les animaux et les plantes avec lesquels il entre directement ou indirectement en contact – en un mot, l'écologie est l'étude de toutes ces interrelations complexes désignées par Darwin comme les conditions de la lutte pour l'existence. » Nous traduisons à partir de Cooper 2003, p. 4-5, voir également Egerton 2013, p. 229.

¹²²⁹ Cf. Gause 1934, voir aussi les définitions de Grinnell 1904 ; 1917. Sur le concept de niche et son histoire, nous avons profité de la lecture de Pocheville 2011. Pour notre part, nous avons déjà évoqué le rapport entre niche, compétition et divergence avec les travaux de MacArthur et Levins (1967), et Schluter (1994) qui l'éprouva par la voie de l'évolution expérimentale.

¹²³⁰ Cf. Darwin 1859, p. 121. Voir aussi Sober 1984, p. 189 ; Gayon 1992, p. 28.

puisque la coopération est fonction du degré de ressemblance résultant de la descendance commune dans les théories de la sélection de parentèle et de la *fitness* inclusive que nous serons amené à discuter. Deuxièmement, le degré de ressemblance globale ne rend pas compte de la compétition dans le cas de convergences. Troisièmement, la niche fondamentale, comme totalisation de l'ensemble des possibilités d'interaction écologique, et en particulier la compétition, peut différer de la niche réalisée (cf. Pocheville 2011, p. 903), sauf pour une entité hyperspécialisée. Ce dernier point est tout à fait crucial pour la modélisation à visée prédictive des interactions écologiques, puisque l'extension des niches spécifie leur degré de chevauchement et donc la compétition possible entre des populations que l'on peut formaliser par le paramètre α que Levins (1968, p. 51-52) reçoit comme une mesure de l'intensité de la compétition. Chez Gause, ce paramètre dérive des équations de Lotka-Volterra et représente donc l'influence de la croissance d'une population sur une autre. C'est pour cette raison que Godfrey-Smith (2009, p. 52) l'associe au « sens fort » de la compétition¹²³¹. Enfin, deux organismes peuvent se ressembler absolument, mais ils n'entreront pas en compétition si la ressource qu'ils consomment semble disponible en quantité quasi-illimitée, comme le remarque Williams (1966, p. 32) en prenant l'exemple de la molécule de dioxygène. Bien entendu, des organismes différents pourraient la capter et l'utiliser plus ou moins efficacement, mais cela n'abîme en rien la validité de l'argument. On peut même le généraliser pour affirmer que la limitation des ressources ne constitue nullement un axiome indispensable pour définir la sélection naturelle : celle-ci se manifestera tant que l'on observe une mortalité ou une fécondité différentielles qui reposent sur des différences de caractères héréditaires. C'est une opinion que soutiennent notamment David et Samadi¹²³², mais aussi Lewontin¹²³³. Leur raisonnement serait sensé si nous ne vivions pas dans un monde aux ressources limitées et dont certaines sont, comme le remarque précisément Lewontin (1970, p. 9), inélastiques, ce qui est le cas de l'espace. Or, c'est de manière projective que l'argument malthusien sur la tendance à l'hyperfécondité implique la limitation de ce type de ressources ;

¹²³¹ Pour le lien entre degré de chevauchement entre niches et la modélisation de la compétition par l'entremise du paramètre *alpha*, voir Pocheville 2011, p. 904 et 914.

¹²³² « Contrairement à l'intuition initiale de Darwin, la limitation malthusienne des ressources n'est donc pas une condition nécessaire à l'action de la sélection naturelle, si l'on définit celle-ci comme une modification déterministe des fréquences relatives des types au sein d'une population. » David et Samadi 2011, p. 99.

¹²³³ « Il n'est pas nécessaire, par exemple, que les ressources soient rares pour que les organismes luttent pour l'existence. Darwin lui-même a souligné qu'« une plante au bord d'un désert est censée lutter pour la vie contre la sécheresse. » Ainsi, bien que Darwin ait forgé l'idée de sélection naturelle à partir de la considération de l'essai de Malthus en rapport avec la surpopulation, l'élément sur la concurrence entre organismes pour une ressource en pénurie n'est pas indispensable à son argument. La sélection naturelle se produit même lorsque deux souches bactériennes se développent logarithmiquement dans un excès de bouillon de nutriments s'ils ont des temps de division différents. » Lewontin 1970, p. 1.

quant aux autres, notre monde darwinien en fournit une pléthore d'exemples que nous n'avons pas besoin de rappeler. Il faut donc conserver cet axiome, mais aussi le traduire dans nos simulations. Certes, l'évolution n'est pas toujours réductible à une compétition portant sur l'acquisition de ressources de sorte qu'on puisse la caractériser comme un « jeu à somme nulle » avec Leigh Van Valen¹²³⁴, mais il reste que l'on ne saurait délimiter une niche sans indiquer quelles ressources consomme une espèce. En outre, nous avons affirmé qu'il existait une relation non accidentelle entre l'axiome malthusien de croissance exponentielle des populations et la limitation des ressources. Or, il existe aussi une relation complexe entre la taille d'une population, mais encore son taux de croissance que l'on peut décrire par le paramètre malthusien, et l'intensité respective des différents niveaux de compétition possibles. Haldane remarquait notamment que la compétition abiotique et la compétition biotique interspécifique avaient tendance à prévaloir dans les petites populations, tandis que la compétition intraspécifique domine dans les plus grandes¹²³⁵. C'est là une proposition que nous aurons à cœur de développer dans la suite de cette thèse. Pour l'heure, il convient de rappeler que dans une précédente section (4.2.2.2), nous découvrîmes un lien fort entre l'intensité de la compétition et les rythmes de l'évolution. Ce fut le cas chez Darwin puisqu'il rapportait les forts taux d'évolution à la complexité des interactions écologiques qu'établit un organisme avec son environnement. Dobzhansky (1937, p. 283) remarque que ce sont les espèces pour lesquelles la compétition est la plus intense qui présentent des taux d'évolution élevés – c'est d'ailleurs le cas pour des animaux au sommet de la chaîne alimentaire¹²³⁶. Cela explique en grande partie que les taux de spéciation soient corrélés à l'intensité de la compétition¹²³⁷. De ce qui précède, nous retirons suffisamment de raisons pour affirmer au moins la centralité de la compétition dans la détermination du champ d'action de la sélection. Nous avons remarqué qu'elle se reconfigurait sans cesse : en fonction du degré de ressemblance, des spécificités et de la disponibilité des ressources consommées, mais aussi de

¹²³⁴ C'est une conception qu'il associe à l'hypothèse de la reine rouge et à un point de vue énergétiste sur l'évolution que nous examinerons au chapitre VII. Cf. Van Valen 1973 ; 1976a, p. 192 ; 1980 ; 1989 p. 13

¹²³⁵ Voir par exemple Haldane 1932a, p. 119 ; 1937b, p. 484. Pour un commentaire de cette référence, voir Gouz (2010, p. 315 ; 2013), grâce à qui nous avons tant appris, et notamment sur Haldane. Le citer ne saurait suffire à lui rendre l'hommage qu'il mérite. Il ne lira jamais ces lignes, mais nous tenions à l'honorer.

¹²³⁶ Chez ces espèces, la compétition interspécifique est somme toute limitée, bien que ce facteur puisse, quand il est fort, expliquer à lui seul des taux d'évolution importants. En revanche ce n'est pas le cas de la compétition intraspécifique et notamment en raison de la limitation des ressources pour les superprédateurs. À l'inverse, les espèces qui se trouvent en bas de la chaîne alimentaire, et tout particulièrement celles qui évitent par des défenses passives la compétition au sens large, par exemple une carapace, un camouflage, le fait de se cacher, ou qui se montrent impuissantes vis-à-vis de leurs prédateurs, présentent des taux d'évolution généralement faibles. Nous rediscuterons de ces régularités avec les travaux de Simpson. Enfin, les espèces qui vivent dans des milieux extrêmes où l'ubiquité présumée de la compétition est démentie (Van Valen 1976a, p. 192), présentent logiquement des taux d'évolution moins élevés.

¹²³⁷ Cf. Stanley (1975, p. 650), et Simpson (1944, p. 199 *sq.*) sur les causes d'évolution rapide ou « tachytélie ».

la taille des populations comme nous le notions dernièrement avec Haldane. Hardin (1959, p. 219) remarquait de même que les espèces qui n'ont plus de compétiteurs tendent à devenir leur propre compétiteur ; l'histoire humaine en porte le cruel témoignage. Il est peut-être temps d'admettre son inéliminabilité que nous recevions comme une hypothèse métaphysique au début de cette section. Pour l'auteur que nous venons de citer, c'est un axiome qu'il faut accepter : « on ne peut pas échapper à la lutte pour l'existence [...] elle peut seulement s'altérer dans les formes qu'elle revêt¹²³⁸. »

Quelle que puisse être la cible de la sélection, nous avons admis qu'elle se trouvera à un moment ou un autre en compétition avec des formes alternatives ou bien ses semblables. Commençons par préciser quelques termes en usage. On appelle le plus souvent « niveau de sélection » un ensemble d'entités biologiques qui peuvent être sélectionnées en fonction de leur constitution, sans préjuger de leur complexité et de leur position dans la hiérarchie biologique. Stipuler l'existence d'un niveau de sélection, cela revient à délimiter son champ d'action et ceux qui participent à la compétition. On confond parfois cette dénomination avec celle « d'unité de sélection », mais c'est une source de malentendus comme l'admet Samir Okasha¹²³⁹. En effet, l'unité de sélection désigne plutôt l'objet de la sélection ou encore la cible de la sélection. Selon Mayr (1997a, p. 2093), il s'agit bien des entités qui font l'objet de la sélection-de conceptualisée par Sober. Par ailleurs, Mayr n'apprécie guère le terme de cible de la sélection, considérant qu'une sélection qui fonctionne par élimination admettrait pour cibles ceux que justement elle épargne, contribuant à leur progrès. Il lui préfère le néologisme suivant : le « *selecton* » qui désigne « une entité discrète et un tout cohésif, un individu ou un groupe social, dont la survie et la reproduction couronnées de succès sont favorisées par la sélection du fait qu'ils possèdent certaines propriétés. » Ne voyant pas le bénéfice d'une telle appellation, nous nous en tiendrons aux termes bien établis d'objets et de cibles. Cependant, il

¹²³⁸ Hardin 1959, p. 219. Voir aussi page 273 où l'on retrouve l'idée qu'elle est « inéluctable » (*inescapable*). Pour Williams (1966, p. 33), le caractère inéliminable de la compétition est plus restreint : « aucun organisme ne peut échapper à ce que j'appelle la compétition reproductive. »

¹²³⁹ Le terme « unité de sélection » a été popularisée par Lewontin (1970, p. 1-2) : « de manière générale il est devenu évident que d'autres unités en dehors de l'individu pourraient incarner l'unité de sélection, et beaucoup de théories ont été produites pour rendre compte de la sélection à d'autres niveaux. » On voit bien qu'il le distingue nettement d'un niveau de sélection qui inclut justement ces unités. Quant à Okasha, il déclare que « Les expressions 'unités de sélection' et 'niveaux de sélection' ont engendré une certaine confusion. La convention suivante sera ici observée : si des entités à un niveau hiérarchique X sont des unités de sélection au sens de Lewontin, je dirai que la sélection opère 'au niveau X'. Le niveau de sélection est simplement le niveau hiérarchique occupé par les entités qui sont les unités de sélection. » La formulation est certes circulaire, mais du moins la distinction est clairement établie. Voir aussi Losos *et al.* 2014, p. 201 pour une déclaration similaire. Enfin, Godfrey-Smith (2009, p. 40) parle de « populations darwiniennes » (comprenez niveau de sélection), composées, vous l'aurez deviné, « d'individus darwiniens » qui peuvent être des organismes au sens classique ou toute autre entité appartenant à la hiérarchie d'organisationnelle que présente le vivant (voir p. 110).

faut noter que la définition de Mayr attribue des caractéristiques à l'objet de sélection que l'on retrouva chez d'autres auteurs. Gould (2002, p. 837-838) dit d'un individu qu'il présente un début discret ; une fin discrète ; une stabilité suffisante dérivant d'une cohérence de substance ou de forme qui permettent de l'identifier¹²⁴⁰. Ces précisions faites, nous pouvons présenter les différents niveaux de sélection qui sont discutés dans la littérature. Au chapitre IV, nous découvrons chez Darwin un pluralisme qui nous invitait à voir dans l'organisme, le groupe, la sous-espèce et ses synonymes, les espèces et les groupes d'espèces, autant de cibles légitimes de la sélection. De manière discutable, Ruse (1980) pense qu'il ne s'agit là que d'expressions : l'organisme est le véritable objet de la sélection dans la doctrine darwinienne. Il l'oppose à Wallace qui embrasse une sélection agissant sur les groupes que Darwin rejette fermement, sauf quand il s'agit de rendre compte de la genèse de nos facultés morales. Gayon (1992, p. 68-70) semble suivre cet avis, considérant que l'équivocité des formules, ou encore l'éclectisme qu'on attribue à leur auteur, n'est que la résultante d'un effet de citation et de décontextualisation qui retire au texte son unité doctrinale sur un sujet pour lequel Darwin se montre même « intransigent¹²⁴¹ ». Jean Gayon établit sa démonstration en considérant la récurrence de la formule qui signe le *modus operandi* de la sélection : « elle agit par et pour le bien » qu'il nous vient de compléter par des individus étant donné qu'elle « agit par la vie et la mort ». Mais quelle que soit la position darwinienne, le philosophe français nous semble avoir proposé une hypothèse audacieuse que nous sommes tenu de commenter. Derrière les fluctuations lexicales se cacheraient le véritable matériau de l'évolution darwinienne et en définitive l'objet fondamental de la sélection : ce sont « les variations qui sont sélectionnées » (Ibidem, p. 71). Gayon en veut pour preuve « l'hypothèse provisoire de la pangenèse¹²⁴² » qu'il faut interpréter comme une « atomisation des caractères transmissibles », ce qui fait de l'individu une « mosaïque de caractères¹²⁴³ ». Il est tout à fait fascinant de considérer que cette lecture de l'hérédité particulière préfigure certaines lignes de tension qui parcourent et animent le débat sur les niveaux de sélection. C'est notamment vrai pour les gènes en tant qu'objet de sélection, ce que nous allons prochainement examiner. Mais avant de commencer, il faut prévenir le lecteur de notre intention. Nous n'entendons pas discuter exhaustivement la

¹²⁴⁰ Gould conçoit que le critère de « stabilité » est assez vague, et il précise qu'il « amalgame » les concepts suivants : « changement » ; « délimitation et cohésion » ; « continuité » ; « fonctionnement ou organisation ». Voir aussi Gould et Lloyd 1999, p. 11906-11907. On y retrouve la mort et la naissance bien identifiables dans l'espace et le temps, mais ils ajoutent à ces critères l'isolement reproducteur pour signifier un analogue de la « délimitation » physique qui sépare un individu de son environnement, afin de l'appliquer spécialement aux espèces. Gould développe son concept d'individu sur la critique du concept d'organisme proposé par Hull 1978.

¹²⁴¹ Communication personnelle de Jean Gayon.

¹²⁴² Darwin 1868, vol. 2, chapitre XXVII.

¹²⁴³ Les deux dernières citations placées entre guillemets proviennent de Gayon 1992, p. 72.

longue série d'arguments qui furent présentés en faveur ou en défaveur de la réalité d'un niveau de sélection donné. Il s'agira seulement d'extraire de ce débat, au demeurant particulièrement embrouillé, les éléments qui pourraient informer la construction d'une simulation prédictive de l'évolution qui tend à la complétude.

Commençons par le plus bas niveau de sélection connu. Le sélectionnisme génique fut défendu de manière exemplaire par Williams (1966) qui rejette l'organisme et ses succédanés comme véritables cible de la sélection. En effet, les phénotypes et les génotypes sont des structures labiles qui ne peuvent servir de support pour une sélection qui procède de manière cumulative (Ibidem, p. 23). Pour sa part, le gène bénéficie d'une immortalité présumée de telle sorte qu'il est justifié de l'établir comme la cible principale de la sélection (Ibidem, p. 24-25). Au-delà des difficultés que pose son interprétation¹²⁴⁴, cette version de la théorie dans sa « forme la plus simple et la plus austère¹²⁴⁵ », rétive au pluralisme que l'on découvrira chez tant d'auteurs, structurera durablement les débats et influencera les évolutionnistes. C'est le cas de Dawkins qui soutiendra des conceptions fort similaires¹²⁴⁶. Gould tentera de retourner le cœur de l'argument défendu par Williams et Dawkins. Il n'ignore pas que la vue génocentrée de l'évolution a pour elle d'être toujours disponible (cf. Sterelny et Kitcher 1988, p. 360) ; le sélectionnisme génique est même un truisme si l'on pense en termes de sélection-

¹²⁴⁴ L'auteur considère d'une part que la sélection naturelle produit de l'adaptation (cf. supra) et qu'il faut de l'adaptation à un niveau pour s'assurer de son action, ce que l'on appelle parfois le « principe de Williams » (cf. Sober et Wilson 2011, p. 463, in Martens 2012, p. 498). Or, les adaptations qu'il admet se concentrent massivement au niveau des organismes, les autres propriétés ressemblant à des adaptations ne sont en grande partie que des produits dérivés (cf. Williams 1966, chapitre V). Comme les adaptations au niveau des gènes sont rares en dehors de la rétrotransposition ou de la capacité à distordre les résultats de la méiose, on est forcé de concevoir, tout comme Dawkins le fera, que les organismes-machines sont leurs adaptations, ou selon ses propres dires, du point de vue des gènes ou des groupes et si tant est qu'on reconnaît leur réalité sélective : « le corps individuel appartiendra au registre des tactiques employées dans la grande stratégie, et de telles tactiques seront employées uniquement lorsqu'elle contribue effectivement à la réalisation d'un but plus général » (Ibidem, p. 123). La suite du texte nous rappelle que ce grand but n'est autre que la survie des gènes ou des groupes. Ainsi, il y aurait à tout au moment une sélection-pour des machines qui assurent par leur vie et leur mot, la sélection-de qui s'exerce au niveau gènes ou des groupes (dans son texte l'expression *selection of* s'applique préférentiellement à des gènes ou des allèles et la *selection for* à des phénotypes). De fait, seule la durabilité supérieure des gènes nous prévient d'inverser le raisonnement, mais il reste qu'on peut les confondre aisément si l'on ignore le point de vue diachronique, c'est-à-dire l'antériorité des gènes sur les organismes, quoique cette perspective ne puisse pas être étendue à tous les gènes. Quoi qu'il en soit, cette difficulté n'est pas le fait de Dawkins, puisqu'elle est présente dès *L'Origine* dans la formule « par et pour le bien ».

¹²⁴⁵ Williams 1966, p. 270. Cependant, Williams assouplira sa doctrine dans son ouvrage de 1992, bien qu'il considérât toujours le gène comme l'objet principal de la sélection (Williams 1992, p. 10).

¹²⁴⁶ En effet, Dawkins (1976, p. 58-59) conçoit que les gènes présentent une immortalité théorique, c'est donc l'argument de la stabilité de Williams qui est réitéré, à cette différence près que les machines, construites par les gènes, remplacent le phénotype et le génotype, mais présentent bien la même fugacité. Dawkins (1978) leur préférera les répliqueurs, c'est là un prodrome de son ouverture vers d'autres cibles de sélection (cf. Dawkins 1982), un glissement vers le pluralisme qui fut remarqué et commenté par Sterelny et Kitcher 1988, p. 358.

de¹²⁴⁷. En effet, S.J. Gould déclare que ce sont de « bons enregistreurs » (c'est la logique du *bookkeeping*), car ils permettent d'établir facilement « des bilans comptables » à propos d'une séquence évolutive, mais ils ne nous donnent pas de discerner le bon niveau de sélection : « la comptabilité n'est pas la causalité ; la sélection naturelle est un processus causal¹²⁴⁸ ». Il y a derrière cette simple affirmation plusieurs critiques qu'il nous faut dégager. Premièrement, Gould pense que la sélection doit être effectuée par des « interacteurs¹²⁴⁹ », c'est-à-dire des entités qui interagissent « directement » avec leur environnement. Ainsi, les organismes doivent être reçus « comme les vrais agents dans la 'lutte pour l'existence'¹²⁵⁰ ». Énoncée de la sorte, cette thèse est au mieux ambiguë, au pis intenable. Elle est ambiguë puisque le terme d'interacteur s'applique à tout et n'importe quoi comme le remarquait en son temps Mayr (1997a, p. 2093). Elle est intenable, car il faut refuser aux réplicateurs toute contribution causale pour que la distinction avec les interacteurs fonctionne pleinement, et c'est ce qu'il fera : « Les réplicateurs sont importants dans l'évolution, mais dans un rôle différent, celui d'éléments de comptabilité. Ce ne sont pas des agents causals. » (Gould 2002, p. 858). C'est là une thèse outrancière qui le force à introduire la fausse précision que nous donnions plus haut : l'interaction doit s'effectuer « directement¹²⁵¹ ». De là, nous revenons au problème de l'ambiguïté car l'immédiateté de l'interaction est laissée à l'appréciation de chacun. Il eut été plus simple de s'en tenir à une thèse modérée énonçant par exemple qu'un gène ou des gènes sont causalement insuffisants pour représenter complètement un processus sélectif donné, et à plus forte raison une séquence particulière de l'évolution. C'est d'ailleurs une proposition tout à fait banale que l'on rencontre chez de nombreux auteurs¹²⁵². De manière corollaire, le génocentrisme devient la conception « la plus convaincante » toutes les fois que la relation

¹²⁴⁷ Cf. Sober 1984, p. 246, voir aussi chez Sober (1990) la thèse « triviale » du sélectionnisme génique qui sous-entend que l'on peut utiliser des séquences d'acides nucléiques pour représenter la totalité des processus sélectifs, et qu'il oppose à la thèse « substantielle » du sélectionnisme génique selon laquelle toute adaptation ou action de la sélection s'effectue au bénéfice exclusif des gènes.

¹²⁴⁸ Voir Gould (2002, p. 881) pour cette citation et pages 887-888 pour les deux précédentes.

¹²⁴⁹ Voir pages 867-868 pour la défense des interacteurs comme unité de sélection. Le concept d'interacteur fut originellement défini en opposition à celui de réplicateur par Hull (1980, p. 318) : « Réplicateurs : 'Une entité qui transmet sa structure directement en répllication'. Interacteurs : 'Une entité qui interagit directement en tant qu'ensemble cohérent avec son environnement de telle sorte que la répllication est différentielle'. »

¹²⁵⁰ Cette référence et la précédente sont tirées de Gould 2002, p. 863.

¹²⁵¹ D'ailleurs, l'auteur est contraint de se contredire : « les gènes n'interagissent généralement pas de façon directe avec l'environnement. » (Ibidem).

¹²⁵² Pour Godfrey-Smith (2009, p. 130 ; 2000), les gènes ne suffisent même pas pour leur propre répllication et c'est pour cette raison qu'il les qualifie de *scaffolded reproducers*, ce que l'on peut rendre en disant qu'ils sont des bâtisseurs qui nécessitent des échafauds. De même, il est trivial d'affirmer que la vue génocentrée est fautive si l'on considère que les gènes ont besoin au moins d'assistants moléculaires pour produire tel ou tel phénotype, mais encore du concours de l'environnement. À ce sujet, voir Keller (2000) et la longue série de livres grand public écrite par Lewontin et qui s'entendent comme des attaques continuées contre un génocentrisme qui incarne la place forte des thèses héréditaristes qu'il combat. On y trouve l'argument que nous venons d'énoncer sous différentes formes, voir par exemple Lewontin 1991, 2000, 2011 ; Rose, Lewontin et Kamin 1984.

entre le génotype et le phénotype est simple comme le remarque Okasha (2006, p. 172), puisqu'elle nous permet de confondre la sélection-de et la sélection-pour. Mais lorsque les gènes doivent interagir de manière significative avec d'autres gènes dans un même organisme (l'épistasie), ou dans leur environnement (e.g. la sélection fréquence-dépendante), on peut se rabattre sur un génocentrisme méthodologique qui assimile par commodité une population d'organismes à une population d'allèles¹²⁵³, bien qu'il puisse se montrer tout aussi insuffisant. Ainsi, la thèse de l'insuffisance causale des gènes se rapporte à la série de dépendances que nous venons d'indiquer. Chez Gould, elle s'inscrit plus largement dans sa critique du programme adaptationniste qui nécessiterait une « atomisation des parties¹²⁵⁴ » s'appliquant à des traits complexes, mais principalement aux gènes. S'il est raisonnable de reconnaître des contraintes qui invalident partiellement la conception de l'organisme comme une « mosaïque de caractères » (cf. Gayon, supra), il nous semble trompeur de ne pas voir dans le gène « un vrai acteur de l'évolution¹²⁵⁵ ». Certes, il n'est pas toujours capable de se séparer de ses semblables à l'image d'un atome, mais il l'est le plus souvent par ce pouvoir de recombinaison qui s'exprime à l'occasion de la reproduction sexuée et notamment lors des *crossing-over*. C'est là un pouvoir que nous avons reconnu comme la source principale de nouveautés (cf. 4.2.3.2). De plus, ces recombinaisons peuvent s'additionner sous la vigilance d'une sélection dont la créativité dérive de cette cumulativité. C'est pour toutes ces raisons que l'on doit regarder les gènes comme une cause absolument fondamentale de l'évolution.

Venons-en aux niveaux qui surplombent les gènes dans la hiérarchie organisationnelle. Faute de place, nous ne pourrions pas discuter ici des cas de sélection au niveau cellulaire à l'intérieur d'un organisme¹²⁵⁶. Quant au cas des unicellulaires, il se réduit le plus souvent à de

¹²⁵³ On en trouvera des exemples dans de nombreux manuels de génétique et des ouvrages grand public, e.g. David et Samadi 2011, p. 59-60. À ce propos, Gayon note que Fisher eut l'intelligence de distinguer l'action de la sélection au niveau génique que représente son théorème de la trame totale de l'évolution (cf. *l'incipit* de Fisher 1930), ce qui protégeait, quoiqu'imparfaitement, sa théorie d'un glissement du génocentrisme méthodologique à un génocentrisme ontologique qui peut, nous l'avons vu, toujours survenir. Voici d'ailleurs ce que Gayon (1992, p. 351) déclare à ce sujet : « 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. »

¹²⁵⁴ Cf. Gould et Lewontin 1979, p. 594.

¹²⁵⁵ Cf. Godfrey-Smith 2009, section 7.2. Nous avons choisi de traduire *player* par acteur.

¹²⁵⁶ Cependant, nous évoquerons la gestion des défauteurs à l'intérieur d'un collectif, ce qui peut s'appliquer aux cellules cancéreuses. Aussi, le lecteur intéressé pourra consulter le compte-rendu que fait Gould (2002, p. 282) de la théorie de la sélection germinale de Weismann, auteur dans lequel il perçoit un précurseur de la théorie hiérarchique qu'il défend, et qui lui semble requise pour affirmer la toute-puissance (*Allmacht*) explicative de la sélection naturelle. Pour une théorie qui donne la part belle au hasard et à la sélection des cellules à l'intérieur d'un organisme, voir encore Kupiec 2008.

la sélection au niveau organismique¹²⁵⁷ que nous avons suffisamment exposée, considérant qu'il s'agissait de la cible canonique de la sélection chez Darwin, mais on la découvrira chez des auteurs postérieurs pour lesquels elle cible non pas les gènes, mais l'organisme et son génotype comme un tout¹²⁵⁸. Outre la critique de Williams sur la brièveté des génotypes et des organismes qui revient à signifier leur extension temporelle limitée, on remarquera que les organismes, en ce qu'ils abritent une population de gènes, présentent une extension spatiale supérieure. De là, il vient que la sélection organismique peut délier tout autant que le génocentrisme, mais de manière différente, la sélection-de et la sélection-pour, étant donné qu'un gène pourra être sélectionné non pour sa contribution causale à la valeur sélective de l'organisme, mais en raison de sa simple présence dans l'organisme¹²⁵⁹. Cela se comprend fort bien si l'on saisit avec Sober et Shapiro (2007) que la sélection-de se présente à nous comme un concept extensionnel¹²⁶⁰, ce qui n'est pas le cas de la sélection-pour.

Précédemment, nous avons découvert que l'existence d'une sélection de groupe était déjà questionnée du temps de Darwin. Presque un siècle plus tard, les débats furent réactivés par les travaux de Wynne-Edwards (1962) et de Hamilton (1964). Le premier soutenait l'existence d'une authentique sélection en faveur des groupes à même de rendre compte de situations où la croissance d'une population est contrôlée, ce qui va à l'encontre d'une sélection sanctionnant positivement les organismes qui se reproduisent plus que leurs compétiteurs. Le second tenta d'expliquer l'ubiquité des comportements altruistes qui semblent également résister à une interprétation darwinienne classique ou plutôt à une règle implicite que Martens (2012, p. 492-493) nomme le « sacro-saint principe ». Pour le dire simplement, une adaptation, et en l'occurrence un comportement altruiste, doit profiter à celui qui la présente. Or, il est évident que des organismes se sacrifient au profit d'autres organismes. Afin de résoudre cela, Hamilton formula l'existence d'une sélection de parentèle (*kin selection*) à laquelle est associée une *fitness* inclusive¹²⁶¹. Ainsi, selon cette théorie les

¹²⁵⁷ Ici entendu comme synonyme de sélection agissant au niveau des organismes individuels.

¹²⁵⁸ E.g. Wright 1931, p. 101 ; Dobzhansky 1937, p. 101 ; Mayr 1983, p. 331, 1997a, p. 2092.

¹²⁵⁹ À l'instar des gènes qui font de l'autostop (*hitchhiking*), ce qui est corrélé au taux de recombinaison.

¹²⁶⁰ C'est-à-dire qui spécifie les objets auxquels s'applique une définition, ici le fait d'être sélectionné, et donc de survivre et se reproduire. Au contraire, on pourrait considérer que la sélection-pour est un concept intensionnel indiquant pourquoi telle entité a été sélectionnée. Cette remarque de Sober et Shapiro est précieuse, puisqu'on peut légitimement s'en servir pour penser les corollaires d'une définition plus ou moins fine de la *fitness* et c'est pourquoi il convient de déterminer si la *fitness* est effectivement une grandeur extensive.

¹²⁶¹ Hamilton 1964, p. 8. Sa définition et son calcul sont assez complexes et comme le reconnaît son auteur, elle est empreinte d'une certaine artificialité (Ibidem, p. 12 *sq.*). En effet, la *fitness* inclusive comprend la *fitness* individuelle, mesurée par le nombre de descendants, à laquelle on retire toutes les contributions, aussi bien positives que négatives de son environnement social à sa *fitness* personnelle, et que l'on augmente des bienfaits

comportements altruistes se produisent massivement en faveur de proches apparentés si tant est que leur coût global soit inférieur au produit des bénéfices apportés par ces comportements et du degré d'apparentement entre les individus concernés¹²⁶². Vu que dans l'interprétation d'Hamilton les comportements ont une base génétique, on pourra encore affirmer qu'ils se produisent pour le bien des gènes et non les groupes d'organismes auxquels ils appartiennent. Aussi, la théorie d'Hamilton (1964, p. 15) prévoit une sorte de calcul rationnel des gains et des pertes qui s'inspire évidemment du célèbre dilemme du prisonnier. De là vient une autre interprétation contradictoire que Sloan Wilson appelle justement « l'individualisme bon marché¹²⁶³ » : que l'on se montre altruiste ou égoïste, cela revient au même puisqu'au fond on agit dans notre intérêt. Pour surmonter cette difficulté, les théoriciens entendent distinguer un altruisme faible d'un altruisme fort¹²⁶⁴. Ayant examiné de manière rigoureuse cette option, Martens (2012, p. 519) conclut que l'altruisme faible, en ce qu'il implique de la réciprocité, n'est en fait qu'une « fausse instance d'altruisme » (Ibidem, p. 595) derrière laquelle on peut toujours démasquer une « forme déguisée¹²⁶⁵ » de sélection individuelle. Il faudrait donc envisager un altruisme fort, mais comment le pourrait-on autrement qu'en considérant des coûts si sévères qu'ils se traduiront assurément par une réduction non compensée de la valeur sélective des altruistes ? Ainsi formulée, la logique de l'altruisme fort fait cercle et se révèle défailante : les traits qu'on peut lui associer ne peuvent apparaître que s'il existe des bénéficiaires obligatoires. Autrement dit, l'entité qui les subira est déjà liée à une autre ou d'autres – comprenez un groupe – qui seront nécessairement et positivement affectées, sans quoi une telle configuration ne saurait perdurer sur la scène de l'évolution. Cela étant dit, il faut encore expliquer l'origine de ces groupes par des processus tels que la formation de plasmodes agrégés¹²⁶⁶ ou encore une séparation incomplète de répliqueurs cellulaires à l'issue d'une division cellulaire. Une fois cela fait, il convient de rendre compte d'un point de vue dynamique des forces de sélection possiblement antagonistes qui s'exercent en faveur du groupe néoformé ou des unités qui le composent. C'est ce que considère Martens (2012, p.

ou des dégâts qu'il a causé à la *fitness* des individus de son environnement social pondérés en fonction du degré d'apparentement. Le coefficient 1 est affecté aux clones, $\frac{1}{2}$ aux frères et sœurs, $\frac{1}{4}$ pour les demi-frères, etc.

¹²⁶² C'est la fameuse règle d'Hamilton qui s'écrit le plus souvent $rb > c$ où r désigne le degré d'apparentement, b les bénéfices, c les coûts. Cependant, le biologiste ne l'écrit pas de la sorte. Pour une inégalité approchante, voir Hamilton (1964, p. 15-16), mais aussi Hamilton 1963, p. 355.

¹²⁶³ En anglais *cheap individualism*. Voir le chapitre 7 de Sober (1994) écrit par David Sloan Wilson.

¹²⁶⁴ E.g. Okasha 2006, p. 192 *sq.* ; Martens 2012, p. 402.

¹²⁶⁵ Cette formule et ses variantes sont présentes à plusieurs endroits de l'excellente thèse de M. Martens, dont nous recommandons vivement la lecture. Voir par exemple Martens 2012, p. 413 et 425.

¹²⁶⁶ Martens (2012, p. 547 et 551) cite respectivement le cas des *Myxomycetes* et de *Dictyostelium discoideum* qu'il pense être des bactéries (cette erreur est répétée deux fois), alors qu'il s'agit pour le premier d'un groupe polyphylétique d'eucaryotes, et pour le second d'eucaryotes appartenant au taxon des Amœbozoaires, soit un groupe que l'on rangeait dans les Myxomycètes avant leur éclatement.

501) lorsqu'il se montre favorable à la proposition de Sober et Wilson (2011, p. 465) : il faut penser les cas où la sélection de groupe l'emporte sur la sélection individuelle. Or, il existe des tests expérimentaux de la sélection de groupe. Par exemple, Wade¹²⁶⁷ a mis en évidence les situations dans lesquelles cette dernière se révélera forte : existence d'une forte variance intergroupe, faible taux de migration qui réduirait possiblement la variance intergroupe¹²⁶⁸. Pour sa part, Williams (1966) a tenté d'établir une règle générale pour penser la force d'un processus dont on sait qu'il l'appréhende avec méfiance¹²⁶⁹. Voici ce qu'il propose :

Pour que la sélection de groupe soit aussi forte que la sélection génique, les coefficients de sélection devraient être beaucoup plus élevés pour compenser le faible taux d'extinction et de remplacement (*turnover*) des populations. Le renouvellement rapide des générations est l'un des facteurs cruciaux qui font de la sélection génique une force si puissante. Un autre est le grand nombre absolu d'individus dans des populations même relativement petites, ce qui nous amène à une autre difficulté majeure dans la sélection des groupes, en particulier au niveau des espèces¹²⁷⁰.

C'est là une interprétation décisive pour plusieurs raisons. Non seulement, elle peut être généralisée à différents niveaux de la hiérarchie biologique¹²⁷¹, mais elle semble bien plus

¹²⁶⁷ Cf. Wade 1977, voir le tableau 1 en section 2.4 sur l'évolution expérimentale.

¹²⁶⁸ Nous verrons que l'état de la variance intragroupe comparée à la variance intergroupe est un point focal des débats sur les conditions d'émergence d'une sélection de groupe. Sur ce point, voir Williams (1992, p. 20) qui considère un modèle dans lequel il faut un très fort lien de parenté dans un groupe, autrement dit une forte variation intergroupe et une faible variation intragroupe, ce qu'il pense être une condition rarement atteinte. On retrouve cette considération générale chez Losos *et al.* (2014, p. 197), et qui plus est, elle est appliquée à l'espèce humaine pour laquelle on considère que 85 % de la variation se condense à l'intérieur des « groupes », ce qui laisse penser à l'auteur qu'elle sera aussi rare dans notre espèce qu'elle ne l'est dans d'autres. Mais c'est là un argument peu concluant étant donné que l'on ne saurait fixer de manière non arbitraire un pourcentage précis en deçà duquel la variance intergroupe ne peut alimenter des processus de sélection de groupe. De plus, nous verrons au chapitre VI et X que l'évolution culturelle est susceptible de créer ou d'amplifier ces mêmes processus, quand bien même la variance intergroupe génétique serait relativement faible. Cette critique faite, il reste qu'un fort degré d'apparement crée bien les conditions favorables à l'apparition d'une forte sélection de groupe. Cela, Wilson le considérait en examinant l'eusocialité chez les insectes. Il ajoute (1975, p. 152) que si la sélection de groupe était assez forte chez les vertébrés, on observerait la survenue d'une eusocialité avec l'apparition de castes. Sans doute ignorait-il lorsqu'il écrivit ces lignes l'existence pourtant déjà bien documentée des rats-taupes nus (*Heterocephalus glaber*), qui est l'une des deux espèces de mammifères (donc des vertébrés) à présenter de l'eusocialité, avec dans ce cas des soldats, des nourrices, des mâles reproducteurs, et une unique reine reproductrice. Connaissant la formule de Wilson à propos du communisme : « Bonne idéologie. Mauvaise espèce », on peut se demander s'il est paradoxal qu'un groupe quasi-uniforme sur le plan génétique tende à former des castes, tandis qu'un autre très hétérogène désire supprimer ce qui chez lui n'en sont que de lointains analogues. Il est douteux mais pas impossible que la sélection de groupe puisse faire advenir par le bas (c'est-à-dire par l'uniformité génétique) une telle union des individus au bénéfice du groupe dans notre espèce, et qui ne soit autre que locale. Peut-être faut-il renverser la proposition de Wilson et dans ce cas, il faudrait créer des classes strictes et notamment reproductrice pour que le communisme, désormais « mauvaise idéologie » du point de vue des moyens et non forcément de la fin, s'applique à la « bonne espèce », c'est-à-dire la nôtre.

¹²⁶⁹ Conformément à la logique parcimonieuse qu'il s'est appliqué à suivre tout au long de son ouvrage, Williams (1966, p. 124) considère que la sélection de groupe, et les adaptations biotiques qui s'y rattachent, sont jugées comme des concepts « plus onéreux » que la sélection génique.

¹²⁷⁰ Ibidem, p. 115.

¹²⁷¹ « La sélection naturelle opère simultanément à tous les niveaux de la hiérarchie biologique, mais sa force, déterminée par le temps de génération à un niveau donné (*time cycle*) et la proportion de variation prise en compte, varie en ordres de grandeur d'un niveau à l'autre. » Stearns 1986, p. 23. *Time cycle* est à prendre comme un synonyme de *turn over* dans la proposition de Williams.

facile à paramétrer dans une simulation de l'évolution que certaines théories qui demandent des calculs alambiqués¹²⁷². Aussi, elle rassemble dans une formule unique des paramètres essentiels tels que la taille des populations, le temps de génération, et les écarts de *fitness*. Tout aussi significatif est le fait que cette présentation s'accorde harmonieusement avec la conception darwinienne d'une sélection omniprésente qui est constamment à l'œuvre et dont l'effet dépend de l'accumulation d'événements sélectifs. De plus, Williams semble indiquer que sa formule générale de la force de sélection implique non seulement qu'elle soit faible en vertu du long temps de génération que présentent les groupes (ou des populations), à moins qu'ils n'exhibent d'importantes différences d'un point de vue sélectif, mais cela s'applique aussi et pour les mêmes raisons aux espèces.

C'est une considération qu'il nous faudra garder à l'esprit puisque nous allons à présent examiner la réalité et les spécificités d'une sélection agissant au niveau de l'espèce. Bien avant ses travaux sur la théorie hiérarchique et la généralisation à tous les niveaux de la sélection, Gould proclamait déjà la réalité d'une sélection au niveau de l'espèce à l'occasion de ses publications sur les équilibres ponctués. Gould et Eldredge (1977, p. 148) conçoivent en effet que l'espèce est une « vraie unité » de l'évolution. Leur thèse vise à garantir une autonomie des processus de la macroévolution et donc leur irréductibilité à la microévolution contre ce que prévoyaient les partisans de la Synthèse Moderne¹²⁷³. Rappelons que la théorie des équilibres ponctués décrit une évolution s'effectuant selon un rythme majoritairement bimodal, avec des changements évolutifs rapides qui se concentrent autour des événements de spéciation¹²⁷⁴, suivis de longues périodes avec peu de changements apparents qu'on appelle des stases. En outre, ce découplage leur permet de rejeter la thèse extrapolationniste puisque

¹²⁷² Nous pensons à la *fitness* inclusive dont on ne voit pas comment elle peut être véritablement prédictive autrement qu'au sens faible, car il faut que les événements positifs et négatifs se soient déjà produits dans l'environnement social d'une entité donnée pour qu'on en établisse le bilan comptable. Bien sûr, on peut toujours considérer qu'ils surviennent de manière constante, mais le caractère artificiel du calcul qu'elle impose risque de compliquer la simulation. Cependant, et d'un point de vue grossier, on pourra considérer avec Martens (2012, p. 498) que « le fait qu'un trait maximise la *fitness* inclusive [...] nous permet de prédire sa trajectoire évolutive », mais l'on ne pourra pas finement prédire le devenir d'un altruiste dans un groupe indifférencié d'altruiste de la sorte, car il faut aussi spécifier les événements du monde à un grain plus fin, par exemple des interactions avec des prédateurs. Hamilton (1964) considéra la *fitness* inclusive associée à un cri d'alerte chez certains animaux. Or, il faut comprendre que le coût de ce cri dépend des caractéristiques de celui qui l'effectue, et notamment sa capacité à fuir le prédateur qui ne manquera pas de remarquer celui qui vient de le signaler.

¹²⁷³ Cf. Dobzhansky 1937, p. 16-17 ; Simpson 1944, p. 158. Pour une discussion plus récente, voir Stebbins et Ayala 1981. Enfin, il convient de consulter Gayon (1995) pour y lire une étude philosophique de la réduction appliquée aux processus évolutionnaires. Contre le réductionnisme des processus macroévolutifs aux processus microévolutifs, nous renvoyons le lecteur à Stanley 1975, p. 650.

¹²⁷⁴ Voir notamment Stanley 1975, p. 648 *sq.*

l'on peut établir une analogie entre le processus de spéciation et la mutation¹²⁷⁵ : c'est la règle de Wright¹²⁷⁶ qui prévoit que la direction prise par l'évolution lors d'un événement de spéciation n'est pas corrélée à la tendance que présentera une lignée sur le long terme, par exemple un accroissement de la taille selon la « loi de Cope ». Ainsi formulée, on peut supposer que l'extinction ou la prolifération différentielle des espèces-filles peut produire la tendance observée, et ce en opposition au gradualisme phylétique et l'anagenèse, laissant ainsi le champ libre à une sélection entre espèces¹²⁷⁷. Gould entend donc découpler les tendances actives au niveau microévolutif de celles présentes au niveau macroévolutif. Cependant, il faut remarquer qu'il ne nie pas qu'on puisse en principe les connecter¹²⁷⁸, et c'est pourquoi il a tendance à se replier sur un phénomène de dérive écologique agissant au niveau de l'espèce et qui serait d'autant plus important que le nombre d'espèces en présence serait faible (cf. Gould 2002, p. 1029). Qu'il ait raison ou non cela n'interdit toujours pas que l'on rende compte de l'extinction et de la prolifération différentielles des espèces-filles en invoquant des caractères exhibés au niveau des organismes. Nous en suggérons quelques-uns lors de notre étude des facteurs d'extinction. En effet, la taille de l'aire de répartition, comme protection contre l'extinction, est notamment fonction des capacités de dispersion et de la valence écologique (Jablonski 1987 ; Raup 1994, p. 6761). Quant à la mortalité différentielle d'une espèce vis-à-vis d'une autre, elle est entièrement réductible à la mortalité des individus qui la composent (cf. Gould 2002, p. 1001 *sqq.*). En conséquence, Gould est forcé d'admettre l'existence de caractères propres aux espèces pour soutenir son découplage entre les niveaux

¹²⁷⁵ Voir tout particulièrement dans le tableau de la macroévolution (Gould 2002, p. 1001 *sqq.*), la comparaison entre ces deux processus que nous redonnons : « 2a. Raison de l'absence d'orientation de la variation comme condition de fonctionnement de la sélection. [Au niveau de la microévolution] Intrinsic à la nature des mutations, qui n'a pas de rapport avec les besoins de l'organisme [Au niveau de la macroévolution] Pas de raison nécessaire ; les bénéfiques adaptatifs enregistrés par les organismes représentent souvent des avantages pour les espèces. Cependant, le contexte adaptatif d'apparition des nouvelles espèces par sélection n'est généralement pas corrélé à l'orientation de la tendance évolutive. »

¹²⁷⁶ Cette règle, dont nous démontrerons l'ambiguïté, apparaît de manière répétée dans toute l'œuvre du paléontologue américain, avec des reformulations, des précisions et corrections qui traduisent selon nous une intuition théorique qui ne s'est jamais clairement fixée, et, plus grave, qui n'a jamais été dûment éprouvée, alors que l'auteur demande depuis vingt-cinq ans qu'on la teste et ne peut citer qu'un nombre limité de phénomènes macroévolutifs qui semblent la vérifier (cf. Gould 2002, p. 1022 *sq.*). Pour une vue d'ensemble des différentes apparitions de la règle de Wright dans le corpus gouldien et sa toute première version chez Wright, il convient de lire Wright 1967, p. 120 ; Gould et Eldredge 1977, p. 132 et 148 ; Gould 1977b, p. 286 ; Gould 1980b, p. 125 ; Gould 2002, p. 1001 *sqq.* et 1022 *sq.*

¹²⁷⁷ Cf. Gould et Eldredge 1977, p. 148. Corollairement, cela invaliderait la théorie de Van Valen qui prévoit que le risque général d'extinction ne soit pas lié à l'âge d'un groupe. Avec des événements de spéciation rapide, on doit s'attendre à un écrémage précoce des espèces nouvelles parce qu'elles sont maladaptées ou malchanceuses, ce qui est d'autant plus compréhensible si l'on considère que ces jeunes espèces n'ont qu'une petite population, vu qu'il s'agit d'un facteur de risque comme nous l'avons annoncé dans le tableau 2. Enfin, cette rapidité du changement concentré sur de petites périodes expliquerait que l'on ne retrouve pas de fossiles pour toutes les formes de transition. Cela permet d'expliquer à nouveaux frais cette difficulté qui gênait Darwin au chapitre IX de *L'Origine des espèces* portant sur l'imperfection des archives fossiles.

¹²⁷⁸ Cf. la comparaison entre mutation et spéciation faite dans une note de la page précédente.

hiérarchiques. Or, quand on consulte la littérature, on découvre que le caractère le plus fréquemment proposé est la distribution géographique (e.g. Losos *et al.* 2014, p. 586) qui s'explique d'une part en invoquant des propriétés présentes chez les organismes (cf. supra) et d'autre part l'état local de la compétition permettant à l'espèce-fille de réoccuper une zone plus grande ou plus petite que celle de l'espèce-mère. D'ailleurs, Gould a dû abandonner la recherche de ces propriétés émergentes au profit d'une *fitness* émergente dont nous discuterons prochainement les mérites¹²⁷⁹. D'ici là, il paraît plus raisonnable de rejeter les conceptions confuses de Gould pour considérer que la sélection entre espèces peut se réduire à la constitution de ses membres comme aux caractéristiques du milieu qu'ils occupent. Outre la modélisation des situations qui favorisent la formation de nouvelles espèces¹²⁸⁰, on pourrait plus facilement intégrer la sélection entre espèces comme un résultat attendu dans une simulation globale de l'évolution si l'on suit l'opinion de Mayr (1997a, p. 2092) selon laquelle la sélection entre espèces, mais aussi à des niveaux supérieurs, peut se saisir comme « une sélection d'individus d'espèces différentes ». Reste à savoir dans quelles situations elle se révélera puissante. C'est justement ce que Fisher a médité en mobilisant un argument analogue à celui de Williams sur les facteurs modulant l'intensité de la sélection de groupe :

L'insignifiance relative de ce facteur évolutif [la sélection interspécifique, NDA] semble découler de manière décisive du nombre d'espèces étroitement apparentées qui, en fait, entrent en compétition, par rapport au nombre d'individus d'une même espèce ; et de la durée beaucoup plus longue de l'espèce par rapport à l'individu. Tous les caractères attribués à une sélection interspécifique devraient bien sûr caractériser, non pas des espèces, mais des genres ou des familles entiers, et on peut douter qu'il soit plausible de désigner un tel caractère, à l'exception peut-être de la sexualité¹²⁸¹.

Laissons de côté la question de la reproduction sexuée que nous réservons au chapitre VI où elle sera comprise comme une composante de l'évolutivité pour faire les deux observations suivantes. Premièrement, il n'est pas nécessaire que les espèces soient étroitement apparentées pour qu'elles s'engagent dans une compétition ; les convergences écologiques peuvent mettre

¹²⁷⁹ E.g. Gould et Lloyd 1999, p. 11908 ; Gould 2002, p. 936. Déjà Williams (1966, p. 252-253) considérait que l'espèce, contre la définition des individus que nous avons présentée plus haut, ne présentait ni unité, ni adaptation spécifique que l'on pourrait concevoir comme des traits émergents propres à l'espèce. Quant à Maynard Smith (1988, p. 140), il cite comme possible trait émergent la capacité de dispersion, ce que nous avons amplement réfuté, mais aussi la reproduction sexuée qui permet d'évoluer plus rapidement.

¹²⁸⁰ Soit la divergence résultant de la compétition (cf. chapitre IV), mais aussi l'évolutivité (cf. chapitre VI).

¹²⁸¹ C'est un *addendum* que l'on trouve uniquement dans la seconde édition de *The genetical theory of natural selection*, cf. Fisher 1958, p. 49-50. Voir aussi Fisher (1930, p. 121) où un argument similaire est considéré. Maynard Smith (1989, p. 248) conçoit également que l'on puisse réduire la sélection entre espèces à de la compétition entre individus d'espèces différentes, en prenant l'exemple de deux espèces de lézards dont l'une est meilleure que l'autre pour attraper des insectes, mais la situation lui paraît radicalement différente si l'on met en présence une espèce parthénogénétique et une autre à reproduction sexuée. En cela, il rejoint la position de Fisher. Enfin, nous avons présenté une des rares expériences de sélection interspécifique dans le tableau 1 de l'évolution expérimentale. Pour mémoire, rappelons que ses résultats démontrèrent la faiblesse de ce processus. Toutefois, ses auteurs (Park et Lloyd 1955) considérèrent qu'il ne fallait pas les extrapoler.

côte à côte des formes de vie distantes sur l'arbre phylogénétique, et du reste, nous avons exposé au chapitre IV quelques exemples historiques de remplacement de faunes et de flores qui semblent s'élucider principalement par la supériorité compétitive, bien que l'on ne puisse exclure que des facteurs environnementaux, tels que des changements climatiques ou des catastrophes, contribuèrent au bon succès des groupes devenus dominants. Deuxièmement, il est inepte d'associer tous les caractères bénéfiques à des rangs supraspécifiques et de les restreindre à la reproduction sexuée. Contre notre première remarque, il est aussi utile de distinguer quels sont les groupes apparentés qui possèdent un caractère donnant un avantage présomptif dans une interaction écologique particulière ou encore de manière générale, et ce quel que soit leur rang taxinomique.

À lire nos précédentes remarques, on pourrait croire que nous résumons tous processus de sélection à la possession de caractères, que ceux-ci soient hérités ou acquis de manière convergente. Non que nous envisagions de théoriser une sélection sur des grades ou des groupes polyphylétiques, mais il faut bien considérer ce qui fonctionne dans la lutte pour l'existence et ce en dépit de l'apparentement. Cependant, l'on ne saurait être toujours assuré de la validité d'un tel raisonnement : entre deux entités ayant acquis un même caractère par une convergence affectant l'une ou les deux, il est parfois difficile de déterminer si c'est uniquement ce trait, ou sa synergie avec d'autres, qui s'est révélé décisif dans la compétition biotique et abiotique. Pour éviter cet écueil, on préférera comparer la valeur sélective qui diffère entre deux groupes-frères, ce qui ne sera pas universellement applicable. Aussi, dans les lignes qui vont suivre, nous allons discuter de la sélection entre taxons au sens large, comme de la sélection de clades, qui est d'ailleurs plus courante dans la littérature.

Comme nous le disions, il y a de bonnes raisons de penser que des caractères partagés apportent des avantages décisifs¹²⁸² : nous pensons à la diversification des insectes qui s'explique par des traits leur assurant un fort potentiel évolutif, notamment en ce qui concerne le réarrangement de leurs pièces buccales, leurs capacités de projection et d'esquive accrues par le vol¹²⁸³, mais encore leurs interactions, tant positives (e.g. mutualisme) que négatives (e.g. consommation, parasitisme), avec les angiospermes. Du point de vue des plantes à fleurs cette association a été nettement bénéfique si l'on pense qu'elle a décuplé leur aptitude à

¹²⁸² Nous empruntons les deux exemples suivants à Williams 1992, p. 34.

¹²⁸³ Nous parlons ici des ptérygotes qui n'ont pas perdu ce caractère. À ce propos, il est raisonnable de croire que les néoptères aient acquis un avantage sur les autres insectes volants justement en raison de leur capacité à replier leurs ailes, ce qui diminue notamment le risque qu'elles soient abîmées ou qu'elles constituent en dehors du vol une surface gênant le mouvement et qui donne plus de prise à d'éventuels prédateurs.

effectuer la fécondation croisée (allogamie) par l'entomogamie et leur capacité à disperser au loin leurs graines par l'entomochorie. Étant donné que ces caractères peuvent être acquis de manière convergente, il conviendrait mieux d'invoquer une véritable synapomorphie de ce groupe, comme le carpelle, pour rendre compte de leur hypothétique supériorité vis-à-vis des gymnospermes qu'elles ont nettement remplacés au Tertiaire. Ces quelques exemples devraient convaincre tout un chacun de la réalité d'une sélection entre taxons ou entre clades et pourtant il n'en est rien. Gould (2002, p. 999) a exprimé des doutes à ce sujet, n'y voyant pas d'exemples probants, si ce n'est une sorte de tri indiscriminé (*sorting*), mais c'est là un sujet qui ne l'a pas autant intéressé que Samir Okasha (2003 ; 2006) dont nous allons examiner la critique. Pour Okasha, l'idée même d'une sélection de clade est illogique, puisque la descendance doit survivre (*outlive*) aux entités parentes. C'est une conséquence courante, mais non obligatoire de la reproduction, qu'il durcit et pense nécessaire pour qu'il y ait sélection : « Toutes sortes d'entités sont sujettes à la sélection dans un sens faible¹²⁸⁴. La sélection [...] est uniquement intéressante si on l'applique à des entités qui se reproduisent » (Okasha 2006, p. 214). Ainsi, un descendant doit être indépendant de ses parents, et donc leur survivre. Soit. Aussi, il attribue une autre incohérence à ce type de sélection en considérant qu'un clade est un groupe monophylétique qui ne peut admettre en son sein un groupe qui lui survive et le surclasse d'un point de vue sélectif étant donné que ce groupe appartiendra à ce clade (Ibidem, p. 213-214). Enfin, un clade ne se reproduit pas selon lui, et ce contrairement à une espèce (Ibidem p. 213-214). Ces arguments nous laissent perplexes. D'emblée, nous serions tenté d'affirmer qu'une espèce, en cas de spéciation, ne se *reproduit* pas dans sa totalité : seule une sous-population de l'espèce-mère dans les différents scénarios classiques¹²⁸⁵ va engendrer une nouvelle espèce, et qui plus est, elle ne va pas « survivre » (*outlive*) forcément à l'espèce parentale, puisqu'elle peut se retrouver après séparation, notamment en raison d'une barrière géographique, en compétition avec cette dernière. Mais considérant qu'il s'agit là d'une sélection entre espèces, Okasha ne rejette pas ce que nous venons d'avancer, bien qu'une partie de sa démonstration ait été invalidée. C'est pourquoi nous l'amènerions à considérer dans un clade deux organismes-frères, par exemple des asexués que nous appellerons *A* et *B*, dont l'un acquiert une mutation transmissible qui offre de meilleures chances de survie à sa descendance ou une autre qui offre à sa descendance de se diversifier en conquérant de nouveaux milieux. Ne serait-ce pas là une raison pour accepter l'existence d'un nouveau clade en raison de cette synapomorphie que ne possède pas le

¹²⁸⁴ Comprenez qu'elles présentent des différences de mortalité et de fécondité les unes par rapport aux autres.

¹²⁸⁵ Il s'agit des modes de spéciation sympatrique, allopatrique, parapatrique, et enfin péripatrique.

groupe-frère¹²⁸⁶ ? Que répondrait Samir Okasha face à ces deux cas ? Considérant l'extinction différentielle en raison d'un caractère, il admet laconiquement que « C'est assez vrai. » Quand on lui objecte la prolifération différentielle d'un clade vis-à-vis d'un autre, il répond que « la sélection de clade, ainsi conçue, peut aider à expliquer des différences de biodisparité entre clades¹²⁸⁷. Les clades les plus adaptés sont ceux dont les traits amènent à présenter une plus grande biodisparité que d'autres¹²⁸⁸. » Voyant son argumentation s'émietter, il en vient à saborder sa logique : « Mais la cladogenèse ne se produit que lorsque les lignées d'espèces se divisent, ce qui signifie que les espèces-filles de *A* doivent laisser plus d'espèces-filles que celles de *B*. Par conséquent, la sélection des clades dans le sens suggéré est redondante – la sélection entre espèces convient parfaitement¹²⁸⁹. » Okasha l'a donc admis : la sélection de clades est juste puisqu'on peut dans certains cas la confondre avec la sélection d'espèces qu'il reconnaît comme un authentique processus. Que faut-il conclure de tout cela ? En premier lieu, la sélection de clades est un processus tout à fait cohérent, quelle que soit la force qu'elle puisse revêtir et qu'il convient d'évaluer empiriquement. Ensuite, nous affirmerions qu'il est regrettable de se laisser obnubiler par une intuition séduisante parce qu'elle prit l'apparence d'une faute logique, mais qui au fond ne se résume qu'à un jeu de définition sans consistance. Cet aveuglement, nous l'avons vu chez tant d'autres et nous craignons un jour d'y succomber. Il nous faudra faire preuve de vigilance pour ne pas faillir à notre parole, car nous ne voulons pas démontrer qu'il y a quelque chose de pourri au royaume de l'épistémologie¹²⁹⁰, mais bien que le danger guette.

Ainsi, les philosophes sont prompts à s'illusionner. Ce reproche n'est pas original. Jadis, Sober (1984, p. 5) l'adressa à Williams dont il respectait pourtant la hauteur de vue : « en essayant de percer le mirage de la sélection de groupe, je pense que Williams s'est laissé dupé par le mirage de la sélection génique. » Si Sober pense être capable de voir à travers ce mirage, c'est parce qu'il défend une posture réaliste vis-à-vis des niveaux de sélection. De manière générale, on peut considérer qu'il existe à tout moment un seul véritable niveau d'action de la sélection ou bien une pluralité. En outre, on pourra distinguer deux types de

¹²⁸⁶ La difficulté étant qu'un clade est défini de manière strictement rétrospective.

¹²⁸⁷ Nous traduisons ainsi *bushiness* car ce mot invite la représentation buissonnante de Gould (1989a, p. 44) dans laquelle la diversification se fait par le bas et non en partant d'un tronc central, mais l'on pourrait tout aussi bien parler de biodiversité.

¹²⁸⁸ Okasha (2006, p. 214-215) pour les deux dernières citations entre guillemets.

¹²⁸⁹ Ibidem, p. 215. Mais il ne s'agit plus de comparer des espèces une à une, mais des groupes d'espèces, et si elles sont apparentées, elles forment parfois des clades.

¹²⁹⁰ Nous détournons sans grâce Shakespeare 1603, Acte 1, scène 4.

pluralisme avec Okasha¹²⁹¹. Dans sa version faible, compatible avec le réalisme, il s'agit simplement d'affirmer que la sélection agit à plusieurs niveaux. Au contraire, un pluralisme fort sous-tend que les mirages ne peuvent se dissiper étant donné que pour une séquence évolutive, il existe plusieurs interprétations alternatives dont aucune ne parvient à éclipser ses concurrentes. C'est ce que considèrent Sterelny et Kitcher (1988, p. 359) lorsqu'ils affirment que « les cibles de la sélection [...] n'existent pas ». Leur instrumentalisme ne doit pas être entendu comme la négation de l'existence de catégories telles que les gènes et les populations, mais bien le refus de considérer la sélection naturelle comme une force dont on peut objectivement décrire l'action sur des entités bien identifiées. Un partisan de la sélection multi-niveaux pourra cependant leur faire considérer que les entités dont ils admettent l'existence n'ont pas toujours existé et qu'à l'époque reculée où des séquences d'acides nucléiques baignaient dans une « petite mare chaude¹²⁹² », il n'y avait qu'une sorte de sélection agissant sur ces molécules, et qu'il a fallu attendre l'apparition de nouveaux individus évolutionnaires afin qu'elle les prenne pour cibles. Ce qui revient à dire que d'un point de vue diachronique, le réalisme est une thèse plus convaincante que d'un point de vue synchronique, comme le remarque Samir Okasha avec beaucoup de justesse¹²⁹³. Au troisième chapitre, nous soutenions une perspective similaire suivant laquelle la causalité descendante que recevaient les émergentistes radicaux semblait s'évaporer. Pour un projet prédictif qui s'enracine dans le fonctionnement des entités de bas niveaux, il serait préférable d'effectuer la longue marche depuis l'origine de la vie pour éviter les mirages. Outre la formidable puissance de calcul qui serait requise afin que notre simulation rejoigne le présent pour effectuer le grand saut dans l'avenir, cette stratégie paraît assurément inadaptée puisque l'on dispose d'infiniment plus d'informations sur la Terre du présent que sur celle du passé. De fait, notre simulation, et en accord avec la métaphore des tunneliers, devrait démarrer avec des entités de haut niveau déjà traduites dans le programme comme des collections plus ou moins soudées d'entités de bas niveau présentant des comportements réguliers. Or, toute la difficulté consiste à représenter d'un point de vue causal la dynamique et l'interaction des entités de

¹²⁹¹ Cf. Okasha 2006, p. 125. Pour une discussion générale du pluralisme et de la sélection multi-niveaux, voir Huneman 2015a. Quant à Sober (1990), il offre des arguments contre l'adoption d'un pluralisme « fort », c'est-à-dire incompatible avec le réalisme.

¹²⁹² Nous reprenons la célèbre formule de Darwin dans une lettre adressée à Hooker et datée du 1^{er} février 1871.

¹²⁹³ Okasha 2006, p. 224. Cependant, il se montre prudent en considérant que durant l'apparition de nouveaux individus à l'occasion des transitions majeures que nous avons discutées au chapitre IV, il peut toujours exister des « cas limites » qui donneront prise à une interprétation pluraliste au sens fort.

haut niveau que l'on sait pourtant réductibles à celles de bas niveau. On risque d'aboutir à un pluralisme improductif où aucun « primat causal¹²⁹⁴ » ne peut être défini sans équivoques.

Il faut donc forcer le réalisme à entrer dans nos simulations. Par les ressources qu'elle met en jeu, la compétition semble tout indiquée pour porter la charge du réalisme. Après tout, il existe objectivement des terres à occuper, des molécules et de la nourriture à consommer, etc. Selon l'échelle envisagée, les entités n'entrent pas en compétition pour les mêmes ressources. C'est un fait. Reste à déterminer si l'importance que nous lui accordons n'est pas le fruit d'une autre illusion, un voile de Maya tissé à destination des biologistes. Il est vrai que nous avons exagéré à des fins rhétoriques sa prégnance métaphysique au début de cette section, mais il reste que nous avons admis à titre d'hypothèse de travail son caractère inéliminable en suivant les conceptions de Hardin. Ce qui ne veut pas dire que nous envisageons la nature comme « une lutte de tous contre tous¹²⁹⁵ ». S'il convient de donner toute la considération qu'ils méritent aux processus de coopération et de mutualisme en ce qu'ils relient des unités évolutives, il ne faut pas non plus les surestimer et « prendre ses désirs pour des réalités¹²⁹⁶ » comme le font parfois ceux qui écrivent de grands essais sur « l'entraide¹²⁹⁷ » sans percevoir que celle-ci, dans le cadre d'une sélection de groupe, est strictement contrainte par la compétition avec d'autres groupes ou des nécessités extérieures. D'ailleurs, les auteurs d'un ouvrage récent dont le titre peut se lire comme un hommage au livre de Kropotkine reconnaissent que la coopération peut émerger si les ressources se raréfient, ce qui n'exclut pas que la communauté d'intérêt formée puisse rentrer en compétition avec une autre pour leur contrôle¹²⁹⁸. Or, cette communauté d'intérêt ne peut se pérenniser uniquement en raison d'influences extérieures qui sont le plus souvent fluctuantes. C'est pourquoi il existe des mécanismes permettant de souder le nouvel individu évolutif. Premièrement, les évolutionnistes ont reconnu qu'à partir du moment où les entités qui coopèrent deviennent liées par la reproduction, comme à l'occasion d'une symbiose, on peut considérer que leurs intérêts sont alignés et qu'elles forment un nouvel individu

¹²⁹⁴ C'est déjà ce que considèrent certains partisans d'une vue hiérarchique du vivant qui doutent justement de l'importance du processus sélectif. Nous pensons tout spécialement à Noble 2012.

¹²⁹⁵ Hobbes 1651, p. 124.

¹²⁹⁶ C'est notamment l'opinion de Van Valen (1973, p. 21) qui discerne dans certaines défenses du mutualisme, qu'il pense, sans doute à tort, négligeable, l'expression d'une pensée désidérative (*wishful thinking*).

¹²⁹⁷ Cf. Kropotkine 1902. Voir aussi Roughgarden 2009. Même Gould (1988, 1993 pour la version française), dont la sympathie avec les mouvements marxistes et plus largement de gauche a été documentée, reprochait au prince anarchiste de ne pas comprendre ni l'importance, ni la logique de la lutte pour l'existence darwinienne.

¹²⁹⁸ Nous faisons référence à Servigne et Chapelle 2017 dont le livre s'intitule justement *L'entraide : l'autre loi de la jungle*.

évolutionnaire qui répond comme un tout à la sélection¹²⁹⁹. Deuxièmement, des mécanismes actifs ou passifs vont prévenir l'éclatement du groupe et assurer sa cohésion en punissant les éventuels défecteurs. Il s'agit par exemple de la division entre une lignée germinale et une lignée somatique, ou plus largement d'un goulet d'étranglement reproductif, de l'existence d'un système immunitaire, de la division du travail, l'apoptose, etc. Huneman (2013b, p. 160) les appelle des I-adaptations et leur attribue comme effet principal de former un nouvel individu en « limitant la compétition ou en assurant la clonalité ». Quant à Martens, il considère que ce type de mécanismes assure la transition vers l'organismalité ou l'état de super-organisme (2012, p. 648). Ils effectuent donc une déflexion, le plus souvent incomplète, du locus actif de la compétition de l'intérieur vers l'extérieur du groupe, ce que Godfrey-Smith appelle la « dédarwinisation¹³⁰⁰ ». Or, une espèce ne réprime pas suffisamment, voire pas du tout, la compétition en son sein (Gould et Lloyd 1999, p. 11909) de sorte que la lutte pour l'existence s'y exerce principalement entre ses membres, et secondairement avec des compétiteurs venant de l'extérieur, mais également des prédateurs ou des parasites. Ainsi, nous disposons en nombre d'arguments pour penser de manière réaliste une sélection multi-niveaux qui fonctionne à la manière des vases communicants : plusieurs compétitions sont actives en même temps, mais si un niveau tend à se vider, un autre tend à se remplir. Ce faisant, nous réduisons la sélection entre espèces et taxons de haut rang à de la sélection-pour la possession d'un ou plusieurs caractères permettant de contrôler telle ou telle ressource, et leur prolifération différentielle à une comptabilité, comme le faisait Gould pour les gènes.

Or, il semble crucial de discriminer les rangs taxinomiques dans une modélisation idéale pour établir un pareil bilan, mais aussi figurer l'alignement des intérêts dérivant d'une hérédité partagée et d'autres processus qui maintiennent la cohésion des entités dont on désire prédire le destin évolutif. Cependant, il ne sera peut-être pas possible de se montrer aussi réaliste pour la délimitation des unités taxinomiques que nous estimions pouvoir l'être pour la compétition. En effet, notre commentaire d'Okasha nous a amené à considérer qu'un clade et ses subdivisions étaient établis de manière rétrospective. Si un programme prédictif peut garder la trace de l'origine phylogénétique des taxons à venir, il ne peut en déterminer les futurs découpages à moins d'obéir à une règle dont nous ignorons le contenu. On pourrait certes fixer des degrés de ressemblance génétique, ou la possession d'un nombre

¹²⁹⁹ L'alignement des intérêts est une formule que l'on retrouve à différentes reprises dans la thèse de Martens (2012) ; elle provient de l'économie. Sur l'importance du lien reproductif qui s'établit lors d'une transition vers la symbiose, voir Van Valen 1973, p. 21 et Williams 1992, p. 55.

¹³⁰⁰ Sur les mécanismes de réduction-déflexion de la compétition, voir Godfrey-Smith 2009, p. 121 ; Martens 2012, p. 605 ; Okasha 2006, p. 223.

d'autapomorphies, mais l'on évitera difficilement de tomber dans le règne de l'arbitraire. C'est là un problème crucial vu qu'une lignée peut aboutir à la formation d'un nouvel individu évolutionnaire, comme elle peut engendrer un ensemble de lignées. Dans un cas comme dans l'autre, le réalisme des ressources ne sera possible que si l'on sait délimiter à différentes échelles une séparation entre des entités évolutionnaires et leur environnement. Malheureusement, dans cet environnement sélectif figurent également les groupes-frères plus ou moins éloignés des descendants de la lignée étudiée. Nous sommes en face d'un double problème : pour penser des niveaux de sélection de manière objective, il faut établir des distinctions claires entre environnement et niveau de sélection, mais aussi à l'intérieur d'un niveau qui a valeur d'environnement pour les unités qui le composent. D'un point de vue synchronique, une telle opération peut être facilitée par le réalisme de la compétition, ainsi que la plus ou moins grande cohésion des unités en présence, mais cela ne résoudra pas certains conflits relatifs à la composition des différentes dynamiques. Pis, d'un point de vue diachronique et prospectif, il faut que le programme produise lui-même un tel découpage sans qu'il soit arbitraire. Nous sommes en présence d'une série de difficultés presque insurmontables et nous ne les avons qu'à peine effleurées. Nos pistes pour penser la dynamique d'une sélection multi-niveaux sont confuses mais l'on sent bien qu'il s'agit de produire une partition rationnelle entre des échelles d'organisation et les conjuguer d'un point de vue dynamique pour ensuite projeter leurs évolutions respectives sur une dimension temporelle. Or, cela n'est possible qu'en disposant d'une métrique à même de peser l'action de la sélection sur ces différentes échelles. Et même si nous y parvenions, nous n'aurions pas fait un centième du chemin qui reste à accomplir étant donné que les spécifications d'une sélection multi-niveaux semblent toujours « faciles à énoncer, difficiles à mesurer » comme on peut le lire chez Losos *et al.* (2014, p. 197). Pour avancer dans la bonne direction, notre premier pas consistera à examiner l'outil de mesure dont nous disposons actuellement et qui n'est autre que la *fitness*.

5.4. Mesurer l'action de la sélection ? Une analyse de la dimension prédictive de la *fitness*

D'emblée, il convient de remarquer que l'on ne trouve pas chez Darwin une notion qui lui serve de support lexical à la mesure arithmétique des effets du processus sélectif. Une des rares expressions qui se rapporte un tant soit peu à notre conception moderne de la *fitness* est énoncée au chapitre III de *L'Origine des espèces* : « j'utilise le terme lutte pour l'existence dans un sens large et métaphorique, ce qui inclut la dépendance d'un être à un autre, et, plus important, non seulement la survie d'un individu, mais aussi son succès à laisser une descendance¹³⁰¹. » En outre, on trouve chez Darwin des expressions récurrentes traduisant la « plus grande chance » que détiendraient en lien avec ce succès certains organismes du fait de leur constitution. Elles préfigurent la dimension probabilitaire de ce succès attendu dans la lutte pour l'existence qu'incarnent certaines versions présentement en usage de la *fitness*¹³⁰². À notre connaissance, la première utilisation du mot de *fitness* associée à la sélection naturelle se rencontre dans l'œuvre de Spencer où l'on peut lire ceci : « C'est à [Darwin] que l'on doit la découverte que la sélection naturelle est capable de produire une adaptation [*fitness*] entre les organismes et leurs circonstances¹³⁰³ ». Ainsi, la *fitness* au sens général d'être adapté est le produit de la sélection naturelle, ce qui se vérifiera en partie avec la *fitness* contemporaine. Poursuivons notre enquête sur les premières occurrences de ce terme. Chez Pearson (1900, p. 446), l'idée de *fitness* apparaît dans un passage consacré justement au succès reproducteur :

Ici, je pense que nous devons considérer la fertilité non pas comme simplement associée à des caractères purement reproductifs, mais entrevoir, en toutes situations, la fertilité nette comme étroitement associée à la santé, à la *fitness* et à la vigueur dans l'ensemble des organes et des caractères qui forment l'individu. [...] À chaque fois que l'environnement produit un certain type par voie de sélection naturelle, elle associe à ce type une fertilité maximale. La différenciation du type connote une différenciation de fertilité.

Dans cet extrait, on remarque que la *fitness* apparaît presque discrètement encadrée par d'autres caractères d'importance qui sont corrélés au succès des organismes (la vigueur, la santé), mais contrairement à ces caractères, le mot est assez vague pour s'appliquer à une

¹³⁰¹ Darwin 1859, p. 62.

¹³⁰² Voici un exemple : « les individus possédant un quelconque avantage sur d'autres, même minime, auraient les meilleures chances de survivre et reproduire leur genre ». Ibidem, p. 81. Des formules similaires peuvent être lues en p. 88, et 90-91 pour le récit fictif mettant en scène des loups plus rapides et plus minces que leurs compétiteurs, voir aussi p. 92-94 ; 100 ; 104 ; 114 ; 127-128 ; 136 ; 235, etc. Il y est régulièrement question de la plus grande « chance de réussir dans la lutte pour l'existence ».

¹³⁰³ Spencer 1864, vol. 1, p. 446. Elle est précédée d'une courte réflexion sur le rapport entre sa célèbre formule et le principe de sélection naturelle. Notons que le mot de *fitness* apparaît une seule fois dans la première édition de *L'Origine des espèces*, mais il est utilisé dans le sens courant de l'époque qui signifie un comportement, une représentation qui « convient bien » tant du point de vue de l'ordre social, que sur un plan moral ou esthétique. C'est d'ailleurs ce dernier sens qui s'applique le mieux à cet endroit. Cf. Darwin 1859, p. 472.

grande variété de traits qu'il peut même amalgamer. C'est à notre sens un premier point qui rapproche la proto-définition de la *fitness* de celles que nous rencontrerons chez des auteurs plus récents. Pour sa part, Jean Gayon (1992, p. 252-253) propose une autre interprétation du texte dont nous n'avons présenté qu'un court extrait. Il pressent que Pearson est « au seuil d'un remaniement » décisif du concept de sélection, car non seulement celui-ci accentue l'importance de la fécondité contre des caractères qui étaient surévalués dans la lutte pour l'existence (la force, la longévité), mais qui plus est, il conçoit que la lutte pour l'existence se comprend comme une véritable synthèse, et pourrait-on dire, un compromis entre différentes influences. Jean Gayon a certes salué la modernité de cette appréciation et le fait que le mathématicien anglais ait tiré la sélection du « décompte macabre » qui était jusqu'alors le fondement de sa mesure pour y introduire clairement la fécondité, mais il regretta que le savant n'ait pas dépassé le stade de la « métamorphose verbale » alors qu'il en avait sûrement les moyens. Nous n'avons rien à retirer à ce que dit Gayon, mais nous ferons tout de même remarquer d'une part que Karl Pearson était bien conscient qu'une mathématisation de sa conception était requise¹³⁰⁴, et d'autre part que le philosophe français n'a pas suffisamment développé un autre élément remarquable du remaniement qu'il prête à Pearson. Certes, celui-ci promeut bien la fécondité différentielle contre une sélection que l'on avait tort de résumer à la seule mortalité différentielle. Comme le note justement Gayon (Ibidem, p. 252), la notion de *fitness*¹³⁰⁵ proposée par Karl Pearson enveloppe et transcende la simple fécondité, ce qui anticipe à notre sens les options des philosophes qui la pensent d'une certaine manière indéfinissable, et mieux : il effectue une distinction entre une « fécondité brute » et une « fécondité nette » qui prend en compte la part de la descendance qui survivra à l'âge adulte. C'est là une autre convergence remarquable avec certaines conceptions actuelles de la *fitness* : sa portée est étendue au-delà du seuil de la génération suivante pour se fixer sur le moment où cette génération s'apprête à son tour à enfanter. S'il avait persévéré, Pearson aurait conçu la première instance d'une *fitness* évaluant la persistance des entités sur le long terme.

Le concept de *fitness* conservera dans sa longue carrière ses marques de naissance : il nous projette dans l'avenir de manière probabiliste, résulte d'une synthèse d'influences, se rapporte à la fécondité, la mortalité et la persistance, mais sans clairement se réduire à aucun de ces termes. Sa traduction quantitative, dont nous allons discuter les modalités, devait rehausser le prestige d'une théorie purement verbale. Pour Dobzhansky (1937, p. 77), qui lui

¹³⁰⁴ « ...il semble possible de comprendre, même si l'argument demande encore une démonstration quantitative, comment le caractère fréquent tend à être associé à la fécondité nette maximale. » Pearson 1900, p. 446.

¹³⁰⁵ Nous appliquons des guillemets au mot de *fitness* car Gayon écrit aptitude à cet endroit de son ouvrage.

préfère néanmoins l'idée de « valeur adaptative », en ce qu'elle signe davantage les progrès de cette mathématisation, la *fitness* aurait littéralement permis au darwinisme d'accroître sa scientificité en l'extirpant des « métaphores qui furent plus pittoresques que précises, comme la 'lutte pour l'existence', et la 'survie du plus apte'. » Selon cette perspective, la théorie darwinienne venait de se doter de l'instrument qui permettra de faire taire certaines critiques et en particulier la suivante que nous tenons d'un adversaire du darwinisme : « La sélection ne peut être mesurée par des unités bien définies comme les millimètres, on ne peut la verser dans une fiole et la peser sur une balance¹³⁰⁶. » Mais est-ce bien le cas ? Huneman (2000, p. 702) nous affirme que penser la sélection comme une force ne « procure aucune intelligibilité si elle n'est pas couplée avec une loi qui exprime la mesure de son action ». Or, nous l'avons fait remarquer, le caractère nomique de la sélection reste suspect et la *fitness*, comme paramètre central d'une hypothétique loi permettant d'en connaître rigoureusement les effets, continue à engendrer des problèmes et des confusions semblables, si ce n'est pires que les métaphores précédemment mentionnées. Un siècle après les écrits de Pearson et la naissance de Dobzhansky, Huneman (2000, p. 703n) nous assure même qu'elle « concentre toutes les difficultés [...] pour faire de la théorie de l'évolution une théorie nomothétique » et que son calcul « demeure excessivement complexe¹³⁰⁷ ». Contre ceux qui affirmeraient que la *fitness* n'est qu'un « terme technique¹³⁰⁸ » ou « un critère simple pour distinguer les vaincus et les vainqueurs¹³⁰⁹ », Ariew et Lewontin (2004, p. 347) opposent un constat accablant : « Aucun concept de la biologie de l'évolution n'a été aussi confus et engendré une littérature philosophique aussi riche que la *fitness*. » Pourtant, des savants nous garantissent que la sélection et la *fitness* sont « inextricablement liées » (Mills et Beatty 1979, p. 282) de sorte que l'on puisse supposer que le concept de *fitness* en lui-même, ou encore notre incapacité à lui donner une forme achevée et rigoureuse, fasse stagner, voire régresser le développement de la théorie de l'évolution en général et de son pouvoir prédictif en particulier. Certes, on pourrait aussi considérer qu'en fait la sélection naturelle et le concept de *fitness* ne sont pas intimement associés ; que ses multiples versions ne sont en définitive que « des outils mentaux¹³¹⁰ », autrement dit « des descriptions inventées par l'Homme¹³¹¹ ». Mais c'est peut-être une option contreproductive comme le juge Rosenberg (1994, p. 157) :

¹³⁰⁶ Lima-de Faria 1988, p. xviii.

¹³⁰⁷ Huneman 2009a, in *Les Mondes Darwiniens*, p. 108-109.

¹³⁰⁸ Ridley 1996, p. 71.

¹³⁰⁹ Morange 2005, p. 191-192. On peut certes lui donner raison si on limite son usage à n'être que le compte-rendu de séquences évolutives aussi simples que courtes. Dans ces cas, la *fitness* est bien un instrument simple.

¹³¹⁰ Stearns 1986, p. 23.

Si nous nous prenions à traiter les attributions de *fitness* comme des fictions commodes [...] on tuerait le patient pour soigner la maladie [...]. En effet, cela reviendrait à dénier à la théorie de la sélection naturelle sa place en tant que théorie scientifique.

Il faut donc l'analyser avec attention afin de déterminer si les difficultés qu'on lui associe sont le résultat de nos limitations cognitives comme du mauvais usage qu'on en fait, ou si elle doit être réformée, voire purement et simplement abandonnée. C'est là un enjeu décisif pour notre enquête étant donné que c'est sur le concept de *fitness* que repose presque entièrement la charge d'une prédiction quantitative de l'évolution biologique. Quand l'adage annonce que le destin se lit dans la démographie¹³¹², on doit reconnaître que la *fitness* est bien tournée vers l'avenir. Elle serait même complémentaire du concept d'adaptation qui semble orienté vers le passé (cf. Sober 1984, p. 210). Mais ici apparaît un point de divergence dans la littérature. En fonction des auteurs et des situations qu'ils envisagent, la *fitness* semble tantôt uniquement prédictive, parfois elle est explicative, mais elle peut aussi réunir ces deux aspects pour ainsi se conformer à la thèse de la symétrie¹³¹³. Il faudra donc déterminer pour quelles raisons se produit cette dissociation. Au mieux, cette connaissance nous servira à la réformer afin que nous obtenions une loi de la sélection qui nous donne à tout moment de nous projeter dans l'avenir comme dans le passé. Au moins, nous obtiendrons des informations nous permettant de spécifier les limites de son utilisation, qu'elles se rapportent à la prédiction ou à l'explication. Si la *fitness* est bien connectée de manière intime à la sélection, nous possédons déjà une première hypothèse pour rendre compte de cette dissociation. Nous disions au début de ce chapitre que l'hypercontextualité de l'adaptation venait ruiner l'acquisition du statut de loi authentique par la sélection. Il est logique que la valeur sélective comme produit du mécanisme darwinien hérite de ce polymorphisme. Tout comme l'adaptation, la *fitness* d'un organisme est spécifique d'un environnement donné¹³¹⁴, elle est même doublement relative

¹³¹¹ David et Samadi 2011, p. 33.

¹³¹² L'adage « la démographie est le destin » est souvent attribué à Comte, mais nous n'avons pas trouvé dans les écrits de Comte cette citation.

¹³¹³ Voici quelques exemples. Pour David et Samadi (2011, p. 33) la *fitness* est utile pour « comprendre et prédire », elle est donc à la fois explicative et prédictive. Considérant la définition qu'en donne Medawar, Williams (1966, p. 158) en vient à admettre que la *fitness* ne peut être qu'explicative, sans quoi il faudrait l'associer au hasard. Sober (1984, p. 136) considère également une situation dans laquelle elle se révèle « non prédictive, mais uniquement rétrodictive. » Pour des présentations de la *fitness* qui mettent en avant son caractère prédictif, lire De Jong 1994, mais encore Losos et al. 2014, p. 194.

¹³¹⁴ Ce que rappelle Maynard Smith (1998, p. 38) avec l'exemple classique qui met en perspective la moindre valeur sélective des myopes dans la nature contre ces mêmes individus en temps de guerre, et si tant est qu'après avoir échappé à la mobilisation en première ligne, ils survivent au conflit. Pour sa part Darlington (1939, p. 129) va même jusqu'à considérer que la létalité ne doit pas être pensée comme un absolu d'un point de vue physiologique, mais seulement d'un point de vue sélectif qui prend en compte l'environnement dans lequel se trouve un organisme. C'est là une déclaration contre-intuitive, car l'on est tenté de croire qu'il existe des mutations si graves, qu'elles sont toujours létales, et réduisent de ce fait la *fitness* à zéro. Bien sûr, on peut tout encore imaginer que l'environnement inclut de possibles progrès technologiques, et notamment la médecine qui

puisqu'elle se rapporte à un environnement au sens restreint (les autres unités de sélection en compétition) et à un environnement au sens large (cf. Van Valen 1989, p. 3). De fait, on est en droit d'affirmer qu'elle ne désigne point une propriété intrinsèque d'une quelconque entité biologique, comme le fait remarquer Mayr (1954, p. 162-164) à propos des gènes. C'est là une perspective paralysante qui nous prohiberait de véritablement l'amender, mais nous autorise à lui reconnaître une universalité contrariée, puisqu'elle peut se définir globalement, bien qu'elle agisse toujours localement (cf. Abrams 2009). Cependant, la *fitness* n'est pas le seul concept scientifique qui présente une telle dualité. Après tout la vitesse des physiciens est aussi relative à un référentiel donné, mais on peut la définir dans l'absolu comme une distance divisée par le temps. Peut-être faut-il s'inspirer de leurs travaux pour lui forger une nouvelle unité ? Néanmoins, la situation est en réalité plus complexe. En effet, la *fitness* ne présente pas une unique dualité qu'il s'agira de surmonter. Signe manifeste de son polymorphisme extrême et de l'indécision conceptuelle qu'elle exhibe, la valeur sélective se décline selon une série de définitions qui se présentent par paires (cf. tableau 3). Si la relativité de la vitesse pouvait s'enraciner dans des référentiels que l'on peut définir de manière routinière pour ainsi la neutraliser, il semble que la *fitness* des biologistes admette une pluralité d'ancrages qui la rendent effectivement « insaisissable » comme l'ont affirmé de nombreux auteurs¹³¹⁵. Résumons-nous. La *fitness* peut changer de forme, elle peut nous dire quelque chose sur le passé comme sur l'avenir, mais elle est aussi insaisissable. Elle nous évoque Protée qui disposait de tous ces dons. On raconte qu'il partageait son savoir uniquement avec celui qui se montrerait capable de le capturer. Il nous faut donc attraper les multiples faces de la *fitness* pour qu'elle offre à la théorie de l'évolution le savoir prophétique qui lui manque.

viendrait contrecarrer l'effet de la ou des mutations qui paraissaient condamner leur porteur. C'est une spéculation pour laquelle nous n'avons pas à ce stade de notre enquête d'avis clair et définitif.

¹³¹⁵ C'est le cas de Price (1972b, p. 140). Il discutait alors de la *fitness* et des conditions de sa maximisation dans le théorème de Fisher. Van Valen (1989, p. 2-3) note qu'elle est aussi centrale « qu'insaisissable » et rapporte une remarque de Stearns selon laquelle tout biologiste sait de quoi il s'agit quand on leur parle de *fitness*, mais quand on leur demande de l'explicitier, ils ne savent plus répondre. Présentée de la sorte, la *fitness* nous fait inmanquablement penser au temps selon Saint Augustin (*Les Confessions*, Livre XI, chapitre XIV). Voir enfin Godfrey-Smith 2009, p. 29. Chez tous ces auteurs et aux pages indiquées, on trouve bien le concept de *fitness* associé au mot *elusive* (qui signifie insaisissable en anglais).

Tableau 3 : les couples de définition de la fitness les plus fréquents.

Couple 1 : <i>Fitness relative</i>	Couple 1 : <i>Fitness absolue</i>
<p>Elle désigne le plus souvent le nombre d'enfants, ou l'espérance de vie d'un individu, divisé dans un groupe par la valeur du plus adapté. On note le plus souvent la <i>fitness</i> relative en minuscule. Celle du plus adapté, notée parfois w_1 ou un autre indice, prend donc la valeur 1. On peut ensuite définir une <i>fitness</i> relative moyenne en divisant par le total d'individu la somme des <i>fitness</i> relatives multipliées par le nombre d'individus ou d'entités présentant une valeur particulière. Pour Orr (2009, p. 532), la division par la valeur du plus adapté (<i>fittest</i>) se comprend comme une « normalisation » utile en ce qu'elle simplifie les calculs, mais c'est cette valeur relative « qui est toujours importante » puisque la « sélection naturelle » est bien un « processus différentiel » en vertu duquel il faut prioritairement distinguer des « perdants » et des « gagnants ». Sur ce point, voir les travaux de Kimura (1958, p. 148).</p>	<p>Elle qualifie le plus souvent l'espérance de vie ou le nombre d'enfants de manière brute. Contrairement à la <i>fitness</i> relative, elle est notée en majuscule (W_n où l'indice n figure un individu ou un type). On peut ensuite définir une <i>fitness</i> absolue moyenne en divisant par le nombre total d'individus la somme des <i>fitness</i> absolues multipliées par le nombre d'individu ou d'entités présentant une valeur particulière. L'expression obtenue ressemble à une « espérance » et s'écrit $\bar{W} = W_{1p} + W_{2q}$ pour un système diallélique. Pour Orr (2009, p. 533), et de manière corollaire à ce qui a été annoncé dans la colonne de gauche : « Les grandeurs absolues de W ne sont pas pertinentes (<i>irrelevant</i>). » La formule $N_{t+1} = \bar{W}N_t$ nous résume l'évolution d'une population. Sur le long terme, la <i>fitness</i> moyenne absolue tend vers la valeur unitaire, ce qui signifie que la population est arrivée à l'équilibre. Si dans une population d'asexués, elle est de 3, cela veut dire qu'à $t+1$, la population aura triplé, si elle est inférieure à 1, la population s'est réduite.</p>
<p>Remarques sur ce couple :</p> <p>_Relatives aux coefficients de sélection : La <i>fitness</i> relative permet de définir des coefficients de sélection notés s ($w_n=1-s$). On peut ainsi saisir facilement les écarts de <i>fitness</i> dans une population. Par exemple : $s = 10^{-3}$ veut dire que si le phénotype ou le génotype le plus adapté présente après sélection 1000 individus, le phénotype ou le génotype de n ayant le coefficient de sélection s présentera après sélection 999 individus. Ces valeurs peuvent changer tant que leur écart reste dans une proportion d'un millièème.</p> <p>_Relatives au paramètre malthusien : Dans le cas d'une population avec des générations séparées qui ne se reproduisent pas entre elles et dont chaque individu se reproduit en même temps, la population évolue selon un temps discret dont l'unité de référence est le temps de génération, le taux de croissance d'une population est donné par la <i>fitness</i> moyenne absolue de la population. Dans le cas contraire, donc en temps continu, on prend le paramètre malthusien m ou encore grand M, tel que : « $N_t = N_0 e^{mt}$, où t est le temps, N_0 la taille initiale de la population à un instant zéro et N_t la taille de la population au temps t. Si $m > 0$, le nombre d'individu s'accroît au fil du temps. Si l'on compare deux génotypes, le ratio de leur nombre au temps t est de $N_{1,t}/N_{2,t} = e^{m_1 t}/e^{m_2 t} = e^{(m_1 - m_2)t}$. En d'autres mots, c'est la différence des <i>fitness</i> malthusiennes qui détermine le ratio des nombres d'individus. D'un point de vue mathématique, la <i>fitness</i> malthusienne peut être pensée comme la transformation logarithmique de la mesure commune de la <i>fitness</i> : $m = \log(W)$. » (Depuis Orr 2009, p. 534). Parfois, certains auteurs confondent le taux de croissance effectif (e^{mt}) et le taux de croissance intrinsèque (m ou r), mais pour d'autres, il ne s'agit que d'une métonymie. Le taux de croissance mesurée de la sorte sert par exemple d'indicateur de la <i>fitness</i> et notamment dans les publications du groupe de Lenski (cf. le tableau 1 de l'évolution expérimentale).</p> <p>_Relatives à la compétition : Haldane 1937b parle de <i>fitness</i> absolue pour la compétition abiotique ou biotique, mais limitée à d'autres espèces, tandis qu'il parle de <i>fitness</i> relative pour la compétition biotique intraspécifique. Le lecteur trouvera le passage-clé traduit dans Gouz 2010, p. 877.</p> <p>_Relatives à la taille de la population : « Dans une population dont la croissance est densité-indépendante, maximiser la <i>fitness</i> absolue moyenne maximise la taille de la population, selon $N(t+1) = \bar{W}N(t)$. Dans une population dont la croissance est densité-dépendante, où N est constant et $\bar{W}=1$,</p>	

la maximisation de la *fitness* moyenne relative minimise la mortalité sélective ou le fardeau phénotypique de la population. » Adapté depuis Lande 1975, p. 315. Cette précision est décisive pour comprendre le concept de coût de sélection, mais aussi l'interprétation du théorème de Fisher par Kimura (cf. chapitre VIII). Lewontin (1970, p. 10) conçoit que la confusion entre la *fitness* relative et la *fitness* absolue est à l'origine d'incompréhensions sur la notion de coût de sélection, et qu'il faut prendre en compte la dépendance de la sélection à la densité de population pour les dissiper.

_Relatives au coût de sélection : Le coût de sélection est défini par Haldane 1957. Pour un commentaire, voir Gayon 1992, p. 399. L'idée générale est qu'il faut que la sélection élimine un nombre gigantesque d'individus pour amener un allèle à la fixation dans une population. Outre la solution que Lewontin (cf. supra) a proposée, le coût de la sélection amena Kimura (1968) à considérer que la plupart des changements au niveau moléculaire étaient neutres d'un point de vue sélectif. Aussi, Crow et Kimura (1970, p. 244 *sqq.*) discutèrent les coûts de sélection exorbitants et ce même avec des coefficients de sélection faible, ce qui peut mettre en danger l'espèce, mais fort heureusement la reproduction couvre dans l'ensemble ces coûts (Ibidem, p. 250). Quant à Williams (1992, p. 147), il rejette l'opinion de ceux qui n'y voient qu'un artefact dû à notre manière de calculer la *fitness* relative et discerne dans le coût de la sélection une limite à la vitesse d'action de cette dernière, tout comme il saisit que la réduction du fardeau génétique se traduit néanmoins par de meilleures performances dans la compétition interspécifique.

Couple 2 : *Fitness* liée au trait

Couple 2 : *Fitness* liée à l'organisme

C'est le plus souvent la moyenne de la *fitness* des porteurs d'un trait donné. Ce calcul permet de visualiser l'effet d'un trait sur la *fitness* globale comparativement à d'autres traits. Ce concept se rapporte à la sélection-pour. Voir la définition de la TF1 (*trait fitness* 1) en lien avec la TF2 prédictive de l'évolution d'un trait dans la population et la TF3 qui permet d'expliquer l'avantage présenté par un organisme possédant ce trait (cf. Pence et Grant 2013a, p. 1083-1085).

Il s'agit d'une autre manière de présenter la *fitness* absolue d'un organisme. Ce concept se rapporte davantage à la sélection-de que nous avons discutée en partant des travaux de Sober (cf. les sections 5.2 et 5.3). La *fitness* liée à l'organisme ne tient pas particulièrement compte dans son expression des caractères portés par un organisme.

Remarques sur ce couple :

Huneman (2013a, p. 605) remarque le lien entre *fitness* liée au trait, sélection-pour et la « pertinence causale d'un trait X » dans la reproduction ou survie différentielles de ses porteurs. Cependant, il faut bien prendre en compte que la *fitness* liée au trait peut être faussée par l'existence de corrélation entre le caractère véritablement sélectionné et un autre qui ne lui est qu'associé. Cela s'explique par le fait que l'on obtient la *trait fitness* par des calculs sur la *fitness* organismique. Aussi, des structures différentes peuvent avoir des effets identiques sur la *fitness* organismique. Sur ces difficultés, voir Rosenberg (1994, p. 27). Enfin, l'existence d'interactions entre gènes, de compromis, et d'un grand nombre de facteurs, rendent non linéaire la relation entre la *fitness* et la valeur d'un trait, ce qui peut compliquer son usage prédictif (cf. Levins 1968 ; Losos *et al.* 2014, p. 249-250 ; Stearns 2000). Ces deux versions de la *fitness*, ainsi que les concepts de sélection-pour et sélection-de, peuvent être rapprochées de la sélection fonctionnelle et de la sélection tautologique (cf. Lewontin 1972).

Couple 3 : *Fitness* statistique ou encore *fitness* mathématique

Couple 3 : *Fitness* écologique

Il s'agit de l'ensemble des formes de *fitness* qui ne se rapportent pas à une entité particulière, ce sont donc des valeurs moyennes, qu'elles portent sur un trait ou sur un type d'entités (e.g. génotype). Cette *fitness* mathématique n'intègre pas *de facto* une dimension causale. Matthen et Ariew (2002) parlent de *fitness* mathématique ou prédictive ; elle permet de refléter des tendances.

C'est un concept qui vise à rendre compte de l'adaptation d'un organisme en invoquant les causes de son adaptation. On peut donc la rapprocher dans une certaine mesure de la *trait fitness* et de la sélection-pour. Voir Rosenberg et Bouchard (2005) pour une définition similaire. Matthen et Ariew (2002) parlent quant à eux de *fitness* vernaculaire.

Remarques sur ce couple :

Ce couple présente de nombreux points communs avec le précédent, bien que le concept de *fitness* mathématique/statistique soit plus large que la *trait fitness*. Cette dichotomie fondamentale est remarquée notamment par Sober (2009, p. 309) qui déclare que « la *fitness* est à la fois un descripteur écologique et un prédicteur mathématique. » On la rencontre déjà chez Grene (1961) qui opposait non pas deux conceptions de la *fitness*, mais de la sélection : l'une génétique, abstraite et acausale – pour nous il s'agirait de la *fitness* statistique, et l'autre, écologique, individuelle et causale – soit pour nous la *fitness* écologique. Pour sa part, Huneman (2015b, p. 496) reconnaît que ces deux concepts sont presque irréconciliables (*they don't match*). Nous discuterons davantage de l'antinomie portée par ces deux concepts en discutant l'interprétation statisticaliste de la sélection (cf. section 8.2).

Couple 4 : *Fitness* attendue**Couple 4 : *Fitness* mesurée (ou réalisée)**

En connaissant la *fitness* mesurée sur une ou plusieurs entités, on leur confère une plus grande probabilité d'avoir un plus grand succès, notamment reproductif, que d'autres entités. Crow appelle cette valeur la *fitness* darwinienne (1958, p. 764), mais c'est aussi le cas de Burian. Cela s'explique par les déclarations de Darwin introduites en début de section. Voir aussi Hodge 1987, p. 257. Burian (1983, p. 296), mais encore Mills et Beatty (1979) la définissent comme une propension (cf. infra en section 5.4).

C'est le plus souvent l'espérance de vie ou le nombre d'enfants effectivement mesuré. Elle s'applique à un organisme ou une catégorie d'organisme. Ce concept recoupe donc celui de *fitness* absolue. Burian (1983, p. 296) l'appelle aussi la *fitness* tautologique, ce que nous expliquerons dans les remarques.

Remarques sur ce couple :

_Relatives à la prédiction : Parce qu'elle se tourne vers l'avenir, la *fitness* attendue présente une dimension prédictive que ne possède pas la *fitness* mesurée. Cette dimension prédictive se rapporte principalement à des « propriétés intrinsèques des organismes » que l'on peut distinguer des « propriétés extrinsèques » avec Godfrey Smith (2009, p. 53), voir aussi Bourrat (2015b, p. 275). Godfrey-Smith fait intervenir un facteur *S* pour noter ce qui dans la *fitness* réalisée se rapporte aux propriétés intrinsèques. Si les propriétés extrinsèques sont importantes (ex : mortalité imprédictible, car accidentelle), la puissance prédictive de la *fitness* attendue est amoindrie.

_Relatives au lien entre ces deux concepts : Pour Brandon (1980), ce qu'il appelle le « principe de sélection naturelle » établit un lien entre des « valeurs de succès reproductifs actuels » (donc la *fitness* mesurée) et les « valeurs de *fitness* attendues ». Enfin, il rapporte le fait d'être adapté (*adaptedness*) aux valeurs de *fitness* attendues. Or, comme la théorie de l'évolution décrit l'action des forces évolutionnaires en fonction de leur effet, et c'est le cas de la sélection (cf. Sober 1984, p. 71), on peut produire le raisonnement tautologique que l'on associe à la formule de Spencer : les plus adaptés sont connus par leur survie et l'on suppose qu'ils l'étaient parce qu'ils ont survécu. Pour Burian (1983, p. 307), ce glissement tautologique n'est pas inéluctable ; il faut veiller à ne pas confondre ces deux types de *fitness* : « Dès que les évolutionnistes emploient le concept de *fitness* réalisée à la place d'une propension objective au succès reproducteur (la *fitness* attendue, NDA), ils s'exposent à cette critique qui veut que leur théorie n'ait pas de contenu empirique. Dès que la sélection naturelle est caractérisée par la reproduction différentielle et non la reproduction différentielle comme conséquence de différences systématiques dans la constitution (*design*), on s'interdit, par un choix maladroit, de distinguer l'action de la sélection des accidents et aléas qui produisent un résultat similaire. » Certes, il n'est pas toujours possible de séparer les deux concepts dans la pratique. En effet, l'évaluation des forces évolutionnaires se fait par la *fitness* mesurée, et si elle était toujours égale à la *fitness* attendue, on aurait une parfaite connaissance de leur action et en particulier de la sélection, ce qui nous permettrait d'effectuer des prédictions. Cependant, la situation est plus complexe, car l'on ne peut pas être certain qu'une connaissance parfaite des *fitness* mesurées dans une population nous permette d'en déduire les véritables *fitness* attendues, comme l'explique Sober (1984, p. 138) : « Un recensement exhaustif d'une population montrerait alors si un génotype produit en moyenne plus de descendants qu'un autre. Mais le problème épistémologique qui nous intéresse ici est plus profond : même un recensement exhaustif pourrait se révéler incapable de départager les

hypothèses envisagées. » Cela s'explique par le fait que la *fitness* darwinienne ou attendue a tendance à transcender les contextes environnementaux qui sont capturés par les *fitness* mesurées, générant ainsi son pouvoir prédictif, mais aussi sa précarité.

_Relatives aux substituts de la *fitness* : Pour beaucoup d'auteurs, la *fitness* mesurée ne se rapporte pas directement au degré d'adaptation, soit la *fitness* au sens courant ou encore l'*adaptedness* de Brandon, étant donné que l'on ne mesure pas directement la *fitness*, mais des substituts de la *fitness* (*proxies*). Sober (1984, p. 43) considère que les valeurs mesurées servent d'indicateurs de la *fitness*, mais ne définissent pas des valeurs de *fitness*. Pour Lewontin (1987, p. 154), ces substituts peuvent être le nombre d'enfants, la durée de vie, etc. Bourrat (2015b, p. 206) admet quant à lui les substituts suivants : la descendance (*reproductive output*), la longévité (*persistance*), et des paramètres liés à la croissance lors du développement, dont la vitesse et le volume final (*developmental growth*). Voir aussi Martens 2012, p. 47.

Les données de ce tableau nous permettent immédiatement de saisir la multitude de référentiels auxquels se rapportent les différentes définitions de la *fitness* : tantôt il s'agit de la *fitness* du plus adapté, tantôt la *fitness* moyenne de la population, ou celle associée à un trait, mais encore nos attentes, que celles-ci soient biaisées par nos limitations épistémiques ou qu'on tente de les objectiver en pensant la *fitness* attendue comme une propension qui s'origine dans la constitution des organismes. Il convient donc de restaurer l'unité de la *fitness* en croisant et connectant ces différents cadres conceptuels, ce que nous pourrons faire seulement après avoir effectué la critique des conceptions modernes de la *fitness*. Nous discuterons en premier lieu d'une *fitness* qui se définit par la reproduction différentielle, puis par la persistance, pour ensuite nous concentrer sur les positions des auteurs qui refusent d'une manière ou d'une autre de lui attribuer une définition précise.

Un bref survol de la littérature produite par les évolutionnistes semble nous indiquer que c'est par la comparaison du nombre de descendants que l'on définit le plus couramment la *fitness*¹³¹⁶. Si la fécondité différentielle nous permet le plus souvent de prédire l'évolution démographique d'un type, et ce comparativement à un autre, il est bien des situations dans lesquelles une entité peut réduire sa fécondité et emporter un avantage dans la lutte pour

¹³¹⁶ Chez Lotka (1914), le taux d'accroissement r est un indicateur de la *fitness* des populations, c'est une opinion que soutient aussi Haldane (1937a, p. 338-339) en se référant au malthusien, de même pour Stearns (1992) ; Kimura (1958, p. 165) reconnaît qu'il existe de nombreuses manières de définir la *fitness*, mais dans la pratique c'est la bien le nombre de descendants qui est utile en génétique des populations ; dans les écrits de Jacob (1965, p. 26) la *fitness* prend la forme poétique du rêve de la bactérie qui est de « produire deux bactéries » (sur le rêve des bactéries et la *fitness* comme « projet » mais aussi le « renforcement de l'appareil téléonomique », voir Monod 1970, p. 156) ; Mills *et al.* (1967, p. 217) choisissent la vitesse de réplication et de multiplication comme indicateur de la *fitness*. Ils déclarent avec une touche d'esprit que les virus qu'ils étudient sont en quelque sorte soumis à l'injonction biblique « Soyez féconds et multipliez-vous » (Genèse 1 : 28) ; Ridley (1996, p. 71-72) équivaut la *fitness* au nombre de descendants moyens d'un individu divisé par celui de la population de référence ; Michod (1999, p. 50) voit dans la *fitness* moyenne absolue un indicateur du « bien-être » d'un groupe, la croissance d'une population signe alors sa bonne adaptation ; Alizon et Sofonea (2021, p. 1871) définissent, comme tant d'autres, la *fitness* épidémiologique par le facteur R_0 , soit le taux de reproduction. Voir également Sofonea 2017, p. 38.

l'existence. C'est notamment le cas lorsqu'elle alloue davantage d'énergie et de soin à sa progéniture, quitte à ce qu'elle soit moins nombreuse. Cette considération était au cœur des études de Lack (1947) sur la taille optimale d'une couvée, mais elle fut généralisée dans la théorie des histoires de vie¹³¹⁷. En effet, on peut définir deux pôles r et K comme les archétypes de deux grandes stratégies permettant de l'emporter dans la lutte pour l'existence. Ces deux pôles sont connectés par un « continuum » (Pianka 1970, p. 592) de cas que l'on peut en principe observer dans la nature. Le pôle r correspond à la maximisation du nombre de descendants, comme le laisse supposer la lettre que l'on associe justement au taux de croissance. Les descendants présentent un développement rapide et une importante mortalité. Quant à l'*extremum* K , il décrit une stratégie pour laquelle le nombre de descendants est réduit par rapport à r . En contrepartie, les descendants reçoivent plus d'énergie et de soin de la part de leurs parents, leur mortalité est réduite, mais aussi leur rythme de développement. La lettre K renvoie à la capacité d'accueil en démographie dont l'origine remonte aux travaux de Verhulst¹³¹⁸, ce qui nous permet directement de saisir qu'un des angles morts du caractère prédictif de la *fitness* reproductive se rapporte à la limitation des ressources. C'est ce que considérait Hardin (1968) avec son célèbre article sur la tragédie des communs dans lequel il se demandait ce qu'une population doit maximiser. L'impossibilité d'une croissance infinie l'amena à soutenir que maximiser la taille d'une population, cela ne revient pas à maximiser le bien¹³¹⁹. Ainsi, il existerait une limite évidente pour la *fitness* reproductive quand on s'approche de la capacité d'accueil d'un milieu et il faut considérer que le critère de fécondité n'est pertinent que si des conditions environnementales se maintiennent (cf. Rosenberg 1994, p. 124-125). En somme, une « fécondité effrénée¹³²⁰ » se révélera insuffisante pour toujours l'emporter sur ses compétiteurs dans la lutte pour l'existence. De ce qui précède, il ressort qu'une dynamique de l'évolution construite sur la base « d'une grandeur scalaire unitaire, la

¹³¹⁷ Cf. MacArthur et Wilson 1967, la théorie des stratégies r/K est essentiellement exposée au chapitre IV en rapport avec la colonisation. Voir aussi Pianka 1970, Stearns (1970 ; 1976 ; 1977 ; 1980 ; 1989 ; 2000), Del Giudice (2020) pour de courtes introductions sur ce sujet, et enfin Stearns (1992) pour une présentation longue de la théorie, de ses limites et implications.

¹³¹⁸ Cf. Verhulst (1838 ; 1845) qui produisit un modèle en réponse aux limitations évidentes de la théorie malthusienne (Malthus 1798). Il faut remarquer que l'on trouve bien dans son équation logistique la lettre r , mais pas K . Celui-ci utilise la lettre P pour désigner la taille maximale au-delà de laquelle une population va décroître.

¹³¹⁹ Ce que l'on peut clairement opposer aux auteurs qui discernaient dans la *fitness* moyenne absolue un indicateur du bien-être des populations ou de leur bonne adaptation (cf. supra).

¹³²⁰ Nous empruntons cette formule à Williams 1966, p. 160-161. Aussi, il convient de rappeler que Williams (1957, p. 407-408) fut l'un des premiers auteurs à proposer une hypothèse pour justifier l'intérêt de limiter la période reproductive des femmes puisque cela permet de prendre soin des petits-enfants dans le cadre d'une stratégie K . Néanmoins, Fisher (1930, p. 185) comprenait déjà que la *fitness* reproductive est optimisée et non maximisée par la sélection naturelle et qu'il aussi faut prendre en compte l'investissement parental.

fitness reproductive » est vouée à l'échec, et qu'il faut « abandonner » cette perspective comme le considèrent Ariew et Lewontin¹³²¹.

En invoquant la théorie des histoires de vie, nous découvrons une divergence entre une conception de la *fitness* qui privilégie la fécondité (la stratégie *r*) et une autre qui accorde notamment la primauté à la persistance et donc la longévité de la descendance (la stratégie *K*). Nous reviendrons sur les spécificités de ces deux tactiques, car nous préférons nous consacrer pour l'instant à la critique générale d'une *fitness* comprise comme la persistance supérieure d'entités sélectionnées, et qui s'évalue préférentiellement sur le long terme. Comme nous le disions Pearson étendait déjà la *fitness* reproductive en direction du temps long lorsqu'il considéra la fécondité nette à la place de la fécondité brute. Plus près de nous, Muller (1959, p. 434) comprit qu'il était « erroné » de prédire la dynamique évolutive en se fondant sur « une conception étriquée » (*narrow sense*) qu'il appelle la « *fitness* immédiate », puisque cela revient à supposer indûment l'invariance de l'environnement¹³²². Il faut évaluer la valeur adaptative au-delà de la première génération pour concevoir par exemple la *fitness* des petits-enfants comme le fit Dobzhansky dans le cas de notre espèce¹³²³. Mais pourquoi s'arrêter aux petits-enfants ? On peut certes redéfinir la *fitness* des individus « par le pool des descendants à l'infini » comme le suggèrent Pence et Grant (2013b, section 4.2). Pour donner corps à leur proposition, ils imaginent deux entités nommées O_1 et O_2 dont la première présente 100 % de chance d'avoir un descendant et la deuxième 50 % de chance d'avoir 2 descendants ou sinon aucun. En se projetant à l'infini, leur raisonnement « démontre correctement la supériorité de O_1 » étant donné que l'extinction est « garantie » pour O_2 quand le temps t tend vers l'infini (Ibidem, section 4.3). Mais dans leur démonstration l'environnement est entièrement fixé de telle sorte que l'on ne prend pas en compte l'avantage possible que présente la production d'un nombre de descendants variable en fonction des fluctuations de l'environnement, et qui plus est, le fait qu' O_2 n'ait que deux possibilités dont l'une est zéro nous prévient de comparer les moyennes géométriques qui se révèlent intéressantes pour lisser des valeurs extrêmes et

¹³²¹ Cf. Ariew et Lewontin 2004, p. 361. Les éléments entre parenthèses sont directement extraits de la page citée. À ce propos, ils ne se fondent pas spécifiquement sur les arguments que nous venons d'avancer, mais leur conclusion converge avec la nôtre, c'est pourquoi nous nous permettons de les citer.

¹³²² Voir aussi Levins (1970, p. 399) qui conçoit plus généralement que penser la *fitness* comme l'optimisation d'une valeur donnée est injustifié en cas de fluctuations de l'environnement.

¹³²³ Cf. Dobzhansky 1962, p. 312. Déjà l'explication du rapport numérique des sexes (*sex ratio*) posait un problème à la théorie darwinienne car l'on pouvait plus facilement le penser comme un avantage pour l'espèce que pour l'individu ; une manière de le résoudre demandait que l'on pense la *fitness reproductive* au-delà d'une génération. Sur ce point, voir notamment Fisher 1930, p. 142 *sq.* ; Williams 1966, p. 149 *sq.* ; Maynard Smith 1978a, p. 35 ; Sober 1984, p. 51.

montrer la tendance centrale d'une série¹³²⁴. Quoiqu'il en soit, on ne peut calculer ce type de moyenne qu'en disposant d'un bon nombre d'observations et il s'agira encore et toujours de poser l'hypothèse d'un environnement sélectif stable. En conséquence, il est peu pertinent de projeter la *fitness* d'une entité à l'infini si l'on ne discute pas en même temps des caractères pouvant assurer cette persistance. C'est pourquoi nous considérons avec grand intérêt les propositions de Thoday (1953, p. 98) qui définit la *fitness* comme « la probabilité qu'une unité évolutive survive sur une très longue période, telle que 10⁸ ans » et qu'après cette durée elle ait encore une descendance. En disant cela, il ne se démarque pas tant de ceux qui étirent la *fitness* individuelle à l'infini, mais il ajoute qu'il faut à tout moment considérer les composants de la *fitness* que voici : « l'adaptation, la stabilité, la variabilité, le taux de changement de l'environnement. » Sur une échelle de temps réduite, il considère que la stabilité des systèmes génétiques sera privilégiée, alors que c'est l'inverse pour un temps plus long. Bien qu'il se montrât favorable aux vues exposées par Thoday, Lewontin (1957, p. 396) remarque tout de même que sa conception de la *fitness* n'est pas mesurable. Il propose que l'on compare des entités en fonction de la diversité d'environnements dans lesquels elles peuvent vivre tout en conservant une certaine stabilité, que ce soit au niveau populationnel ou individuel. Autrement dit, les organismes les plus adaptés doivent démontrer une homéostasie supérieure tout en faisant preuve de flexibilité¹³²⁵. Il y aurait donc une supériorité des êtres présentant des « adaptations générales » contre ceux qui n'en possèdent que des « relatives » à un milieu donné. C'est en somme la conception du progrès de Huxley (cf. chapitre IV), comme capacité à devenir toujours plus indépendant de l'environnement par des adaptations apportant des avantages « tout-terrain » qui est ici revisitée. Si cette idée est inattaquable dans le fond, car elle prolonge l'intuition d'une sélection agissant pour le bien, et supposément l'immortalité des formes de vie, elle n'est pas dans la pratique exempte de difficultés. En effet, dire que l'on vise la persistance sur le long terme revient, comme nous le montrions avec Lewontin et Huxley, à privilégier une sélection-pour les adaptations générales qui soutiennent cette persistance. D'où il vient que l'on relègue au second plan de notre analyse les entités sur lesquelles s'effectue la sélection-de, et l'on perd de vue le niveau de sélection étant donné que ces entités sont forcées de changer, de n'être que transitoires pour que se

¹³²⁴ Il est d'ailleurs fréquent que la moyenne géométrique de la *fitness* soit prise comme un bon indicateur de la *fitness* sur le temps long. Voir par exemple Orr 2009, p. 533 ou Stearns 2000, p. 478. Ce dernier auteur discute notamment d'une notion de « risque évolutionnaire » comme variance de la *fitness* qui est bien prise en compte par une moyenne géométrique.

¹³²⁵ Ibidem, p. 397. Lewontin parle encore de versatilité. Elle est aussi considérée comme une marque de supériorité adaptative par Mayr 1950, p. 216. Enfin, la conception qui lie la *fitness* à la capacité homéostatique et son raffinement se découvre également chez Slobodkin 1964, p. 352. Il faut donc que les espèces présentent de la flexibilité pour se maintenir dans ce grand « jeu » qu'est l'évolution.

construise sur le temps long de l'évolution la flexibilité que l'on juge bénéfique. Cela est tout à fait visible dans cette définition de la *fitness*-persistance :

...la suggestion est de définir la *fitness* comme potentiel de persistance pour une lignée. On peut formaliser le tout ainsi : [L'entité *A* qui se transforme dans le temps à cause de la sélection sur ses parties] est plus adapté que [l'entité *B* qui se transforme dans le temps à cause de la sélection sur ses parties] si et seulement si *A* a une plus grande probabilité que *B* de persister pour l'intervalle de temps T ¹³²⁶.

En effet, l'auteur délie la persistance d'une entité de la compétition dans laquelle elle est engagée, puisque la sélection semble s'effectuer au niveau de ses parties. Son objectif était de produire une conception de la *fitness* qui s'applique également à des collectifs aussi variés que des colonies d'insectes ou des peupliers-trembles, mais encore des écosystèmes. Or, s'il ne fait pas de doute qu'il y a bien une sélection sur les parties de ces collectifs, il semble difficile dans le cas des écosystèmes d'affirmer qu'elle s'exerce également au niveau de l'ensemble. La persistance de ces entités de haut niveau dans la hiérarchie organisationnelle n'est plus qu'un effet secondaire de la lutte pour l'existence comme de la nécessité des transformations qui se produisent au niveau des parties, si bien que l'idée de *fitness*-persistance en devienne paradoxale, si ce n'est incohérente, puisqu'on la définit ultimement par la persistance de ce qui varie¹³²⁷. De plus, si l'on s'en tient à la seule probabilité de survie sur une période donnée, on s'apercevra vite que la *fitness*-persistance peut être inadéquate si justement deux entités présentent la même durée de vie, sans que l'une se transforme autant que l'autre. C'est là une possibilité que nous devons examiner en reprenant la controverse sur la sélection entre groupes de rang supérieur ou égal à l'espèce (cf. 5.3). Nous disions alors qu'il était malaisé de définir des propriétés émergentes irréductibles aux organismes qui composent ces taxons, ce qui avait amené certains auteurs (e.g. Gould) à se rabattre sur une *fitness* émergente. Quand bien même on critiquerait cette option au motif qu'il s'agit encore d'une propriété émergente, on se souviendra qu'elle se mesurait par le nombre d'espèces descendantes, soit « une métrique acceptable¹³²⁸ » à en croire Williams qui critique pourtant le concept de *fitness*

¹³²⁶ Bouchard 2011a, p. 435, voir aussi Bouchard 2011b et 2014 pour une conception similaire.

¹³²⁷ C'est une difficulté que nous retrouverons au chapitre VII avec les conceptions énergétistes de la sélection.

¹³²⁸ Williams 1992, p. 29. Voir p. 26-27 pour sa critique des propriétés émergentes au niveau de l'espèce. Pour lui la sélection de clades peut se mesurer par une probabilité d'extinction ou de cladogenèse (ce que l'on peut ici traduire par la formation de nouvelles espèces). Losos *et al.* (2014, p. 576) considèrent que l'on peut mesurer les effets de la sélection entre espèces par la « propension à persister et générer des lignées par spéciation », ce qui revient au même. L'auteure de ce chapitre semble considérer cette propension comme une *fitness* émergente héritable, mais comme l'héritabilité de la *fitness* dépend à la fois de la constitution des organismes et de facteurs environnementaux, on pourra rejeter cette proposition au motif qu'il est douteux d'affirmer qu'on hérite d'un environnement (cf. chapitre VI), et comme nous l'avons déjà fait valoir contre Okasha, une espèce-fille n'hérite justement pas de la totalité de l'environnement occupé par l'espèce-mère, bien qu'elle puisse dans certaines cas retrouver la même aire de répartition, si ce n'est en conquérant une plus grande.

émergente. Partant de là, deux questions restent en suspens : dans quelle mesure peut-on réduire cette fécondité des taxons à celles des individus qui les composent ? Est-il préférable de comparer des groupes-frères sur ce critère ou par la *fitness*-persistance ? Pour bien répondre à ces questions, nous allons mobiliser les deux manières d'envisager la *fitness* des groupes que l'on trouve dans un article célèbre de Damuth et Heisler (1988). Bien qu'elles s'appliquent préférentiellement à de la sélection entre groupes en tant que sous-populations à l'intérieur d'une espèce, nous pensons qu'elles pourront se révéler utiles dans ce cas. Comme le rappelle Okasha (2006, p. 229), on distingue la MLS1 pour laquelle la *fitness* individuelle est la « focale » – le collectif étant représenté par la *fitness* moyenne de ses membres –, de la MLS2 qui prend en considération à la fois la *fitness* des individus (ou des particules du groupe si l'on veut), et la *fitness* des collectifs en les définissant de manière différente. Considérons à présent l'étude par Vrba (1980) de deux groupes-frères. Les deux groupes en question sont des mammifères artiodactyles¹³²⁹ d'Afrique avec d'un côté la « tribu » des *Alcelaphini* qui comprend notamment les gnous, les bubales, les blesboks, etc. Ce taxon présente un fort taux d'extinction et de divergence, et ses membres sont relativement spécialisés. L'autre tribu est celle des *Aepycerotini* avec une seule espèce : les célèbres Impalas reconnaissables à leurs cornes en forme de *s*. À en juger d'après le registre fossile, ce groupe présente un faible taux d'extinction et de divergence – les auteurs parlent de quasi-stase à leur sujet. Aussi, leurs membres sont relativement généralistes d'un point de vue écologique. Pour expliquer les différences entre ces groupes, Vrba et Gould (1986, p. 224) formulèrent trois hypothèses : 1) causes aléatoires (catastrophes, dérive) ; 2) causes réductibles au niveau individuel en lien avec le régime alimentaire ; 3) existence de caractères émergents qu'ils rapportent à la structure de la population et notamment le niveau de flux génique qui, s'il est réduit, peut favoriser la spéciation. Les auteurs concluent que les données ne supportent pas selon eux la première et la troisième hypothèse¹³³⁰. Il y a donc tout lieu de penser que les régimes alimentaires, ainsi que les habitudes migratoires, expliquent cette situation. Revenons-en à l'évaluation de la *fitness*. Du point de vue de la simple persistance ces deux groupes sont pour l'instant équivalents puisqu'ils existent depuis le Miocène (-23 à -5 Ma), époque à laquelle ils se sont séparés. Pour ce qui est de la sélection entre espèces, jugée d'après la productivité des collectifs à en former de nouveaux selon le barème de la MLS2, les *Alcelaphini* l'emportent

¹³²⁹ Pour les décrire simplement nous dirions que ces deux groupes-frères sont des antilopes. Cependant, il est maintenant avéré que le taxon des *Antilopidae* est paraphylétique.

¹³³⁰ Même la troisième hypothèse peut être en grande partie ramenée à la conjonction des habitudes migratoires d'un groupe qui dépend essentiellement de son régime alimentaire, ainsi que de la géographie. D'ailleurs, les Impalas présentent un faible flux génique et n'ont pourtant pas un fort taux de spéciation.

clairement. Si l'on considère la flexibilité et les adaptations générales (cf. supra), la situation s'inverse, ce sont les Impala généralistes qui ont une meilleure *fitness*. Suivant la MLS1, on pourra toujours comparer les *fitness* moyennes des différents individus des deux groupes ou encore la taille de la population des deux groupes. Malheureusement, notre recherche ne nous a pas permis d'obtenir de solides estimations numériques sur les populations des espèces d'*Alcelaphini*. Cependant, il demeure concevable que les deux groupes aient des nombres d'individus assez proches et des *fitness* moyennes absolues fort similaires, ce qui fait qu'on ne les départagerait pas sur ce critère. Ainsi, différentes mesures de la *fitness* peuvent se révéler inutiles si l'on ne prend pas en compte ce qui permet à un groupe de rester presque inchangé et ce qui oblige un autre à varier.

Les différentes versions de la *fitness* présentent chacune leur limite. Devant ces difficultés, mais aussi motivés par d'autres considérations que nous allons exposer, des auteurs choisissent délibérément de fuir le concept par des périphrases qui nous ramènent à Darwin, puisqu'il est question « du succès¹³³¹ » ou encore « d'habilité compétitive¹³³² » de différentes entités. Il est clair qu'il ne s'agit là que de circonlocutions qui ne résoudre rien. C'est pourquoi nous agréons cet avis de Sober (1997, p. 463) : « Cependant, il faut dire que les problèmes d'interprétation du concept de *fitness* ne sont pas résolus en refusant de dire ce que le terme signifie. [...] cela n'enlève pas la nécessité de clarifier ce que le terme signifie dans la bouche des biologistes. » Autrement dit, chasser le problème de la *fitness*, et il reviendra au galop. Une autre stratégie consiste à utiliser des hypostases de la *fitness* ; nous l'avons présentée dans le tableau 3 avec les substituts (*proxies*) de la *fitness*. Ces substituts sont des indicateurs commodes et quand ils ne le sont pas ils servent de fusibles, car leur faillibilité permet de préserver un concept de *fitness* dont la définition n'est pas clairement établie. Enfin, d'autres savants n'éprouvent pas de gêne à employer le mot, mais ils refusent

¹³³¹ En effet, le « succès » évoque bien les formules darwiniennes que nous citons au début de cette section. Voici d'ailleurs un exemple d'auteurs qui pensent fuir le problème de la *fitness* par un changement cosmétique : « Définissons ensuite grossièrement le succès reproductif d'un organisme par la taille du réseau qu'il engendre. Puisque la notion de *fitness* rencontre tant de difficultés, nous proposons de la remplacer par celle, univoque, de succès reproductif. Nous symbolisons le succès reproductif d'un organisme par une variable aléatoire discrète *S* dont les composantes représentent ce que l'on appelle couramment « sélection » et « dérive » à l'échelle des populations. » Barberousse et Samadi 2009, p. 373, voir aussi p. 376-377. On se demande bien en quoi il est « univoque » de faire dépendre la *fitness* de la dérive, et donc de la chance. Aussi, leur pseudo-*fitness* tient ses composantes de processus à l'échelle des populations et se mesure au niveau des organismes, ce qui ne peut que réactiver les difficultés que nous notions dans le tableau 3. Pour découvrir un autre exemple du succès du mot succès comme substitut de la *fitness*, voir Price (1970, p. 520) qui parle du « succès des gamètes » dans son célèbre article présentant l'équation qui porte désormais son nom.

¹³³² Cf. Wagner 2010, p. 1359-1362. L'auteur utilise la théorie de la mesure et produit des comparaisons par paires des génotypes. Aussi, il faut noter que « l'habilité compétitive » se définit par la capacité d'être présent dans les génotypes à venir, ce qui entraîne toutes les difficultés de la *fitness*-persistance.

soit de le définir, soit de lui apporter suffisamment de précisions, ce qui nuit à la clarté des débats et la scientificité de la théorie darwinienne, comme nous l'avons soutenu en début de section. Dans les lignes qui vont suivre, nous nous emploierons à pointer les limites de cette stratégie. Commençons par ceux qui choisissent de considérer la *fitness* comme une propriété survenante. Au chapitre III, nous mentionnions les conceptions de Sober (1984, p. 48-51) à ce sujet. Pour ce dernier, la *fitness* offrait une alternative au physicalisme et au vitalisme, un entre-deux bordé d'un côté par l'enfer, soit le traitement *ad hoc* de chaque situation évolutionnaire, et de l'autre le paradis d'une *fitness* entièrement réduite et donc traduite en une loi à prétention universelle comme il s'en trouve en physique. Cette conception a pour double mérite de faire justice au caractère hybride d'un concept de *fitness* qui ne semble pas pouvoir être entièrement décrit de manière physicaliste, mais qui est possiblement explicatif de manière physicaliste¹³³³, ce qui ménage une forme d'autonomie pour la biologie, en donnant partiellement raison aux antiréductionnistes et aux partisans du physicalisme (cf. Rosenberg et Kaplan 2005). Néanmoins, comme toute position conciliante, elle ne subsiste qu'à la faveur d'un équilibre des forces : les antiréductionnistes arguant à juste titre de la multiréalisabilité de la valeur adaptative et de sa contextualité, tandis que leurs adversaires font valoir que l'histoire d'un organisme, allant de sa longévité à son nombre de descendants, peut en principe toujours s'expliquer par la voie réductive. Outre qu'elle maintienne une forme de *statu quo*, il faut se demander ce que la *fitness*-survenance peut apporter à notre compréhension de l'évolution. Pour ce faire, on peut déjà admettre que dans une version forte, où la survenance résulte à la fois des propriétés d'un organisme et de son environnement, elle ne peut être prédictive étant donné qu'elle est prisonnière dans l'enfer de Sober : la valeur qu'on peut lui attribuer est strictement associée à la conjonction de deux facteurs qui ne se reproduiront jamais à l'identique. De fait, elle semble impropre à endosser un rôle prédictif. Au contraire, une version plus faible de la survenance visserait davantage, si ce n'est exclusivement, la valeur adaptative aux caractéristiques de son porteur. Pour mieux la comprendre, on peut la comparer à une expérience de pensée qu'aimait discuter le regretté Jaegwon Kim (†2019). Ce philosophe de l'esprit se plaisait à défendre le caractère intuitif de la survenance des propriétés mentales sur les propriétés physiques par une référence à l'œuvre de Gene Roddenberry (cf. Kim 1996). Quand le capitaine Spock, ou toute autre éminence de Starfleet, est téléporté, sa structure est entièrement mémorisée par la machine pour être

¹³³³ Cf. Sober 1984, p. 51. Par exemple, on peut expliquer de manière physicaliste la plus grande valeur adaptative d'entités qui exhibent des adaptations plus performantes pour répondre à des contraintes imposées par des paramètres physico-chimiques du milieu.

reconstituée atome par atome à un autre endroit. Ainsi, la logique infaillible du Vulcain et sa froide personnalité resurgissent car son corps est réapparu, ce qui est possible parce que la matière organique présente une organisation moléculaire qui a valeur de mémoire ou plus largement d'information. Néanmoins, on ne peut pas en dire autant de la *fitness*-survenance. Bien sûr, une téléportation équivaut à une migration, et celle-ci peut s'effectuer sur quelques mètres et l'on ne perdra normalement rien de la valeur adaptative, mais le bon sens veut qu'il en aille autrement pour des distances plus grandes, justement parce que le milieu aura suffisamment changé. Cette digression, au demeurant plus suggestive que probante, nous donne au moins de saisir que la *fitness*-survenance oscille entre deux positions dont la première est proprement inutile tandis que la deuxième dépend de précisions que cette conception ne fournit pas, puisqu'elle se refuse à spécifier dans quel cas et pourquoi la réduction physicaliste opère (à la différence du téléporteur) et dans quel cas elle échouerait. Ainsi, nous devons conclure qu'en dehors des maigres bienfaits qu'on pouvait lui prêter, la survenance de la *fitness* ne peut servir un dessein prédictif.

Examinons à présent une autre conception de la *fitness* qui se caractérise par la non-définition de la valeur adaptative. L'interprétation propensionniste de la *fitness* a été défendue par de nombreux auteurs, mais nous traiterons essentiellement de la conception exposée par Mills et Beatty (1979) à la suite des travaux de Williams (1970 ; 1973) qui a produit une axiomatisation de l'évolution par sélection naturelle dans laquelle la *fitness* apparaît comme un terme non défini (*a primitive term*). Les auteurs saluent cette proposition, regrettant néanmoins que Williams n'ait pas poursuivi son analyse, et rapporte son intérêt au problème de la tautologie (Mills et Beatty 1979, p. 269 et 265). Comme nous le découvrons dans le tableau 3, la théorie sélective s'expose au reproche de tautologie quand on confond la *fitness* mesurée avec la *fitness* attendue¹³³⁴. Leur solution consiste à faire de la valeur adaptative une « capacité » (*ability*) ou plutôt une propension à survivre et se reproduire contre une valeur mesurée qui ne serait qu'un indicateur plus ou moins pertinent de cette même capacité (Ibidem, p. 270). C'est donc une « propriété dispositionnelle complexe » qui ne s'active qu'en présence de déclencheurs particuliers qui sont en définitive les conditions environnementales (Ibidem). Ainsi présentée, les auteurs pensent que leur conception rehausse la scientificité de la théorie et sauve littéralement le concept de *fitness* de la réduction en des termes

¹³³⁴ C'est d'ailleurs cette considération qui a motivé le soutien de nombreux auteurs envers l'interprétation propensionniste de la *fitness*. E.g. Van Valen 1976a, p. 216 ; Rosenberg 1994, p. 120-128, et tout spécialement la page 126 ; Wagner 2010, p. 1359 ; Ramsey 2013 ; Pence et Ramsey 2013a, 2013b.

physiques¹³³⁵. Certes, la *fitness* est sauvée, mais à quel prix ? Faire d'elle une disposition ou une propension, c'est l'entourer non pas d'une aura protectrice, mais d'un halo d'ambiguïtés, car cela revient à entretenir les zones d'ombre que l'on rencontrait déjà chez ceux qui se refusent à clarifier la *fitness* comme nous le notions avec la conception de Sober qui la désigna même comme une « quantité holistique » (cf. Sober 2001). Notre première critique portera sur les prédictions dans la longue durée. Pence et Grant (2013b) appliquait une conception propensionniste à leur prédiction du devenir de deux entités nommées O₁ et O₂. Avec la thèse de Drouet (2007), nous disions que le propensionnisme de long terme n'est qu'un fréquentisme bien compris (cf. 2.1.2.3.). Or, cette interprétation n'est valide que pour un processus probabiliste dont on dispose suffisamment d'occurrences pour confondre cette multitude avec l'infini, mais pour qu'il en soit ainsi, il faut justement que la valeur adaptative ne dépende pas d'un environnement que l'on sait changeant ou qu'elle soit mesurée dans un environnement qui change très peu. Ces dernières propositions semblent impossibles, à moins de considérer les conditions contrôlées de certains protocoles d'évolution expérimentale. Pour les plus simplifiés, il résultera que la *fitness* mesurée sera égale à la *fitness* attendue de telle sorte que le problème de la tautologie ressurgisse et que l'interprétation propensionniste soit vidée de sa pertinence. Au chapitre II, nous comprenions à l'aide de Drouet que dans la théorie de Popper toute propension différente de l'unité doit se saisir comme le résultat de forces antagonistes. Pour la théorie de l'évolution, ces forces pourront être la sélection, les mutations, migrations, et la dérive génétique. Cependant, et dans des conditions simplifiées, certaines d'entre elles pourront être restreintes, voire éliminées, ce qui, nous le notions, diminue l'attrait de cette interprétation. Mais qu'en est-il de la dérive comme instance des multiples formes de hasard ? Mills et Beatty ont précisément choisi « d'exclure l'apparition de conditions environnementales qui discriminent les organismes couronnés de succès des malchanceux sans tenir compte des différences physiques qui existent entre eux¹³³⁶. » Leur conception ne peut pas prendre en charge le fameux exemple des jumeaux de Scriven (1959, p. 478) qui possèdent une constitution identique, mais dont l'un meurt écrasé par la chute d'un arbre ou d'une bombe¹³³⁷, tandis que l'autre survit et l'on devine que son histoire se termine comme dans un conte avec beaucoup d'enfants. Or, si tous les accidents et toutes les

¹³³⁵ « Une telle explication ne doit pas aboutir à quelque chose d'aussi restrictif qu'une définition opérationnelle ou [...] explicite qui rendrait le terme superflu dans la théorie, et donc éliminable. » Mills et Beatty 1979, p. 269.

¹³³⁶ Mills et Beatty 1979, p. 271. Nous avons ajouté la préposition « de » pour mieux introduire la citation.

¹³³⁷ Burian (1983a, p. 280) a proposé une variante de cette historiette, avec la foudre dans la rôle de la faucheuse. Cette version sera préférée par de nombreux auteurs, sans doute parce que les bombes ne tombent ni partout ni tout le temps et que les arbres ne font pas assez de bruit en dehors d'une forêt. D'ailleurs, ces auteurs citent souvent Scriven en présentant la version de Burian (e.g. Sober 1984, p. 46 ; Godfrey-Smith 2009, p. 60).

forces pouvant s'opposer à l'action de la sélection sont éliminés, on ne voit pas en quoi l'on pourrait encore parler de propension pour un résultat qui doit nécessairement survenir, et dans le cas contraire, soit une situation complexe pour laquelle l'interprétation propensionniste semble adaptée, on pourra toujours faire remarquer avec Graves *et al.* (1999, p. 143) que c'est justement notre ignorance des causes qui justifie l'interprétation propensionniste. Ainsi, les propensions et les dispositions ne s'enracinent pas tant dans les particularités des organismes auxquels on les applique que dans notre manque de connaissance. Mais revenons-en à la dérive. Hormis les accidents qui frappent indistinctement le fort comme le faible, on admet grosso-modo une autre forme de dérive qui se rapporte à l'hypothèse neutraliste¹³³⁸. Dans ce cas, la théorie propensionniste ne peut justement pas l'intégrer car c'est encore la *fitness* mesurée, pouvant être ici identique dans un même environnement pour deux sujets égaux d'un point de vue sélectif, mais différents du fait de leur constitution, qui sert d'indicateur de la *fitness* attendue et donc au calcul des probabilités interprétées de manière propensionniste. Pourtant, cette difficulté n'est pas propre à cette interprétation. Tous ceux qui distinguent la dérive et la sélection en tant que processus de leurs résultats, tout en conservant une conception objective des probabilités associées à la *fitness* y sont exposés. Nous pensons notamment à Millstein (1997 ; 2002a ; 2005) qui considère les probabilités indispensables, mais ne remarque pas que deux entités dotées de la même probabilité de survivre et d'enfanter ne peuvent pas être distinguées par ce seul critère, car l'on peut très bien appliquer un argument d'indifférence¹³³⁹ pour des équiprobabilités, et conclure que ces deux entités sont de ce point de vue identiques. Il s'agit d'une erreur puisque d'une part une entité et sa descendance peuvent accumuler plus de variations neutres qu'une autre, et d'autre part ces variations pourront se révéler utiles si l'environnement sélectif se modifie. C'est là un point aveugle de la théorie propensionniste. Enfin, il nous reste à élever une dernière critique contre cette conception de la *fitness*. Nous disions que pour ses défenseurs elle venait redorer la scientificité de la théorie de l'évolution face au péril de la tautologie et des propositions vides de contenu empirique. Pourtant, à bien considérer l'instrumentalisme d'un Rosenberg vis-à-vis de la biologie, et le réalisme qu'il ménage pour la théorie sélective (e.g. Rosenberg 1994, p. 120 et 126), on se demandera en

¹³³⁸ C'est ce que considère Huneman : « En fait, la dérive dans l'évolution renvoie à deux types de cas, (a) le plus apte ne se fixe pas dans la population, ce qui est en effet toujours possible dans une population [...] puisque la *fitness* ne décrit que des probabilités éventuellement non actualisées ; (b) des cas d'aptitudes égales qui ne génèrent pas de sélection, la fixation devenant aléatoire ». Huneman, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 104. Cependant, sa formulation est trop restrictive : il n'est pas nécessaire d'invoquer la fixation, mais seulement l'évolution d'une fréquence contre les résultats attendus en présence de la seule sélection, si tant est qu'elle discrimine tous les caractères et que ceux-ci ne présentent pas une stricte égalité de son point de vue.

¹³³⁹ C'est le problème des indiscernables de Leibniz appliqué à l'analyse de la *fitness*. L'idée est que si deux phénomènes ne peuvent être distingués que par une dénomination, on doit leur conférer la même probabilité.

quoi un terme primitif et des probabilités objectivées par l'interprétation propensionniste seraient compatibles avec le réalisme. La chose semble assez évidente pour se passer de démonstration¹³⁴⁰. De fait, il est préférable d'accepter que notre concept de *fitness* ne soit dans sa forme actuelle qu'un outil imparfait que de sceller l'immaturation de la théorie en l'associant fermement à ses limites et son imprécision, et s'ils sont liés de manière inextricable, nous pouvons au moins rejeter l'interprétation propensionniste.

Or, c'est justement cette imprécision qui nous paraît dominer le tableau des griefs qu'on peut formuler contre ce concept. Dans l'exemple des jumeaux de Scriven, la *fitness* attendue, celle qui se rapporte à la constitution, était insuffisante pour connaître par avance la *fitness* réalisée¹³⁴¹. En raison de sa pauvreté informationnelle, la *fitness* est « maigrement prédictive » comme le conçoit Ramsey (2013). De même, quand on examine son usage explicatif, on reconnaîtra avec Sober (1984, p. 97-98) que la *fitness* globale est une donnée grossière (*coarse-grained*) car elle implique toujours une perte d'informations, ce qui ne permet pas de rétrodire ses sources puisque pour différentes raisons l'on peut avoir deux *fitness* égales, et ce quel que soit l'étalon de sa mesure (nombre d'enfants, longévité). Le constat est donc posé : la *fitness* est un instrument défaillant, toujours à même de nous égarer, car il est « riche en métaphore, pauvre en précision » (Levins 1970, p. 389). Nonobstant ce que nous disions précédemment sur une éventuelle déliaison entre la *fitness* et le concept de sélection, la littérature nous indique qu'elle exhibe à l'instar du processus sélectif une caractéristique trop évidente pour ne pas être remarquée. La sélection naturelle et la *fitness* fonctionnent et se présentent à nous comme un résumé de l'histoire. Dire d'une structure, un processus, ou une entité qu'ils sont le résultat de la sélection, c'est un peu faire la morale de l'histoire, c'est rappeler ce qu'il faut retenir et en l'occurrence ce qui est retenu. Les profanes l'emploient ainsi¹³⁴², mais aussi les savants. Haldane (1932a, p. 112-113) établit une analogie frappante entre l'histoire *humaine* condensée par quelques éléments jugés importants et l'adaptation par sélection naturelle comme résumé de l'histoire *biologique*. De son côté, Lankester (1880, p. 28-29) dit explicitement qu'elle se rapporte à une multitude de phénomènes et d'influences « que nous résumons sous le 'label de sélection naturelle' ». Par son pouvoir dominant, son caractère cumulatif qui agit *par* le bien des organismes, il était logiquement nécessaire qu'elle

¹³⁴⁰ Voir notamment en partie I notre critique de la probabilité d'un événement passé. Pour ce qui est des termes indéfinis, il est patent qu'on ne saurait leur appliquer une quelconque variété de réalisme étant donné qu'ils sont *de facto* vides de signification, bien qu'on puisse toujours leur en attribuer une *a posteriori*.

¹³⁴¹ Comme il l'explique lui-même en commentaire de son exemple des jumeaux : « Ainsi, il est simplement faux de déclarer que la 'fitness' détermine universellement la survie. » Scriven 1959, p. 478.

¹³⁴² C'est ce qu'il faut comprendre quand on dit « c'est la sélection naturelle » après une situation dramatique qui implique non pas le hasard, mais les mauvaises décisions d'une ou plusieurs personnes.

ait la charge d'abrèger la complexité des séquences évolutives. Quant à la *fitness*, il est encore plus facile de démontrer ce que nous avançons :

[La *fitness*] résume les différents processus sélectifs [...] La construction [de la *fitness*] implique une perte d'informations¹³⁴³.

La *fitness* globale d'un organisme ne cause pas sa vie ou sa mort [...]. La *fitness* globale nous fournit une *image récapitulative* de la vulnérabilité d'un organisme vis-à-vis de possibles forces sélectives¹³⁴⁴.

La *fitness* globale est explicative dans la mesure où elle fournit un *résumé* (une visualisation concise) de la constellation des sources possibles de mortalité que l'on peut rattacher à un organisme¹³⁴⁵.

Il existe un ensemble total de faits concernant la survie et la reproduction, pour toute population sur un intervalle de temps, qui sont responsables de son évolution [...]. Les faits sur le *fitness*, traditionnellement, sont vus comme une sorte de « compression » de cette totalité, celle qui inclut les informations nécessaires pour prédire le changement. [...] Il convient de reconnaître que parler de *fitness* implique une compression de la spécification complète des facteurs causaux, et les compressions entraînent des limitations qui se manifestent différemment selon les situations considérées¹³⁴⁶.

Cette compression nous l'avons déjà rencontrée au chapitre II avec l'épistémologie des sciences historiques, mais encore au chapitre III avec d'une part la compression que subit l'information quand on passe d'un point de vue diachronique à un point de vue synchronique pour l'étude des émergents, et d'autre part quand on considèrerait qu'il est improbable si ce n'est impossible de partir de l'analyse d'une valeur numérique pour produire le jugement synthétique qui l'a formée¹³⁴⁷. C'est la logique de cette compression, que l'on serait tenté de rapporter à la complexité des objets historiques et notre incapacité à les embrasser en totalité, qui nous fait préférer certains substituts de la *fitness*, que l'on pense à la comptabilité (*bookkeeping*) qui s'effectue avec les gènes parce qu'ils restent après une séquence évolutive, de même que l'on résume une bataille aux nombres de morts, ou plus rarement de soldats victorieux, ou encore la vie d'un Homme par ses hauts faits, mais surtout sa descendance lors d'une oraison funèbre. Dans tous les cas, il s'agit soit d'une valeur choisie autant pour son caractère remarquable que sa simplicité, comme le nombre de morts après une bataille, soit une valeur qui se rapporte à ce qui subsiste à la fin de l'histoire et nous permet d'établir la

¹³⁴³ Sober 1984, p. 97, nous soulignons.

¹³⁴⁴ Ibidem, p. 100, nous soulignons.

¹³⁴⁵ Ibidem, p. 139, nous soulignons.

¹³⁴⁶ Godfrey-Smith 2009, p. 30. S'il souhaite des exemples supplémentaires, le lecteur pourra lire que la *fitness* est un « résumé d'un modèle démographique » chez De Jong (1994, p. 3) ; qu'elle sert à « résumer les destins » pour Millstein (1997, p. 68) ; qu'il s'agit d'un « résumé statistique des interactions » à l'échelle des populations d'après Huneman (2015b, p. 497). En outre, cette proximité entre l'action d'une sélection cumulative et d'une *fitness* comme résumé est ancrée dans le langage (e.g. *to sum up* dérive de faire la somme).

¹³⁴⁷ Rappelons que nous discutons des jugements analytiques et synthétiques chez Kant avec la somme de 7 et 5.

continuité avec celles qui vont suivre. Les meilleurs substituts de la *fitness* sont pour cette raison toujours tournés vers l'avenir.

Ainsi, les carences en matière de prédiction et d'explication semblent dériver de cette compression qui s'effectue par et dans la grandeur scalaire figurant la valeur adaptative. Ce diagnostic étant posé, le remède semble tout indiqué : il faut ajouter plus d'informations à la *fitness* pour qu'elle nous renseigne davantage sur une situation donnée¹³⁴⁸. C'est donc qu'il faut la décomposer, pour connaître selon Sober (1984, p. 98) toutes « ses sources » ou encore ses « composants », car après tout la *fitness* est bien une « grandeur composée » (Huneman 2014a, p. 169). Une telle entreprise reviendrait à pondérer tout ce qui dans la relation entre des organismes et leur milieu affecte le résultat, qu'il soit mesuré par le nombre de descendants immédiat ou la persistance sur le long terme. De manière générale, nous devrions rapporter chacune de nos mesures à un grain particulier et si possible privilégier un grain de description très fin, ce qui signifie que nos calculs de probabilités requerront des classes de référence toujours plus étroites comme le recommande Bourrat (2015b, p. 279). La tâche s'annonce colossale et l'on peut craindre qu'elle soit irréalisable ou qu'elle soit vaine. Que faire de données si intimement connectées à des situations uniques qu'elles en deviendraient presque inutiles dans le cadre d'un projet prédictif ? À quoi bon disposer des sources de la *fitness* si on ne sait pas comment les assembler ? La *fitness* ressemble déjà à un instantané que l'on peine à transposer en cas de changement du milieu et il n'est pas impossible que la situation empire avec une valeur adaptative dont les sources seraient sans cesse précisées et distinguées par un bataillon d'adjectifs. Dans la terminologie de Lewens (2009, section 6) nous serions en possession d'une *fitness* à l'étroussure maximale (*maximal narrowness*) qu'il distingue d'une *fitness* d'amplitude maximale (*maximal breadth*), qui est déjà celle qu'utilise la génétique des populations : c'est une série de photographies prises depuis les hauteurs, c'est-à-dire du niveau populationnel qui amalgame dans la mesure des fréquences et de leur changement, la sélection naturelle, les mutations, la dérive, etc. D'un côté, on voudrait dépasser cette approche car elle instancie au plus haut degré l'imprécision du résumé de l'histoire, mais de l'autre côté il faudrait multiplier les mesures et les qualificatifs apposés à un concept dont nous croulons déjà sous les variétés. Battre monnaie en temps de crise ne fait bien souvent qu'empirer la situation. Alors que faire ? On pourrait se résigner avec ceux qui discernent dans la *fitness* un concept rongé de l'intérieur, une pomme pourrie (cf. Van Valen

¹³⁴⁸ Cf. Frank et Slatkin 1992, p. 95. Ils souhaitent que la *fitness* nous renseigne plus qu'elle ne le fait en nous indiquant le simple nombre des descendants (*reproductive output*).

1976a, p. 181) qui ne pourra jamais nourrir nos aspirations, à savoir un haut degré de généralité et de précision, un fort pouvoir explicatif, mais aussi prédictif :

Mais dans la mesure où notre appréhension fondamentale de la *fitness* est de prendre tout ce que la sélection peut maximiser, l'existence de processus plus ou moins indépendants de sélection naturelle à différents niveaux et à différentes échelles de temps exclut totalement tout concept de *fitness* à la fois général et précis¹³⁴⁹.

Aucune définition universelle de la *fitness* ne peut pour l'instant être produite, et il est peu probable qu'elle le soit un jour, car différents problèmes appellent différentes définitions de la *fitness*¹³⁵⁰.

Leur pessimisme est compréhensible, mais il ne sied pas à une situation qui est loin d'être désespérée. Certes, il faudra toujours produire de nombreux calculs pour s'extraire d'une situation évolutionnaire et prédire au-delà d'une ou deux générations¹³⁵¹, mais désormais nous disposons d'indices pour croire que le puzzle de la *fitness* sera un jour assemblé. Nous savons dans certains cas prédire d'après la seule constitution des organismes qui va l'emporter dans la lutte pour l'existence, et si ce n'est pas le cas, la connaissance du contexte écologique viendra nous aider. Pour ce qui est des substituts de la *fitness*, nous savons qu'ils peuvent s'interconvertir – la persistance peut être vue comme une reproduction et vice et versa¹³⁵² ; des changements dans le rythme de développement modifient de manière dramatique la *fitness* reproductive¹³⁵³ –, mais mieux nous savons que ces changements ne surviennent pas au hasard. Tout au long de ce chapitre, nous avons ressenti l'importance de saisir les couplages qui s'effectuent entre un environnement et un système biologique. C'était le cas lorsque nous discutons des ressources, de la taille des populations, de la compétition et du niveau de sélection, de la théorie des histoires de vie, etc. Bourrat (2015a ; 2015c) nous assure que les problèmes de niveaux de sélection demandent pour être surmontés que l'on prenne en compte la bonne échelle temporelle justement parce que l'environnement est appelé à changer. Nous lui donnerons raison en reconnaissant qu'une théorie prédictive doit intégrer ces changements pour calculer la bonne valeur adaptative et anticiper les métamorphoses de la *fitness*. Il nous manque encore des ingrédients pour connecter ces échelles et ces dynamiques disparates dans le cadre d'un tout cohérent. Mais comme nous le disions, notre connaissance a progressé.

¹³⁴⁹ Van Valen 1976a, p. 190

¹³⁵⁰ Stearns 1986, p. 23. Voir aussi Charlesworth 1994, p. 136. Ce dernier reconnaît l'impossibilité de construire un concept de *fitness* qui s'applique et se montre prédictif dans tous les cas. Cette idée est aussi commentée par Godfrey-Smith 2009, p. 23.

¹³⁵¹ Cf. Maynard Smith 1998, p. 38.

¹³⁵² Cf. Bourrat 2015b, p. 115. La persistance renvoie ici à la durée de vie individuelle. Quoi qu'il en soit, la persistance et la reproduction se distinguent selon nous par la présence de structures selon un rythme quasi-continu pour la première et discontinu pour la seconde.

¹³⁵³ Voir Lewontin 1965 ; Gould 1977b, p. 292 ; MacArthur et Wilson 1967, p. 93. Même une mince accélération du rythme du développement de l'ordre de +10 % augmente drastiquement la *fitness* reproductive.

Pour Darwin, les lois de la variation étaient « mystérieuses¹³⁵⁴ » ; quand elles n'étaient pas « inconnues », elles ne l'étaient « qu'obscurément ». L'histoire des organismes que la *fitness* et la sélection viennent résumer par un bilan comptable aussi nébuleux que raffiné, s'épaissit jour après jour des détails et mécanismes que nous comprenons enfin. En un mot : la théorie a évolué. Au cours de ce développement, on a vu germer de nouveaux concepts et se préciser d'anciens savoirs. Dans le prochain chapitre, nous montrerons que les prémices d'un savoir prédictif sont à portée de main et qu'il mûrit à travers les extensions et découvertes qui vinrent se greffer à la théorie de l'évolution.

¹³⁵⁴ Il applique plus spécifiquement ce qualificatif aux lois de corrélation. Les trois termes placés entre guillemets sont extraits de Darwin 1859, p. 12.

Chapitre VI

La théorie de l'évolution de synthèse en synthèse : Considérations sur l'accroissement de son pouvoir prédictif Et spéculations sur son avenir

Introduction de ce chapitre

La théorie de l'évolution a connu sa première synthèse sous l'étendard du darwinisme et donc du processus sélectif. Mais très vite des voix dissonantes se firent entendre contre le primat de la sélection : elles en appelaient à un retour du lamarckisme, l'acceptation d'explications alternatives comme l'orthogénèse et le mutationnisme. Rien ne semblait pouvoir guérir l'évolutionnisme de cette polyphonie disharmonique ; pis la redécouverte des travaux de Mendel sonnait comme le coup de grâce porté à un darwinisme vieillissant et une confirmation de la validité des thèses mutationnistes¹³⁵⁵. À l'aube du XX^e siècle, « l'éclipse du darwinisme¹³⁵⁶ » semblait presque totale. Cependant, la théorie darwinienne a tout d'un phénix : ce qui la fait périr – ici, la question de l'hérédité – contient aussi le principe de sa résurrection. Les travaux de Ronald Fisher (1918a) et d'autres savants allaient réconcilier le darwinisme et le mendélisme pour inaugurer une synthèse qui s'établirait à nouveau sous sa prime bannière, soit la sélection comme force principale de l'évolution, et par l'essor d'une théorie générale et abstraite, la génétique des populations, à même de transcender les querelles qui agitaient alors l'évolutionnisme¹³⁵⁷, comme d'intégrer les découvertes des nombreuses disciplines qui sont présentes dans l'acte de naissance de la Synthèse Moderne :

Les temps sont mûrs pour des progrès rapides dans notre compréhension de l'évolution. La génétique, la physiologie du développement, l'écologie, la systématique, la paléontologie, la cytologie, les analyses mathématiques, ont tous apporté de nouveaux

¹³⁵⁵ Sur la rencontre entre le mendélisme et la darwinisme, voir Gayon 1992, chapitre VIII. Sur l'appropriation des résultats de la génétique mendélienne par des mutationnistes comme Bateson, voir Huxley 1942, p. 24.

¹³⁵⁶ Nous empruntons cette expression à Huxley (1942, p. 22 *sq.*). C'est le titre d'une section du premier chapitre de sa *Synthèse Moderne*. Elle figure aussi dans le titre d'un classique de l'histoire des sciences (Bowler 1983).

¹³⁵⁷ Cf. Gayon (1992, p. 335) que nous nous permettons de citer : « 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. »

faits et de nouveaux instruments de recherche : à présent, nous avons besoin de les étudier de manière concertée et d'une synthèse¹³⁵⁸.

Preuve éclatante de son succès, le darwinisme renaissant sut gagner l'assentiment de ceux qui le critiquaient, nous pensons notamment au ralliement de Morgan (cf. Huxley 1942, p. 26). Quoi qu'il en soit, la prédiction de Huxley s'avéra juste : des découvertes furent accomplies dans chaque domaine, ajoutant de nouveaux mécanismes à l'ossature formée par la génétique des populations. La théorie de l'évolution a depuis enregistré un formidable accroissement de ses ressources en matière d'explication, ce qui peut se lire selon notre défense de la thèse de la symétrie comme la promesse d'une augmentation notable de son pouvoir prédictif. Mais cette appréciation est sans doute naïve, car une inflation du contenu théorique peut également se traduire par une démultiplication de la complexité des prédictions et un renforcement de l'incertitude qui les entoure. Aussi, cette accumulation peut induire une autre conséquence négative : l'éclatement de la cohérence doctrinale et l'unité théorique originelles constituées par la Synthèse Moderne qui se fragmenterait inévitablement en raison de la croissance luxuriante de son contenu.

Face à cette perspective, on rencontre couramment les quatre attitudes que nous allons décrire :

1. – La première est conservatrice. Elle demande une intégration des nouveaux savoirs, mais affirme la pérennité de la Synthèse Moderne : celle-ci va s'étendre, mais ne sera pas modifiée dans sa structure. Pour les critiques de la Synthèse Moderne, cette posture se manifesta précocement. Gould considère ainsi qu'elle connut rapidement une réduction de son « pluralisme initial¹³⁵⁹ » et un repli sur le programme adaptationniste qu'il comprend comme « un durcissement¹³⁶⁰ » de ses préceptes dont le terme ultime sera la sclérose dogmatique.

2. – La deuxième est réformatrice. On considère que les faits et concepts nouveaux requièrent non seulement une extension de la synthèse, mais bien davantage une restructuration de celle-ci au cours de laquelle sera reconfiguré le rapport de force explicatif entre la sélection comme ancien pouvoir dominant et des mécanismes, qu'ils fussent récemment ajoutés ou qu'on ait réévalué à la hausse leur importance.

¹³⁵⁸ Huxley 1942, p. 8. Simpson (1944, p. 14) présente d'ailleurs son grand ouvrage comme une « synthèse » entre la génétique des populations et la paléontologie.

¹³⁵⁹ Gould 2002, p. 713.

¹³⁶⁰ Ibidem, p. 719.

3. – La troisième est révolutionnaire : la Synthèse Moderne ne peut être remaniée, il faut la renverser, soit que l'on pense qu'elle était viciée dès l'origine, soit que l'on considère que les savoirs qui viennent d'être acquis l'invalident irrémédiablement.

4. – Enfin, et plus rarement, des savants en appellent à des lois qui dépassent le cadre de la biologie – nous pensons notamment à l'auto-organisation, pour restaurer une unité explicative que ne semble pas être en mesure de fournir la biologie.

À la fin de ce chapitre, nous évaluerons ces différentes options avec en ligne de mire l'élaboration d'une synthèse d'un genre particulier, car elle sera pensée pour la prédiction de l'évolution. Mais avant cela, nous allons examiner quelques-uns de ces nouveaux concepts et mécanismes qui nous offrent une meilleure prise sur les lois qui étaient mystérieuses pour Darwin. Comme le considèrent Pigliucci et Müller (2010, p. 12), la synthèse étendue sera davantage portée sur les mécanismes et donc causale que dominée par les statistiques comme l'était la Synthèse Moderne¹³⁶¹. Or, certains de ces mécanismes et concepts nous semblent plus prometteurs que d'autres pour enclencher la refonte prédictive que nous souhaitons voir se réaliser. Nous n'allons donc pas produire une étude minutieuse de toutes les expansions qu'a subies la théorie. De nombreux ouvrages existent et sont irremplaçables pour qui veut suivre l'évolution de l'évolution¹³⁶². Avant d'énoncer les éléments sur lesquels nous comptons nous concentrer, nous devons faire deux précisions qui semblent s'imposer. Premièrement, nous parlerons indifféremment d'extension ou d'expansion¹³⁶³, pour qualifier soit des concepts, soit des mécanismes, dont certains sont de véritables ajouts depuis la constitution de la Synthèse Moderne, tandis que d'autres étaient déjà connus, mais font l'objet de récents développements qui demandent toute notre attention. Deuxièmement, il est classique de considérer la sélection multi-niveaux comme une extension à part entière de la synthèse annoncée¹³⁶⁴ ou de son expansion chez Gould¹³⁶⁵. Nous considérons qu'il s'agit bien d'une donnée essentielle, mais pas d'une authentique nouveauté, et du reste, nous l'avons déjà traitée (cf. 5.3). Cependant, nous veillerons à nous demander en quoi tel ou tel processus peut

¹³⁶¹ Voir aussi Pontarotti 2017, p. 185.

¹³⁶² E.g. Pigliucci et Müller 2010 ; Huneman et Walsh 2017.

¹³⁶³ Ce dernier terme est plus fréquemment utilisé par Gould. Pour un commentaire à ce sujet, lire Gayon 2008a, ou, si l'on préfère la langue de Shakespeare à celle de Molière, Gayon 2008b.

¹³⁶⁴ E.g. Pigliucci 2009a, le tableau p. 222 ou encore la figure p. 226. En plus de la sélection multi-niveaux, Massimo Pigliucci fait figurer dans les extensions l'EVO-DEVO, la génomique et la théorie des réseaux, l'hérédité épigénétique, la théorie de la complexité (mais aussi l'émergence dans le tableau), la plasticité et l'accommodation, la contingence, la construction de niche, l'écologie, l'évolutivité et la modularité. Comme nous le verrons la plupart de ces extensions sont certes importantes, mais du point de vue de l'histoire des sciences, on peut considérer bon nombre d'entre elles comme des fausses nouveautés.

¹³⁶⁵ Nous renvoyons le lecteur à la présentation que nous avons faite au chapitre II du trépied darwinien et tout particulièrement de l'axe I qui concerne la théorie hiérarchique et la sélection multi-niveaux.

se comprendre selon la grille de lecture que nous livre la théorie multi-niveaux¹³⁶⁶. Ces précisions étant faites, nous pouvons annoncer que la première sous-section de ce chapitre examine les conséquences pour la prédictibilité de l'évolution d'une conception étendue de l'hérédité que l'on voit poindre dans la littérature (6.1.1). Cela fait, nous nous intéresserons à quelques prédictions qui se rapportent à l'écologie, la macroévolution, mais encore la spéciation (6.1.2). Après quoi, nous discuterons à l'occasion d'une longue sous-section des lumières que nous offre le tandem formé par les contraintes et l'évolutivité pour expliquer et anticiper l'origine de la variation (6.1.3). Enfin, nous exprimerons nos considérations sur l'avenir de la synthèse (6.2).

6.1. Conséquences pour la prédictibilité de l'évolution de ces extensions et nouveautés

6.1.1. Expansions relatives à l'hérédité

Pour Charles Darwin (1859, p. 12), les variations non héritées étaient jugées « sans importance ». Quant à la Synthèse Moderne, elle admettait un génocentrisme qui réduisait le champ de l'hérédité aux seules séquences nucléotidiques transmises d'une génération à la suivante. Depuis, on observe une tendance à l'ouverture de cette définition qui se traduit par l'acceptation de processus se distinguant par leur hétérogénéité, ce qui éveille le soupçon qu'un risque de morcellement rôde autour du concept d'hérédité. Toujours est-il que des auteurs tels que Danchin *et al.* (2011) déclarent par une référence implicite à Huxley que « les temps sont mûrs pour élargir le concept d'hérédité et d'héritabilité ». Dans cette section nous examinerons la valeur et l'impact sur la dynamique évolutionnaire des processus que nous allons traiter dans l'ordre suivant : les transferts horizontaux et les symbioses en ce qu'ils peuvent aboutir à la transmission commune des nucléotides ; les modifications épigénétiques ; l'évolution culturelle ; la construction de niche¹³⁶⁷. Puis, nous conclurons sur les bénéfices et les difficultés que présente cette extension pour la prédictibilité de l'évolution. La prise en compte des transferts horizontaux notamment effectués par des virus, des bactéries lors de la transformation, ou pour différents types d'entités à l'occasion d'une endosymbiose, complète indubitablement notre représentation de l'évolution. La traditionnelle image de l'arbre semble

¹³⁶⁶ C'est ce que fait Pigliucci (2009a, p. 229) en utilisant une lecture gouldienne de l'impact de ces expansions : soit elles affectent l'efficacité du processus sélectif (axe II du trépied darwinien), soit elles affectent son champ d'applicabilité temporel (axe III du trépied darwinien).

¹³⁶⁷ Nous ne traiterons pas, faute de place, de la transmission de structures cytoplasmiques comme des organites, mais aussi des membranes, etc.

désormais inadaptée pour représenter l'ensemble des relations de parenté comme l'a démontré Bapteste dans ses travaux (e.g. Bapteste 2007 ; Doolittle et Bapteste 2007). Cette vision plus adéquate de l'évolution rend immédiatement perceptible la fréquence et l'importance de ces processus, à propos desquels on peut considérer avec Forterre (2006 ; 2012) qu'ils influencent fortement la dynamique de l'évolution. Pour leurs hôtes, les virus ne sont plus seulement des pressions de sélection, mais aussi une source d'innovation¹³⁶⁸. De manière plus générale, les transferts horizontaux constituent une cause de changements rapides puisqu'ils sont acquis par l'environnement, ce qui les rapproche quelque peu d'un mode d'évolution lamarckien¹³⁶⁹. Quant aux symbioses, nous avons déjà reconnu leur importance dans la genèse d'innovations évolutives¹³⁷⁰. Pour Vermeij¹³⁷¹, elles ont permis à l'Éon Protérozoïque des modifications radicales dans l'exploitation de l'énergie qui entraînèrent d'importantes répercussions. Aussi, les symbioses sont plus généralement une source de variations qui, loin d'être aussi brutale qu'on l'imagine, suit généralement un ensemble d'étapes de telle sorte que l'on puisse inscrire leur dynamique dans un schéma gradualiste qui rend plus aisé les prédictions que l'on fait à leur sujet (Forterre 2012). Les symbioses seraient même capables d'accélérer la mutabilité en levant certaines contraintes par l'externalisation des structures qui les génèrent (Pontarotti 2017, p. 397-398). Enfin, on peut les impliquer dans des processus de spéciation (Losos *et al.* 2014, p. 539), mais il convient de ne pas exagérer leur importance évolutive comme ont pu le faire Margulis et Sagan (2003) avec leur théorie de la symbiogenèse.

Quant à l'épigénétique, elle englobe un ensemble de processus qui modifient de manière transmissible, d'une cellule-mère à une cellule-fille ou bien d'une génération à la suivante, l'expression des gènes sans changement au niveau de la séquence nucléotidique d'un génome donné. On a par exemple des changements affectant la structure de la chromatine et donc l'accessibilité transcriptionnelle des gènes : l'hétérochromatine est un état condensé de la molécule d'ADN qui n'autorise pas l'arrimage des facteurs de transcription et une polymérase au promoteur d'un gène, à la différence de l'euchromatine décondensée ou encore ouverte. Cette expression différentielle des gènes peut être le résultat d'acétylations ou méthylations

¹³⁶⁸ Vermeij (2006) relève la possible implication des transferts horizontaux dans l'apparition du code génétique et considère qu'ils étaient plus fréquents dans le passé qu'ils ne le sont actuellement. Sur ce point, voir le concept d'évolution communale chez Woese 2002 ou Forterre 2012. Il s'agit d'une dynamique évolutive rapide, dominée par les transferts horizontaux à laquelle aurait succédé l'évolution darwinienne dominée par la compétition.

¹³⁶⁹ Cependant, les échanges horizontaux peuvent aussi ralentir la réponse de la sélection dans les cas où ils réduisent l'héritabilité, comme le remarque très justement Pontarotti 2017, p. 189.

¹³⁷⁰ Cf. chapitre IV. Voir aussi Margulis et Fester (1991) pour une étude générale de l'importance des symbioses dans l'évolution et comme source d'innovation.

¹³⁷¹ Cf. Vermeij 2015, section 6.7. Voir aussi O'Malley et Powell (2016) sur les rapports que l'on peut établir entre des modifications du métabolisme et les transitions majeures de l'évolution.

des histones formant les nucléosomes qui régulent le niveau de condensation de l'ADN, ou par méthylation directe des acides nucléiques, mais il existe d'autres mécanismes que nous ne discuterons pas. L'épigénétique constitue réellement un champ de recherche aussi riche que prometteur¹³⁷², avec de nombreuses ramifications et applications : biologie du développement, agriculture, médecine, biologie de l'évolution. Dans les deux derniers domaines que nous venons de citer, elle fait régulièrement l'objet de déclarations retentissantes bénéficiant d'une grande publicité, puisque dans un cas comme dans l'autre, l'épigénétique donne à penser que l'environnement et le mode de vie agissent directement sur les gènes, et vu que cette influence repose sur des modifications partiellement ou totalement transmissibles à la descendance, on a tôt fait d'annoncer un retour en grâce du lamarckisme. Certes, il n'est pas rare d'entendre d'une décennie à l'autre que Lamarck avait raison et que le darwinisme n'est qu'un « mythe » réfuté comme l'avance Lovtrup¹³⁷³. Désormais l'épigénétique semble donner suffisamment d'arguments à ses défenseurs pour qu'ils proclament « la vengeance de Lamarck » (Ward 2018), quand d'autres auteurs plus critiques n'y voient que des phénomènes « rares » et « anecdotiques » sur lesquels on fonde des espérances qui sont en définitive « illusoires¹³⁷⁴ », ce qui ne veut pas dire que les découvertes de l'épigénétique soient fausses, mais qu'elles ne sauraient engager une révolution étant donné qu'elles s'ajoutent à nos connaissances bien établies en génétique plus qu'elles ne les invalident (Morange 2005, p. 201-202). D'un point de vue dynamique, on peut considérer les marques épigénétiques comme des pré réglages dans l'expression des gènes et donc une restriction de l'éventail de « potentialités¹³⁷⁵ » dont nous héritons par le patrimoine génétique. Bien qu'elles soient transitoires, on est en droit de les penser comme une forme d'inertie de la variation d'une génération à l'autre, ce qui facilite la prédiction de l'évolution d'autant plus que l'étendue de la variation est réduite. Cependant, Pontarotti (2017, p. 174) leur associe plusieurs bénéfices, puisqu'elles peuvent accélérer le rythme de l'évolution en compensant la lenteur de l'hérédité génétique, mais aussi parce qu'elles participent aux phénomènes de spéciation en établissant des barrières reproductives post-zygotiques (Ibidem, p. 399). Quoi qu'il en soit, d'un point de vue adaptatif elles pourront

¹³⁷² Voir Pontarotti (2017, p. 133 *sqq.*) pour une présentation courte des théories et découvertes dans ce domaine.

¹³⁷³ Cf. Lovtrup 1987. L'auteur, embryologue de formation, tient à démontrer que Darwin n'est pas le véritable découvreur de la sélection naturelle, qu'il faut célébrer en Lamarck le père fondateur de la théorie de l'évolution, et que l'ensemble formé par l'épigénétique et les macromutations expliquent mieux l'évolution que ne saurait le faire la synthèse moderne avec les micromutations.

¹³⁷⁴ Les trois derniers termes entre guillemets sont empruntés à Morange 2011b, p. 132. Concernant le caractère « anecdotique » de l'épigénétique, Pigliucci (2009a, p. 222) note dans son tableau récapitulatif des extensions que ces phénomènes ne bénéficient que d'un faible niveau de support empirique.

¹³⁷⁵ L'idée que nous héritons en définitive de potentialités et non d'un legs inaltérable est notamment défendue par Dobzhansky 1962a, p. 112.

se révéler contre-productives dans un environnement qui change trop rapidement. Il convient donc, ici encore, de prendre en compte le couplage entre le rythme de variation dans l'environnement et l'unité de sélection étudiée afin de bien appréhender ces processus.

Venons-en à l'évolution culturelle. Nous la considérons comme une nouveauté majeure de l'évolution avec les travaux de Maynard Smith et Szathmáry (1995). Elle fait l'objet de nombreux articles¹³⁷⁶ et tient une place de choix dans les publications des partisans d'une extension de la synthèse (e.g. Jablonka et Lamb 2005 ; Laland *et al.* 2014) dans laquelle elle est souvent associée à la construction de niche dans notre espèce¹³⁷⁷. Bon nombre d'auteurs ont remarqué qu'elle présente à l'instar de l'hérédité chromosomique une cumulativité (e.g. Wilson 1975, p. 86 ; Gould 1996, p. 273), mais il est plus important de considérer ici leurs différences. Parce qu'elle n'est pas limitée par les particularités du mode de transmission des nucléotides, elle est plus rapide que l'évolution classique¹³⁷⁸ et peut être transmise de manière oblique ou horizontale¹³⁷⁹. Comme ses objets s'acquièrent au cours d'une vie, on peut dire qu'elle s'inscrit dans un schéma explicatif lamarckien. Aussi, il a été noté de longue date que l'évolution culturelle et biologique s'influencent réciproquement comme le remarquait déjà Simpson (1949, p. 250 *sq.*). Les gènes la rendent possible et la contraignent dans une large mesure, mais de l'autre côté l'évolution culturelle peut accélérer l'évolution génétique ou la ralentir de sorte qu'il existe une véritable coévolution entre les gènes et la culture. D'un point de vue sélectif, Laland *et al.* (2001, p. 31) conçoivent qu'il s'établit un rapport dynamique entre ces dimensions de l'évolution, avec des résultats complexes qui dépendent notamment de la direction et l'intensité de la sélection sur les traits culturels¹³⁸⁰. Cependant, il est difficile d'analyser la totalité de l'évolution culturelle selon un prisme néodarwinien, notamment parce que les traits culturels exhibent une faible fidélité lorsqu'ils sont reproduits, mais aussi parce que leur contribution à la *fitness* reproductive est souvent inexistante – le neutralisme semble alors dominant –, bien qu'elle puisse être forte¹³⁸¹. Précédemment, nous notions son affinité avec la construction de niche. En effet, la culture s'apparente à une niche dans le sens d'un

¹³⁷⁶ Voir Lewens (2008) pour une présentation synthétique des débats contemporains sur l'évolution culturelle.

¹³⁷⁷ Cf. Laland *et al.* 2000 ; 2001.

¹³⁷⁸ E.g. Dobzhansky 1937, p. 308 ; Jacob 1981, p. 107-108 ; Gould 1996, p. 271.

¹³⁷⁹ Une transmission horizontale s'accomplit entre des organismes non directement apparentés d'une même génération, tandis qu'une transmission oblique s'effectue entre organismes non directement apparentés mais qui ne sont pas de la même génération. Cf. Merlin, in Huneman et Walsh 2017, p. 270-271.

¹³⁸⁰ Si les deux processus entrent en synergie, on aura le plus souvent une accélération de l'évolution.

¹³⁸¹ Cependant, il faut bien différencier la *fitness* propre d'un trait culturel et sa contribution à la *fitness* des organismes qui l'instancient. Sur les différences entre l'évolution culturelle et l'évolution darwinienne, et notamment du point de vue de la *fitness* et de la transmission, voir Lewens 2008 ; Godfrey-Smith 2009, p. 147 ; Losos *et al.* 2014, p. 795.

environnement présentant ses propres règles à l'intérieur d'un environnement plus large. Tout comme l'évolution culturelle, elle revêt une importance capitale dans notre espèce¹³⁸². La construction de niche n'est pas, à l'instar de l'évolution culturelle, une authentique nouveauté si l'on considère que les travaux de Darwin (1881) sur *La formation du sol par l'action des vers de terre* la préfigurent d'une certaine manière. Bien avant les appels à l'extension de la synthèse, sa réalité était acceptée par des évolutionnistes aux sensibilités diamétralement opposées¹³⁸³. Pour les partisans de la synthèse étendue, la construction de niche représente un mécanisme essentiel en ce qu'il biaise la variation dans un sens (Laland *et al.* 2015), mais surtout parce qu'elle peut stabiliser des processus évolutifs, ce qui conduit à une forme d'inertie en tamponnant les variations du milieu avec pour conséquence de filtrer une partie des pressions de sélection qu'il génère, comme elle peut aussi l'accélérer justement parce qu'elle induit de nouvelles pressions de sélection¹³⁸⁴ (Laland *et al.* 2000, p. 133 ; 2001, p. 23). En conclusion, la construction de niche est un processus affichant une dualité fondamentale qui nous intéresse d'un point de vue prédictif, puisqu'elle opère un découplage partiel entre une unité de sélection et la variation de son milieu par un effet de tamponnage, mais qu'elle dédouble le milieu en produisant un autre cadre sélectif qui peut contre-sélectionner ceux qui sont inadaptés à ce nouvel environnement. Cette dualité se traduit également au niveau du rythme de l'évolution, puisque le découplage peut susciter une forme d'inertie en mettant à l'abri les constructeurs de niche¹³⁸⁵, mais il peut l'accélérer si tant est que la niche soit elle-même capable d'évoluer rapidement, comme on l'observe justement dans notre espèce¹³⁸⁶.

Pour conclure cette section, nous allons récapituler les bénéfices et difficultés que pose l'ouverture du concept d'hérédité pour la prédiction de l'évolution. Par-delà l'hétérogénéité des processus que nous avons rencontrés, on notera qu'ils affectent de manière ambivalente

¹³⁸² D'ailleurs, il est courant de comprendre l'agriculture comme une construction de niche (e.g. Cochran et Harpending 2007) et même l'anthropocène comme une construction (et d'un autre point de vue une destruction) de niche à l'échelle planétaire (cf. Federau 2016).

¹³⁸³ Nous pensons à Dawkins (1982) qui introduit les notions de manipulation de l'environnement et de phénotype étendu avec l'exemple très parlant de la construction de barrages par les castors, mais aussi Lewontin pour la représentation de la coévolution entre l'organisme et son environnement par une paire d'équations différentielles couplées (cf. Levins et Lewontin 1985, p. 105). L'importance théorique de ce travail est aussi rappelée par des promoteurs contemporains de ce concept, voir Odling-Smee *et al.* 2003, p. 18.

¹³⁸⁴ Dont certaines sont délétères et c'est notamment le cas lorsqu'elle favorise aussi la survie des parasites.

¹³⁸⁵ Ce qui est compréhensible si l'on pense d'une part que notre niche, la civilisation, accroît notre aire de répartition, et de manière plus discutable notre valence écologique. Or, le fait de posséder une forte valence écologique (espèces euryèces) est souvent associé à un rythme d'évolution plus lent (cf. notre discussion des antilopes généralistes), ce que Simpson appelle la bradytélie. Néanmoins, tout le monde sent bien que notre espèce est tout sauf bradytélie, il faut donc considérer ici le niveau auquel s'effectue massivement le changement du fait des particularités de notre espèce (cf. chapitre X).

¹³⁸⁶ Aussi, l'effet de tamponnage que nous avons mentionné facilite la production de variations qui seraient autrement désavantagées ; il s'accumule une plus grande variabilité qui accélérera l'évolution et constitue un potentiel d'adaptation qui requerra des conditions opportunes pour se libérer.

trois paramètres-clés permettant de prédire l'évolution biologique. Premièrement, nous avons admis qu'ils peuvent augmenter la variabilité d'une population ou la restreindre. Cependant, il est plus courant de rencontrer cette dernière considération dans la littérature. C'est le cas de Laland et ses collègues¹³⁸⁷ qui insistèrent sur le fait que l'hérédité inclusive biaise les variants phénotypiques soumis à la sélection, ce qui facilite nos prédictions à la différence d'une évolution pour laquelle la variation surgirait de manière équiprobable, s'apparentant dès lors à un hasard au sens fort. Deuxièmement, leur action sur la sélection est également ambivalente. D'un côté, certaines dynamiques mises en branle par ces nouveaux processus peuvent rentrer en conflit avec cette dernière, mais de l'autre côté ils permettent de fournir un éventail de réponse adaptative¹³⁸⁸. En outre, et c'est un point que nous avons manqué de mentionner, l'hérédité étendue donne des armes pour penser l'action d'une sélection qui agit à différents niveaux¹³⁸⁹. Enfin, le troisième paramètre se rapporte aux rythmes de l'évolution, ce qui inclut nécessairement une forme de redondance avec le point précédent. Quoi qu'il en soit, nous disions que l'hérédité étendue permettait de saisir à la fois des couplages du rythme de l'évolution entre des entités liées justement par l'hérédité et le processus sélectif, mais encore l'accélération ou le ralentissement de la dynamique de l'évolution à une échelle donnée. Ce dernier point est capital, puisque nous avons reconnu au chapitre précédent que la délimitation des frontières séparant un niveau de sélection, ses unités constitutives, et l'environnement, constitue une question cruciale à résoudre pour la modélisation de l'évolution. Or, on conçoit avec Pontarotti (2017, p. 21) que l'acceptation d'une forme d'hérédité étendue¹³⁹⁰ brouille d'une part la distinction entre le génotype et le phénotype qui servait à penser l'action de la sélection, et d'autre part la séparation entre un système biologique et l'environnement. Cela est tout à fait manifeste dans la redéfinition de l'hérédité qu'elle proposa :

L'hérédité apparaît [...] comme un phénomène de *réurrence transgénérationnelle de patrons organisationnels* sous-tendu par un ou plusieurs processus de reconstruction. L'hérédité étendue désigne plus précisément la *réurrence des parties d'une organisation partagée*, la réurrence de contraintes hétérogènes parmi lesquelles seront provisoirement distinguées (à des fins pratiques) des *contraintes génétiques* et des *contraintes externalisées*¹³⁹¹.

¹³⁸⁷ Laland *et al.* 2015, voir le tableau 1, et plus précisément le point ii.

¹³⁸⁸ Cf. Jablonka et Lamb 2005, voir aussi Pigliucci 2009a, p. 222.

¹³⁸⁹ Cf. Laland *et al.* 2015, p. 11/14 du PDF. Nous y reviendrons en discutant au chapitre X le lien étroit que l'on peut établir entre l'évolution culturelle et la sélection de groupe dans notre espèce.

¹³⁹⁰ Il peut s'agir de sa propre perspective qu'elle qualifie d'organisationnelle ou de la théorie des systèmes développementaux. À ce propos, Pontarotti (2017, p. 125) remarque aussi que dans la théorie des systèmes développementaux (DST), la séparation entre l'environnement et les organismes est également obscurcie dans la mesure où « l'environnement fait partie intégrante du système en développement ».

¹³⁹¹ Pontarotti 2017, p. 337. Voir aussi p. 418 et 325, etc. Il s'agit d'un véritable *leitmotiv* de sa thèse.

L'auteure de ces lignes nous prie de concevoir à la fois que « les catégories épistémologiques d'hérédité et d'environnement sont mutuellement exclusives¹³⁹² », mais que « la distinction système/environnement, qui paraît indispensable dans le contexte de [son] enquête, est une distinction épistémologique et non pas ontologique¹³⁹³. » Cependant, elle conçoit l'hérédité comme un mode de canalisation ou d'utilisation transmissible de flux d'énergie à l'intérieur d'un réseau, et donc d'une organisation¹³⁹⁴. Ainsi, l'environnement devient « l'ensemble des ressources matérielles énergétiques consommables¹³⁹⁵ » qui permettront la reconstruction de ces patrons organisationnels qui persistent de manière transgénérationnelle¹³⁹⁶. Dans cette perspective, la récurrence qu'elle envisage est à la merci de l'environnement par l'existence de flux énergétiques pérennes et d'une sélection à saisir « comme un principe de maintien des patrons de canalisation des ressources matérielles¹³⁹⁷ ». Par conséquent, on ne saurait penser l'hérédité indépendamment de l'environnement et découpler concrètement l'organisation des systèmes biologiques de leur milieu. Il semble que sa conception, dont l'un des bénéfices avancés était de recentrer la théorie de l'évolution sur l'organisme et de valoriser son agentivité (Ibidem, p. 380 *sq.*), incarne en réalité celui-ci dans un réseau inextricable de contraintes interdépendantes dont on peine à saisir les limites tant elles sont définies de manière vagues¹³⁹⁸. En un mot, dans son système tout est contraintes agissant sur d'autres contraintes, ce qui fait que nous sommes davantage en présence d'une théorie qui permet de penser des couplages et des situations d'inertie qu'une autre permettant de saisir l'évolution indépendante des parties d'un système. La meilleure preuve de cela est son insistance sur la nécessaire « coopération des parties et sur leur complémentarité » qui dérive de sa dévaluation conjointe du primat de la compétition et de la vue géocentrée (Ibidem, p. 377 et 381-382). Cependant, ce sont bien les répliqueurs, cette « heuristique » qu'elle entend abandonner et non pas compléter, qui sont massivement à l'origine de l'indépendance des traits qu'elle critique avec Gould et Lewontin (1979). Par leur capacité de recombinaison, ils assurent une

¹³⁹² Ibidem, p. 341.

¹³⁹³ Ibidem, p. 347.

¹³⁹⁴ Voir notamment p. 387.

¹³⁹⁵ Ibidem, p. 344.

¹³⁹⁶ Sa définition semble exclure le fait que l'on puisse hériter de ressources énergétiques venant de nos parents.

¹³⁹⁷ Ibidem, p. 396.

¹³⁹⁸ « Bref, le concept polysémique de « contrainte » dévoile là tout son intérêt : les contraintes incluses dans un réseau contraignent les flux, mais se contraignent aussi entre elles, ce qui implique que certaines parties d'un système organisé résultent *mécaniquement* de la présence d'une ou de plusieurs autres. » Ibidem, p. 346, nous soulignons. L'auteure s'appuie d'ailleurs régulièrement sur une définition large des contraintes que l'on trouve chez Montévil et Mossio 2015 ou encore Moreno et Mossio 2015. Voici d'ailleurs une définition qu'elle tire de Montévil et Mossio (2015) où les contraintes sont des « causes contingentes, exercées par des structures ou des dynamiques spécifiques, qui réduisent le degré de liberté du système sur lequel elles agissent. » Cependant, chez Pontarotti, les contraintes renvoient essentiellement aux flux énergétiques.

bonne partie de l'indépendance qui fait défaut à sa conception pour qu'il se produise une véritable évolution, mais c'est surtout la cumulativité de leurs réassociations, dans la mesure où elle a valeur de mémoire, qui autorise la conservation de combinaisons dans une relative autonomie vis-à-vis des contraintes extérieures¹³⁹⁹.

Notre grief contre l'excellente thèse de Pontarotti n'est ni neuf, ni original. Déjà, Francesca Merlin critiquait la définition ample de l'hérédité que défendent certains partisans d'une extension de la synthèse en ne distinguant pas l'hérédité de la transmission du point de vue de leurs rôles respectifs dans la dynamique de l'évolution. La continuité physique lui semble essentielle pour qu'une évolution cumulative se produise (Merlin, in Huneman et Walsh 2017, p. 276). Nous ajouterions que cette continuité physique doit avoir valeur de mémoire, c'est-à-dire qu'elle ne doit pas se résoudre en une organisation particulière, mais qu'elle doit intégrer et combiner un ensemble de formes. On pourrait croire que c'est un lieu commun démodé que de penser l'hérédité comme une mémoire¹⁴⁰⁰, mais il nous semble que Williams (1992, p. 38) a raison de lier la sélection à un « principe fort d'hérédité » qui en présente toutes les qualités à la différence de l'environnement. La cumulativité n'est possible que si des informations ne dépendent pas spécifiquement d'un contexte organisationnel donné et l'évolution se produit si l'on peut les réassocier tout en conservant certaines combinaisons sans être soumis invariablement à des contraintes extérieures. Cette mémoire et ce pouvoir de recombinaison sont présents de manière primitive dans la molécule d'ADN et secondairement dans le cerveau, ainsi que ses productions : la culture, la technologie, la civilisation, etc. De fait, quand Pontarotti (2017, p. 405) affirme que « La théorie de l'évolution pourrait ainsi être radicalement modifiée si les recherches empiriques venaient à étayer la thèse selon laquelle la variation héritable peut être directement adaptative et de grande ampleur », elle parle en fait d'un phénomène qui nécessite à la fois une mémoire et une faculté de recombinaison que nous connaissons tous déjà, puisqu'il s'agit des produits d'une intelligence qui est justement un héritage génétique, bien qu'elle puisse un jour s'émanciper de son cadre d'origine. À nos

¹³⁹⁹ Quand l'auteur prétend répondre à cette critique en affirmant « qu'il est peu pertinent de penser la réplication et la stabilité des parties des systèmes biologiques, fussent-elles des portions d'ADN, hors contexte organisationnel », nous lui répondrons que c'est justement là tout l'intérêt, car il faut bien une relative indépendance au contexte, à cette organisation qui, mal définie, se confond avec un ordre strict et immobile, pour qu'on obtienne une sélection cumulative. Aussi, elle redouble cette interdépendance forte en admettant que la sélection se porte presque exclusivement sur des combinaisons, bien qu'elle remarque justement qu'elle les stabilise, ce qui nécessite leur désassociation et réassociation préalables (Ibidem, p. 391-392). Ces combinaisons ne sont pas possibles si justement les traits sont toujours combinés et ne peuvent pas agir comme des particules indépendantes selon la métaphore des atomes (cf. les traits atomisés) qui participent de la constitution des molécules (soit les « systèmes composites ») et donc les organismes ou groupes d'organismes.

¹⁴⁰⁰ C'est le cas de Butler. Cf. Russell 1916, p. 337 et Guilleminot 1919, p. 12. Enfin Jacob (1981, p. 96) discerne dans le système génétique « la mémoire de l'espèce ».

yeux, la question véritablement décisive revient à se demander en quoi l'intelligence par la faculté d'association et de tri qui trouve son faite dans l'activité prédictive est bien une révolution dans l'évolution ou une continuation du jeu selon un autre tempo¹⁴⁰¹.

6.1.2. Expansions relatives à l'écologie et la macroévolution

À première vue, il paraît étonnant d'intégrer l'écologie dans l'ensemble des nouveautés de la synthèse étendue comme le fait Pigliucci (2009a, p. 226). Cette science s'est certes enrichie de nouveaux concepts et méthodes, mais en dehors de l'étude moléculaire, et tout particulièrement génétique des processus écologiques, on ne peut décemment pas souscrire à sa proposition. L'écologie était effectivement inscrite dans ce que nous avons qualifié d'acte de naissance scriptural de la Synthèse Moderne. Elle s'est développée au même titre que les autres disciplines de la biologie évolutive, tant et si bien que l'on assiste à l'émergence d'une écologie prédictive (e.g. Evans *et al.* 2012 ; 2013 ; Dietze 2017). Il est entendu que nous ne pouvons pas examiner tous les progrès accomplis dans cette science qui revêtiraient une quelconque valeur prospective. C'est pourquoi nous avons choisi de nous concentrer sur une partie des processus de spéciation étant donné qu'une théorie prédictive de l'évolution doit être en mesure de les anticiper et qu'ils s'étudient à l'intersection de l'écologie et de la macroévolution. En effet, on peut considérer avec Rensch (1959b, p. 1-2) que l'évolution intraspécifique correspond à la microévolution et la macroévolution à celle qu'il appelle transspécifique – mais nous préférons dire interspécifique. D'un point de vue écologique, la microévolution se rapporte fréquemment à l'amélioration de l'exploitation d'une niche tandis que la macroévolution renvoie à la conquête de niches inoccupées, qu'elles soient laissées vacantes ou qu'elles soient vierges de toute présence (cf. Wright 1980, p. 13). Dans ce qui suit, nous essaierons de mesurer le chemin parcouru depuis Darwin afin d'établir un état des lieux nécessairement incomplet du problème de la spéciation d'un point de vue prédictif. Comme le notait Étienne Gilson (1971), la formation de nouvelles espèces est une notion paradoxalement sous-étudiée dans *L'Origine des espèces*. En effet, son auteur ignorait bon nombre des mécanismes découverts au XX^e siècle. Aussi, la stérilité des hybrides le plaçait dans l'embarras puisqu'elle ne se résolvait pas directement en convoquant une sélection qui

¹⁴⁰¹ Nous y reviendrons essentiellement dans la dernière partie de cette thèse.

agit par et pour le bénéfice des organismes¹⁴⁰². Toujours est-il qu'on découvre un préconception de spéciation que l'on pourrait qualifier de prospectif chez Darwin puisqu'il discerne dans les variétés des « espèces en devenir¹⁴⁰³ ». La « manufacture » des espèces est pour lui un processus lent, mais il devine qu'elle est corrélée à l'étendue de la variation dans un genre (Ibidem, p. 56) et, sans qu'il le dise expressément au chapitre II où est abordée cette même question pour la première fois, on saisit bien que le principe de divergence pilote le schéma général de la spéciation envisagée par Darwin. Contre le gradualisme darwinien, Richard Goldschmidt (1940, p. 396) opposera sa théorie des macromutations pour affirmer de manière cinglante qu'il « n'y a rien de tel que des espèces en devenir ». C'est à peu près à ce même moment que Mayr formula la définition biologique de l'espèce selon laquelle « Les espèces sont des groupes de populations naturelles en fait ou potentiellement croisées, qui sont isolées des autres groupes sur le plan reproductif¹⁴⁰⁴. » Cet isolement peut précéder la fécondation (barrières prézygotiques), ou encore la suivre (barrières postzygotiques).

S'il existe différents mode de spéciation¹⁴⁰⁵, nous allons nous intéresser principalement à la spéciation allopatrique qui fait intervenir l'apparition de barrières géographiques dont nous verrons au chapitre VII qu'elles peuvent être en grande partie anticipées grâce à nos connaissances en géologie. Aussi, on peut considérer avec Eldredge et Gould (1972, p. 94) qu'il s'agit du mode le plus fréquent à tel point qu'il résumerait presque à lui seul la théorie de la spéciation. D'ailleurs, la grande majorité des articles que nous avons pu consulter à propos d'événements de spéciation récents ou en cours portaient sur ce mode. Il s'agissait notamment des variations du niveau des lacs africains (Malawi, Victoria, Tanganyika) et la naissance de nouvelles espèces de cichlidés qui se sont formées très rapidement à raison de

¹⁴⁰² Cf. Darwin 1859, chapitre VIII. Il faut également considérer que le nominalisme darwinien rendait difficile la résolution de ce problème puisqu'il se refusait à voir dans l'espèce une catégorie que l'on peut clairement délimiter : « Aucune définition n'a à ce jour satisfait tous les naturalistes ; pourtant chacun d'entre eux sait vaguement ce qu'il veut dire quand il parle d'espèces. » Darwin 1859, p. 44. « Je viens de comparer les définitions de l'espèce [...]. Il est risible de constater toutes les idées qu'ont les naturalistes à ce sujet : pour certains, la ressemblance entre espèces est le critère le plus important tandis que les liens de parenté ne le sont pas ; pour d'autres, la ressemblance n'a que peu d'importance [...] et les liens de parenté en ont beaucoup – enfin pour d'autres la stérilité entre les membres d'espèces différentes constitue un critère infaillible, mais pour d'autres cela ne vaut rien. Tout cela revient à définir l'indéfinissable. » Extraits d'une lettre de Charles Darwin à Joseph Hooker datée du 24 décembre 1856. In Darwin 1887, vol. II, p. 88.

¹⁴⁰³ *Incipient species* que l'on peut traduire aussi par espèces naissantes, débutantes, etc. Darwin 1859, p. 52.

¹⁴⁰⁴ Il s'agit de la version « plus courte » d'une définition plus longue que l'on trouve énoncée avant celle-ci. Cf. Mayr 1940, p. 256, voir aussi Mayr 1942, chapitre V. Pour être tout à fait exact, on trouve un précurseur de la définition biologique de l'espèce en la personne de Dobzhansky (cf. Dobzhansky 1935 ; 1937, p. 266 *sq.*). Pour une critique de cette définition, voir Van Valen (1976b) qui avança une caractérisation écologique de l'espèce.

¹⁴⁰⁵ Voir la section 5.3, mais aussi Mayr (1982, p. 555) pour une présentation brève de ces différents modes.

centaines d'espèces en quelques siècles¹⁴⁰⁶. Les taux d'évolution en cas de changement du milieu peuvent donc être très importants, ce que confirme un cas d'évolution expérimentale avec l'étude des lézards de Pod Kopište et Pod Mrčaru¹⁴⁰⁷ qui ont bien changé depuis qu'ils ont été introduits volontairement en l'an 1971 sur ces deux îles. Toutefois, la célérité de l'évolution n'est pas telle qu'on puisse considérer les spéciations comme des sauts ou encore des ponctuations autrement que dans un sens relatif comme le firent les auteurs de la théorie des équilibres ponctués¹⁴⁰⁸. On peut donc suivre des événements de spéciation en cours. Par exemple, les Grant ont choisi de revenir aux sources de l'évolution en choisissant un sujet d'étude et un terrain proprement darwiniens. En effet, les auteurs ont suivi pendant 40 ans l'arrivée sur Daphne Mayor, une île des Galapagos, d'un pinson qui aura des descendants hybrides commençant à diverger d'un point de vue phénotypique vis-à-vis des espèces déjà présentes sur l'île. Le caractère d'intérêt semble être la divergence des becs qui s'effectue pour des raisons adaptatives locales et complexes¹⁴⁰⁹. D'autres pinsons de la même espèce arrivèrent. Les chercheurs (Grant et Grant 2009, p. 20146) notent d'ailleurs la précarité de la situation et la difficulté de prédire avec certitude la spéciation qui peut survenir, car elle peut à tout moment être annulée par l'introgession de gènes venant des migrants ou encore par la fusion avec d'autres pinsons déjà présents. Aussi, l'intensité de la compétition locale sera décisive comme nous le notions en relevant son rôle dans la divergence¹⁴¹⁰ et la détermination des taux d'évolution. Par ailleurs, c'est essentiellement la nature des interactions écologiques tissées par les espèces qui contraignent ces taux et l'on peut étendre ce raisonnement aux processus de spéciation. Stenseth et Maynard Smith (1984, p. 870) ont théorisé deux grandes dynamiques décrivant les rythmes de l'évolution dans un écosystème : soit on observe une stase qui se traduit par l'absence de grand changements, d'extinction ou de spéciation, soit un rythme de changement continu à la manière de la reine rouge, ce qui implique des événements de spéciation réguliers. Ces travaux seront repris et développés par Nordbottena et Stenseth

¹⁴⁰⁶ Cf. Dawkins 2009, p. 283. Danley et Kocher (2001) admettent des taux de spéciation chez les cichlidés d'une espèce toutes les 46 années, ce qui est remarquablement élevé.

¹⁴⁰⁷ Cf. Herrel *et al.* (2008) dans le tableau 1. Sur ces lézards, devenus un modèle d'évolution rapide, voir aussi Dawkins 2009, p. 128.

¹⁴⁰⁸ Dans les différentes publications traitant des équilibres ponctués, on trouve le plus souvent un ordre de grandeur de quelques dizaines de milliers d'années pour la durée d'une spéciation. C'est le cas chez Gould (2002, p. 1189-1190) qui donne des valeurs encadrantes de quelques milliers à quelques centaines de milliers d'années, ce qui est largement supérieur aux valeurs que nous allons discuter.

¹⁴⁰⁹ Cependant, on aurait pu avoir une divergence sympatrique en lien avec la reconnaissance par le chant comme barrière prézygotique.

¹⁴¹⁰ Cf. Schluter 1994 dans le tableau 1 ; Boughman 2001 ; Losos *et al.* 2014, p. 241 ; Rossoni *et al.* 2017, etc.

(2016, p. 1849) qui démontrèrent que la présence dominante de relations asymétriques¹⁴¹¹ peuvent expliquer l'apparition du régime d'évolution « reine rouge » et qu'en leur absence le rythme d'évolution sera plus faible et tendra vers la stase¹⁴¹². Contre une conception de l'écologie comme un équilibre de la nature s'opposant à la vision évolutionniste dominée par l'instabilité et donc le changement (cf. Egerton 1973), cette discipline nous offre désormais des ressources essentielles pour représenter correctement et prédire l'évolution, ce qui se vérifie avec les processus de spéciation¹⁴¹³.

Toutefois, nous disions qu'il s'agissait là plus d'un développement et d'une meilleure intégration de l'écologie dans la Synthèse Moderne que d'une authentique nouveauté. En revanche, l'étude moléculaire des événements de spéciation passés ou qui sont en train de se produire représente bien un outil récent et désormais incontournable dans la littérature que nous avons pu consulter¹⁴¹⁴. C'est donc plus une extension technique dont il est ici question vu que l'existence de gènes particulièrement impliqués dans la spéciation était déjà discutée par les concepteurs de la Synthèse Moderne. Rappelons pour mémoire que Dobzhansky (1937, p. 266) discernait dans les spéculations de Lamprecht une conception non gradualiste de la séparation entre la variété et l'espèce. Cependant, on pourra donner raison aux deux partis puisqu'il existe au niveau génétique deux moyens d'enclencher une spéciation, soit par accumulation de petites mutations, soit par des mutations aux larges effets (cf. Losos *et al.* 2014, p. 535 *sq.*). Parmi ces changements de grande ampleur, on trouve les mutations chromosomiques dont l'importance est bien documentée¹⁴¹⁵, qu'il s'agisse d'inversion, de fusion de chromosomes, mais aussi de polyploïdisation comme chez les plantes. Pour faire écho aux travaux de Bull et Charnov sur l'irréversibilité (cf. chapitre IV), on imagine bien que

¹⁴¹¹ Les relations asymétriques (+/-) sont des interactions entre prédateurs/proies (ou encore des espèces consommatrices/espèces consommées), les relations de type hôte/pathogène, certains types de compétition. Le mutualisme est un exemple de relation symétrique (+/+). Les signes plus et moins dénotent un gain ou une perte pour l'un des membres de l'interaction. Sur les relations symétriques et asymétriques, leur définition, et leur rapport avec l'évolution suivant la métaphore d'une course aux armes de Cott (1940) qui préfigure la reine rouge de Van Valen (1973), voir Dawkins et Krebs 1979.

¹⁴¹² Nous verrons au septième chapitre qu'un changement régulier dans la part abiotique de l'environnement peut produire une évolution directionnelle semblable au mode reine rouge. Toutefois, la démonstration importante des deux articles cités dans le corps du texte est bien de faire voir que même en l'absence de changements d'arrière-plan, l'évolution biotique est favorisée par des types particuliers d'interactions écologiques.

¹⁴¹³ Voir notamment Lewontin (1997) qui considérait que le mode de vie des espèces à reproduction sexuée doit être mieux pris en compte dans nos théories sur la spéciation.

¹⁴¹⁴ C'est le cas chez Zhang *et al.* (2013) qui étudient des événements de spéciation en cours chez les carpes du plateau tibétain en analysant des séquences mitochondriales et nucléaires. Les données obtenues sont croisées avec des considérations plus classiques, comme l'importance de la sélection divergente en rapport avec les préférences alimentaires. Voir aussi Griggio *et al.* (2014) pour des événements de spéciation rapides chez les Urochordés. Les taux d'évolution obtenus permettront sans doute de produire des extrapolations dans ce groupe.

¹⁴¹⁵ Déjà White (1978, in Wright 1980, p. 836) considérait que plus de 90 % des spéciations impliquent des mutations chromosomiques.

ces mutations chromosomiques préviennent la reproduction avec de proches apparentés qui pourrait annuler une éventuelle spéciation en ce qu'elles érigent une barrière reproductive presque infranchissable. Aussi, Müller et Newman (2005, p. 492) ont bien établi l'importance des gènes de régulation, ainsi que leur modification dans les événements de spéciation. Ces modifications, par la cascade de bouleversements qu'elles induisent sur l'expression d'autres gènes, peuvent être comptées comme des mutations de grande ampleur. Pour ce qui est des petites mutations, Nosil et Schluter (2011) ont publié une revue des gènes impliqués dans la spéciation : la plupart ont pour effet de réduire la valeur sélective des hybrides, de favoriser ou pérenniser un isolement reproducteur en restreignant les flux géniques (Ibidem, p. 161). C'est ainsi que le contexte écologique permet d'obtenir une vue dynamique de la spéciation puisqu'il existe un antagonisme entre ces mêmes flux géniques qui empêchent la spéciation d'advenir et l'intensité locale de la sélection divergente qui la favorise (Ibidem, p. 167). D'un point de vue génétique, une conception dynamique de la spéciation veillera à déterminer des lignes de moindre résistance génétique (Dochtermann et Matocq 2011, p. 511) qui la facilitent autant que la sélection divergente entre deux populations. La prédiction d'une spéciation demande donc la prise en compte des contraintes qui pèsent sur des catégories fines de variation, ce qui est justement l'objet de notre prochaine section.

6.1.3. Expansions relatives à la genèse de la variation étudiée selon la dichotomie des contraintes et de l'évolutivité

Dans cette section, nous allons porter notre attention sur deux concepts qui étaient en substance examinés par les pères fondateurs de la Synthèse Moderne, mais qui ont connu depuis lors d'importants développements. Il s'agit des contraintes et de l'évolutivité que nous avons regroupées en raison de leur complémentarité vis-à-vis du problème de l'origine de la variation, puisque la première notion désigne tout ce qui peut limiter son apparition, tandis que la seconde se rapporte à ce qui promeut la variation.

6.1.3.1. La connaissance des contraintes comme un atout majeur pour prédire l'évolution

Au chapitre V, nous rappelions avec Stephen Jay Gould (2002, p. 203-209) que l'on associait canoniquement à la variation les trois caractéristiques suivantes : elle est abondante, de faible amplitude et isotrope. S'il est discutable que Darwin et ses partisans les aient invariablement acceptées, on saisit immédiatement que le terme de contraintes est assez large pour s'appliquer aux composantes de cette tripartition. Ce qui est sûr, c'est qu'il s'agit d'un champ d'investigation que les grands noms de la Synthèse Moderne n'ont jamais déconsidéré, quoi qu'en disent leurs critiques¹⁴¹⁶. Simpson va même jusqu'à déclarer que l'étude des « potentialités ou limites » permettant ou restreignant l'apparition de « nouvelles catégories d'individus ou de normes » sont « la véritable clef de voûte de l'évolution¹⁴¹⁷. » La formule est sans doute excessive, mais l'on peut tout du moins considérer que celui qui détient cette « clef » est en possession d'un savoir à haute valeur prédictive, ce qui n'est pas notre cas. Il convient donc de circonscrire ce qu'il faut entendre par ce terme avant de l'intégrer dans une hypothétique simulation prospective de l'évolution. La première difficulté que nous aurons à surmonter dérive de la polysémie portée par le mot de contrainte : Morange (2015, p. 82) nous assure qu'il s'agit d'un terme si équivoque qu'il est douteux que l'on parvienne à lui donner une signification quantitative précise, ce qui instaurerait une « révolution dans l'histoire de la pensée humaine ». À lire les définitions que l'on voit paraître régulièrement chez certains auteurs, on ne peut qu'entretenir son pessimisme :

Nous appelons « contraintes » ces éléments relativement stables qui jouent un rôle causal sur le processus qu'ils contraignent¹⁴¹⁸.

[Les contraintes] sont des causes contingentes, exercées par des structures ou des dynamiques spécifiques, qui réduisent le degré de liberté du système sur lequel elles agissent¹⁴¹⁹.

¹⁴¹⁶ Nous pensons à Gould qui oscille entre ce premier reproche et celui plus nébuleux qui consiste à faire grief aux néodarwiniens d'avoir négligé plus spécifiquement les contraintes positives (cf. Gould 2002, p. 1441).

¹⁴¹⁷ Cf. Simpson 1949, p. 143. Déjà, Huxley (1942, p. 516) consacrait d'importantes pages de sa *Synthèse moderne* au problème des contraintes et de la limitation de la variation. Quant à Ernst Mayr (1982, p. 578), il a déclaré que les contraintes restent un problème « sous-étudié », ce qui signe peut-être une prise de conscience tardive pour un auteur que l'on a tôt de fait de dépeindre en darwinien orthodoxe défenseur de l'adaptationnisme. Toujours est-il qu'il concède que les contraintes ont été ignorées par quelques rares « perfectionnistes » (des tenants d'un hyperadaptationnisme) qui méritent la critique de Gould et Lewontin 1979.

¹⁴¹⁸ Montévil et Longo, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 140.

¹⁴¹⁹ Montévil et Mossio 2015, au début de la section 2, voir aussi celle de la section 3 qui prévoit une asymétrie entre la transformation d'une entité (ou d'un processus) A en une entité B et cette même transformation qui s'effectue « sous l'influence d'une contrainte C ». La stabilité comme l'invariance qu'exhibent les organismes s'expliquent selon eux par une clôture des contraintes. Malheureusement leur définition les conduit à la même aporie que nous rencontrons chez Pontarotti : il est impossible de séparer les systèmes biologiques de leur environnement sur cette base. En effet, ils sont obligés d'en faire une distinction épistémique, ce que le lecteur vérifiera aisément en consultant la section 6 de leur article.

Ces définitions ont pour elles ce mérite évident de pouvoir s'appliquer universellement, mais elles s'éloignent tant des sens courants que revêt dans la littérature ce concept qu'il serait préférable de disposer d'une typologie précise des contraintes dont les éléments se rapportent effectivement à des phénomènes biologiques bien connus. Cela dit, il est tout aussi délétère de multiplier les types de contraintes, car on assiste déjà à une prolifération sans limite des adjectifs vissés au mot de contraintes, générant des sous-catégories dans les catégories dont les sens varient d'un auteur à l'autre, comme le notent Antonovics et Tienderen¹⁴²⁰. Devant ce dilemme, nous avons choisi d'étudier la dichotomie que nous propose Gould (2002, p. 1441) puisqu'elle est en phase avec l'histoire de la biologie et qu'elle se révèle suffisamment générale pour nous permettre d'évaluer les catégories fines que nous avons évoquées. Il distingue des contraintes négatives « sous la forme de limites et d'entraves imposées à l'efficacité de la sélection » et des contraintes positives « comme un facteur *fournissant une orientation* au changement évolutif, ou bien *en l'impulsant ou l'alimentant* ». C'est là une partition que l'on retrouve chez d'autres auteurs¹⁴²¹, mais elle n'est pas exempte de défauts. En effet, l'on ne saurait dire *a priori* à partir de quel moment on doit considérer qu'une contrainte positive ne fait que susciter préférentiellement une variation particulière des situations dans lesquelles il n'existe pas d'autres choix de telle sorte qu'il puisse toujours y avoir un processus de sélection, mais il ne s'effectuera pas pour ce caractère donné entre les membres de la lignée considérée. Quand bien même nous admettrions une contrainte positive dominante, comme le fit Huxley en évoquant justement l'orthogénèse¹⁴²², nous supposons que la sélection conserve son efficace en éliminant les lignées qui manquent de variation. Pourtant, si l'on conçoit avec Losos *et al.* (2014, p. 247) la non-apparition de variants résistants pour des insecticides et des pesticides, il s'agira distinctement d'une forme de contraintes négatives, mais l'on sera aussi tenté de croire que la sélection demeure puissante

¹⁴²⁰ Cf. Antonovics et Tienderen 1991, p. 166-167. Le titre de leur article capture la manie des contraintes qui s'est emparée des biologistes : *Ontoecogenophyloconstraints? The chaos of constraint terminology*, ce que l'on peut traduire par : « Des contraintes ontoécogénophylétiques ? Le chaos de la terminologie des contraintes. »

¹⁴²¹ Par exemple, Kirschner et Gerhart (2005, p. 247) ont conçu une « théorie de la variation facilitée » qui se rapporte manifestement aux contraintes positives considérées par Gould. Ils parlent d'ailleurs de « chemins préférés et interdits », ce qui fait écho à la dichotomie que nous venons d'introduire. Quant à Laland *et al.* (2015, section 3), ils présentent bien une définition des contraintes qui recoupe le versant négatif que nous avons exposé : « Les contraintes, ainsi conçues, sont causes de l'absence d'évolution : elles peuvent expliquer pourquoi une adaptation n'est pas apparue dans des circonstances particulières, ou encore pourquoi certains phénotypes ne sont pas globalement optimaux, mais c'est toujours la sélection qui donne la direction et l'intensité de l'évolution et explique l'adaptation. », mais ils considèrent que bon nombre des extensions de la nouvelle synthèse décrivent des biais qui rendent plus prédictible la variation (cf. le point iv du tableau 3), ce qui est cohérent avec les contraintes positives selon Gould.

¹⁴²² « La véritable restriction orthogénétique dépend d'une restriction du type et de la quantité de variation génétique. Lorsqu'elle est dominante, elle prescrit le sens de l'évolution ; lorsqu'elle est subsidiaire, elle ne fait que limiter les possibilités. La restriction historique dominante est courante, la restriction orthogénétique dominante très rare, si tant est qu'elle existe. » Huxley 1942, p. 523.

si tant est qu'elle maximise d'autres traits liés à la *fitness* des organismes ciblés par ces substances. Comme il existe des zones d'ombre entre les contraintes positives et négatives, on devrait préférer avec Huneman (in Huneman et Walsh 2017, p. 77) des contraintes absolues qui semblent impossibles à transcender et des contraintes relatives qui le seraient moins que d'autres. À moins de prendre le mot absolu dans un sens trivial, comme nous le ferons pour des contraintes d'origine physique au septième chapitre, il est impératif de se méfier de ce terme comme Darwin qui se moquait des raisonnements circulaires sur les caractères apparemment inaltérables¹⁴²³. Cela Huneman l'a compris puisqu'il ajoute que des contraintes absolues – dans un sens non trivial –, peuvent être surmontées par la sélection sur de grandes échelles temporelles¹⁴²⁴. Il ressort de cette investigation que la question des contraintes doit être examinée relativement à un niveau de sélection donné et qu'il convient de prendre en compte la bonne échelle temporelle pour penser le rapport de force entre la sélection et lesdites contraintes. En somme, une bonne théorie des contraintes devra saisir et quantifier d'une manière ou d'une autre l'interpénétration des trois axes du trépied darwinien.

Cela étant dit, nous pouvons à présent investiguer les types de contraintes qui sont les plus récurrents dans la littérature. Commençons par celles qui se rapportent à l'organisation et au fonctionnement du matériel génétique. Dans la première partie, nous découvrons la notion d'aléatoire au sens faible comme absence d'équiprobabilité des mutations dans le temps et dans l'espace. Cette source d'anisotropie de la variation a été envisagée précocement (Simpson 1944, p. 243) et n'annule pas le pouvoir de la sélection puisque les mutations produites ne sont pas toutes adaptatives¹⁴²⁵. Cependant, elle est souvent présentée comme une extension de la Synthèse Moderne¹⁴²⁶. Il existe donc des biais mutationnels et même des points chauds mutationnels dont l'étude accroît logiquement notre capacité à prédire l'évolution d'un point de vue génétique¹⁴²⁷. En dehors de l'anisotropie des mutations, c'est

¹⁴²³ « Les auteurs argumentent parfois de manière circulaire lorsqu'ils affirment que les organes importants ne varient jamais ; car ces mêmes auteurs classent pratiquement tel caractère comme important (comme quelques naturalistes l'ont avoué) parce qu'il ne varie pas ; et, de ce point de vue, aucun exemple d'une partie importante variant ne sera jamais trouvé : mais selon un autre point de vue, de nombreux exemples peuvent certainement être donnés. » Darwin 1859, p. 46.

¹⁴²⁴ Huneman, in Huneman et Walsh 2017, p. 77.

¹⁴²⁵ Cf. Merlin 2010 ; Huneman et Walsh 2017, section 2.4.2.1.

¹⁴²⁶ E.g. Laland *et al.* 2015, voir le tableau 1, item iii.

¹⁴²⁷ Par exemple, les transitions sont plus fréquentes que les transversions, ce qui est intuitif. Sur ce point, voir Ceccarelli et Frezza 2018, p. 79 et García-Nieto *et al.* (2019) pour les mutations somatiques. On pourrait aussi anticiper que les mutations non ponctuelles sont plus rares que les mutations ponctuelles, ce qui est effectivement le cas (Nachman et Crowell 2000). Ces mêmes auteurs (Ibidem, p. 300) démontrèrent qu'il existe une plus grande mutabilité sur les CpG, ce qui explique leur faible fréquence dans les génomes, à l'exception des sites de régulation qui seraient de fait plus mutables. Cette donnée est intéressante vu que ces séquences sont souvent décrites dans la littérature comme des points chauds mutationnels. Sur cette notion, nous renvoyons le

notre connaissance de l'organisation des génomes qui nous offre de produire des prédictions toujours plus robustes. Nous appréhendons avec toujours plus de finesse le déterminisme des caractères polygéniques comme des contraintes relatives à l'épistasie¹⁴²⁸. L'architecture des génomes se précise au fil des publications : la hiérarchie des gènes de régulation et les réseaux auxquels ils appartiennent sont mis en évidence, ainsi que les voies de signalisation par lesquelles ils agissent. Ces acquis éclairent l'évolution de la biodiversité et notamment celle des animaux¹⁴²⁹. On peut notamment classer les réseaux de gènes en fonction de leur robustesse et de leur modularité¹⁴³⁰. Il apparaît de surcroît que certains gènes et certaines séquences sont plus conservés que d'autres. À ce sujet, les gènes appartenant aux réseaux de type « noyaux » (*kernels*) sembleraient même « les plus résistants au changement¹⁴³¹ » étant donné que leur modification engendrerait le plus souvent des conséquences catastrophiques pour les organismes concernés¹⁴³². Comme nous le disions, la connaissance de la régulation génétique nous permet d'expliquer l'apparition de certaines différences entre les espèces et l'apparition d'innovation dans l'évolution¹⁴³³. En outre, ce ne sont pas simplement les

lecteur à Stern et Orgogozo 2009, p. 751, mais aussi Merlin 2009, chapitre 7, ou encore Merlin 2013, p. 113. Quant à Maddamsetti *et al.* (2015, p. 2898-2899), ils envisagent que la sélection naturelle puisse induire un biais de mutation en favorisant les paires A-T plus instables. Cependant, le taux de mutation ne semble pas différer de manière substantielle entre les gènes de cœur (*core genes*) et les autres gènes, quoique cette affirmation semble assez contredite dans la littérature que nous avons pu consulter. Ces biais de mutation présentent une évidente valeur prédictive puisqu'ils peuvent rendre compte des cas d'évolution parallèle (cf. Stern 2013). Weinreich *et al.* (2006) remarquent que l'ordre des mutations contraint celles qui seront accessibles de manière subséquente (voir aussi Salverda *et al.* 2011b). Or, cet ordre dépend en partie des biais mutationnels.

¹⁴²⁸ Nous discuterons dans une autre section de l'opposition qu'il convient d'établir entre l'épistasie comme contrainte et la modularité des réseaux de gènes comme source d'évolutivité. Il y a quelques décennies, il fallait déduire de corrélations phénotypiques les corrélations au niveau génétique (cf. Cheverud 1984), nous sommes désormais capables de produire des modèles prédisant de manière suffisamment exacte les phénotypes possibles à partir des génotypes (e.g. Stadler *et al.* 2001).

¹⁴²⁹ E.g. Knoll et Carroll 1999 ; Davidson *et al.* 2002 ; Carroll *et al.* 2005 ; Carroll 2005 ; Davidson 2006 ; Carroll 2008 ; Erwin 2009. D'ailleurs, la hiérarchie que nous avons mentionnée se manifeste quand on parle de gènes maîtres, bien que cette appellation soit critiquée en raison de son imprécision et de son instabilité (cf. notre remarque ci-après). Quoiqu'il en soit, ces gènes maîtres sont bien impliqués dans le développement et contrôlent des gènes célèbres, comme ceux de la famille HOX dont la mise en place et les modifications subséquentes expliqueraient le « big bang de l'évolution animale » au Cambrien (cf. Carroll 2005, chapitre VI, il employait alors une expression popularisée par Levinton 1992). Remarque : les gènes HOX sont parfois considérés comme des gènes maîtres, mais dans certaines publications récentes, ils ont été rétrogradés dans la hiérarchie génique.

¹⁴³⁰ Voir par exemple les deux grands types de réseaux qu'identifie et décrit Huneman 2014a, p. 175.

¹⁴³¹ Cf. Davidson et Erwin 2006, p. 796. Nous avons préféré « résistants » à la traduction directe de *impervious* ; ce qui aurait donné « imperméables au changement ».

¹⁴³² Gerhart et Kirschner (2007, p. 8584) donnent les exemples de l'actine et la tubuline dont les séquences sont conservées, mais c'est aussi le cas des histones. Tout ce qui a valeur de processus de cœur (*core processes*) est hautement contraint (Ibidem, p. 8587). On parle encore de gènes d'entretien (*housekeeping genes*) pour qualifier ceux qui présentent à la fois un rôle fonctionnel crucial, mais aussi un faible taux de mutation (cf. Moxon *et al.* 2016). Cependant, il convient d'être prudent, car dans certaines conditions les gènes de cœur que l'on pense « résistants au changement » peuvent évoluer rapidement (cf. Maddamsetti *et al.* 2017). Pour une prédiction des probabilités de mutation en fonction du degré de conservation d'une séquence, voir Liu *et al.* 2015.

¹⁴³³ Voir Carroll (2003, p. 855) pour des changements de la régulation des gènes qui expliquent les différences entre notre espèce et ses proches apparentés, voir aussi Carroll (2005), et tout spécialement le chapitre X. Déjà

mutations des séquences des gènes qu'il faut prendre en compte, mais aussi celles qui affectent les séquences de régulation. Parmi ces dernières, les séquences cis, que l'on trouve fréquemment à proximité d'une séquence codante, que ce soit en amont ou en aval, ont fait l'objet d'un intérêt croissant, puisqu'elles semblent étroitement associées à l'évolution interspécifique¹⁴³⁴. Davidson et Erwin (2006, p. 800) reconnaissent la portée de la cis-régulation, mais ils ajoutent que ses effets dépendront des réseaux de gènes altérés. En prenant en compte à la fois les mutations sur les séquences codantes et de régulation, ils font l'hypothèse qu'une modification des gènes des réseaux de type « noyaux » (*kernels*) produira des changements aussi radicaux que ceux qui permettent de distinguer les phylums entre eux. Quant aux gènes liés aux « plug-in » et « switch I/O » des réseaux, ils seraient associés à la production des traits morphologiques qui séparent les classes, ordres et familles. Enfin, les batteries de gènes de différenciation seraient plus spécifiquement impliquées dans les processus de spéciation. S'il est douteux que l'on puisse lire dans l'architecture des génomes l'origine de toutes les subdivisions taxinomiques, il nous faut accepter que nous possédions des bases solides pour rendre compte sur le plan génétique d'une part considérable des contraintes qui s'exercent dans une lignée donnée. Ces contraintes phylétiques que l'on nomme aussi historiques étaient déjà repérées par Darwin¹⁴³⁵, mais ils ne pouvaient en saisir l'origine. D'ailleurs, Vermeij (2015) considère que les qualifier d'historiques revient bien souvent à déplacer le problème de leur apparition. À présent, les données de la génomique nous donnent d'améliorer la compréhension des contraintes qui étaient étudiées jusqu'alors d'un point de vue structural et macroscopique. On peut ainsi exploiter ces découvertes pour désobscurcir des notions aussi ambiguës qu'importantes pour la prédiction, comme la stase évolutionnaire (Burt 2001, p. 512) et l'inertie phylogénétique (Blomberg et Garland 2002).

Ces contraintes sont notamment actives durant le développement embryonnaire et c'est justement par son étude qu'a progressé la connaissance des réseaux susmentionnés. Bien avant la découverte des principaux gènes du développement¹⁴³⁶, les partisans comme les adversaires du néodarwinisme envisagèrent l'existence de contraintes développementales

Ohno (1996) discernait l'importance des modifications dans les réseaux de gènes pour expliquer l'émergence d'innovation. C'est une conception que soutiennent également Muller et Newman 2005, p. 492.

¹⁴³⁴ Sur ce point, voir notamment Orgogozo et Stern 2008, et tout particulièrement la « prédiction 1 » ; Stern 2010 ; Orgogozo et Martin, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 71 *sq.*

¹⁴³⁵ E.g. Darwin 1868, chapitres 13 et 14.

¹⁴³⁶ Les gènes de développement sont des éléments haut placés dans les hiérarchies que nous avons présentées. On distingue des gènes à effet maternel, des gènes de segmentation et de polarisation mais enfin des gènes homéotiques qui spécifient la transformation d'un territoire embryonnaire en un organe donné et dont le nom rappelle les mutations homéotiques de Goldschmidt en ce qu'elles bouleversent le plan d'organisation des animaux. Sur leur découverte, voir le célèbre article de Gehring (1996) sur PAX6 ou encore Gehring 1998.

comme une forme insigne d'anisotropie de la variation¹⁴³⁷. Mais c'est à Waddington (1957) que l'on doit d'avoir connecté par la métaphore du paysage épigénétique les contraintes positives qu'il nomme canalisation¹⁴³⁸ avec les gènes supportant tels des piliers un paysage formé de rides entourant des creux qui figurent les voies possibles du développement. Bien après ces travaux et la découverte des gènes du développement, on assista à la constitution d'une discipline nouvelle, appelée à jouer un rôle d'importance dans la synthèse étendue¹⁴³⁹. Il s'agit de la biologie évolutive du développement ou EVO-DEVO. Les connaissances qu'elle fournit permettent d'éclairer l'émergence de nombreuses nouveautés dans l'évolution comme d'une partie des contraintes qui nous préoccupent¹⁴⁴⁰, et dont voici sans doute la définition la plus citée : « Une contrainte développementale est un biais sur la production de phénotypes variants ou une limitation de la variabilité phénotypique causée par la structure, la composition des caractères ou la dynamique du système développemental¹⁴⁴¹. » Si cette description peut nous paraître limpide, on remarquera qu'elle couvre un très grand nombre de causes hétérogènes, ce qui rend malaisée leur délimitation. Cela est davantage perceptible si l'on consulte un manuel populaire de biologie du développement, comme celui de Gilbert, puisque les contraintes développementales semblent intégrer tout à la fois des contraintes morphogénétiques, des contraintes d'origine physique, mais encore phylétiques¹⁴⁴². De fait, les contraintes développementales ne sont pas définies par des causes particulières, mais davantage par l'intervalle ontogénétique durant lequel elles s'expriment et qui est justement le plus critique pour bon nombre de traits importants d'un point de vue évolutif, mais aussi adaptatif, si toutefois l'on met de côté l'apprentissage, les métamorphoses ultérieures, la sélection sexuelle, même si ces processus dépendent en grande partie du développement. Quoiqu'il en soit, ces contraintes semblent nous livrer quelques prédictions générales, dont l'idée portée par la théorie de la recapitulation que les premiers stades du développement sont les plus réfractaires au changement et qu'il serait dès lors plus facile de pratiquer des additions

¹⁴³⁷ Pour les adversaires, nous pensons évidemment à Goldschmidt (1933, p. 547) qui conçoit que les systèmes embryonnaires n'ont pas tous les mêmes potentialités. Pour les partisans, voir Huxley 1942, p. 525 *sq.*

¹⁴³⁸ Gould (2002, p. 1438 *sq.*) parle aussi de canalisations pour les contraintes positives, mais il nous semble que les deux expressions ne recouvrent pas exactement les mêmes processus.

¹⁴³⁹ Sur ce point, voir Laland *et al.* 2015 et tout particulièrement les sections 2a et 6.

¹⁴⁴⁰ Sur les gènes du développement, la production de contraintes, nouveautés et l'EVO-DEVO, voir Davidson 1986 ; 2002 ; Amundson 1994, 2005 ; Brakefield 2006 ; De Robertis 2008 ; Ingo et Love 2009.

¹⁴⁴¹ Maynard Smith *et al.* 1985, p. 265.

¹⁴⁴² Cf. Gilbert 1985[2000], voir tout spécialement le chapitre 22 où sont discutés quelques exemples de contraintes morphogénétiques (e.g. contraintes spécifiques liées aux particularités et la formation d'un membre comme celui des vertébrés) ; physiques (e.g. lois de diffusion, contraintes biomécaniques liées à l'élasticité des tissus et affectant les six comportements cellulaires importants lors du développement, à savoir : la division, la croissance, le changement de forme, la migration, la mort cellulaire et la sécrétion de matrice) ; phylétiques (e.g. contraintes relatives à la présence de la notochorde, contraintes relatives à l'induction lors de la neurulation).

dans les stades ultérieurs, si ce n'est terminaux¹⁴⁴³. Cependant, les additions terminales sont elles-mêmes contraintes par les structures déjà développées. Ainsi, cette intuition expliquerait que l'on ne puisse ni bouleverser en profondeur le plan d'organisation d'une lignée, ni ajouter de manière terminale une infinité de structures possibles. On aurait là une explication à ce que de nombreux savants ont observé : le rythme de l'évolution « a ralenti sa marche », puisque l'on assiste plus à la formation de nouveaux embranchements et de classes, mais seulement à l'apparition de taxons de rangs inférieurs (genre, espèces). Cet « amortissement » donnerait même l'impression « d'une évolution fin de série¹⁴⁴⁴ » au Tertiaire. Quoi qu'il en soit, la validité de cette régularité, comme du principe de récapitulation, repose sur deux mécanismes – la condensation des stades développementaux par accélération ou délétion et l'addition terminale – que Gould (1977b, p. 75) a étudiés et qui ne se produisent pas nécessairement. Profitant des réflexions de ses prédécesseurs¹⁴⁴⁵ et de nouvelles données, les travaux de Gould ont permis de dévoiler l'importance de mécanismes alternatifs et plus généralement de l'hétérochronie, soit la modification des modalités du développement et en particulier du rythme, mais aussi de la durée et l'intensité de ses différentes phases, avec de possibles troncations et ajouts. Nous n'allons pas présenter les différents types d'hétérochronie et leurs impacts évolutifs respectifs¹⁴⁴⁶. En revanche, nous considérerons d'une part que les différents modes d'hétérochronies se rapportent en substance à deux changements de rythme : l'accélération et le retardement¹⁴⁴⁷, et d'autre part que leurs conséquences évolutives peuvent s'interpréter d'un point de vue structural et sont contraintes par le contexte

¹⁴⁴³ Cf. Gould et Lewontin 1979, p. 594. C'est une idée séduisante que l'on retrouve en substance dans les écrits de Von Baer ou dans la loi de récapitulation d'Haeckel (cf. Gould 1977b, partie I). Cependant, les stades intermédiaires sont peut-être les plus durs à changer, les derniers stades restant capables d'une grande plasticité.

¹⁴⁴⁴ Les deux précédents termes entre guillemets proviennent de Grassé (1973, p. 124) et le dernier de Labbé (1932, p. 148) qui s'interrogeait alors sur les raisons d'une baisse de la puissance créatrice de la vie. La baisse du nombre d'innovations majeures dans l'histoire de la vie est aussi remarquée par Vermeij 2006, p. 1805.

¹⁴⁴⁵ Notamment sur l'importance de la néoténie, et l'accélération. D'ailleurs, « l'accélération embryogénique » ou la « tachygenèse » serait même une véritable loi de l'évolution selon Perrier 1888, p. 202 ; 1920, p. 93.

¹⁴⁴⁶ On distingue des pédomorphoses ou persistances de traits juvéniles chez l'adulte, avec soit une progénèse résultant d'une accélération : l'adulte ressemble à l'enfant et y compris pour la taille en raison d'un blocage de la croissance ou d'une acquisition précoce de la maturité sexuelle, soit une néoténie : l'adulte ressemble à l'enfant, mais sans blocage de croissance et sans maturité sexuelle précoce. Du point de vue de la croissance, on parle d'hypermorphose lorsque l'adulte est plus grand et souvent plus complexe que ses proches ancêtres. Aussi, on parle de palingénèse quand on retrouve à la suite d'une modification hétérochronique des caractères ancestraux, c'est une sorte d'atavisme. Enfin, la gérontomorphose est un terme plus rare, discutée principalement par De Beer (cf. Gould 1977b, p. 283 et 481) qui signifie que les changements n'ont lieu que dans les derniers stades du développement, ce qui aboutit à une extrême spécialisation et des impasses évolutives. Pour une présentation des changements principaux, voir le modèle de l'horloge chez Gould 1977b, p. 246 *sqq.*

¹⁴⁴⁷ L'importance de ces deux modes était déjà discutée par Cope 1887, p. 177. Gould (1977b, p. 220) va plus loin en concevant que « L'accélération et le retardement doivent être la cause de la plupart des parallèles répandus entre l'ontogénie et la phylogénie. » Voir aussi Dommergues *et al.* (1986, p. 345) qui remarquent le caractère fondamental de la dichotomie accélération/ralentissement puisque ces deux processus modulent l'impact des innovations évolutives qui apparaissent au cours du développement (Ibidem, p. 352 *sq.*).

écologique et donc la sélection naturelle. En effet, la progénèse conduit le plus souvent à une spécialisation structurale, puisque la forme adulte est acquise précocement et que celle-ci ne change que peu ou plus. À l'opposé, la néoténie et l'hypermorphose permettent d'échapper à un verrouillage du potentiel évolutif d'un point de vue structural ; elles autorisent donc une complexification comme le prévoyait Gould (1977b, p. 282-285 et 345). Qui plus est, on peut associer généralement la progénèse à une stratégie *r* – accélérer le développement peut être utile en cas de colonisation de milieux fluctuants ou rigoureux avec une importante mortalité indépendante de la densité –, tandis qu'il existe une affinité entre la néoténie et une stratégie *K* que l'on associe avec des populations stables et une forte compétition intraspécifique¹⁴⁴⁸. Cependant, la progénèse peut aboutir à d'insignes nouveautés évolutives, mais c'est en fait un processus rare qui implique une relaxation des contraintes sélectives portant sur la morphologie (Ibidem, p. 337-338 et 345), ce qui se produira à la faveur d'une série d'extinctions libérant des niches écologiques et donc en levant des pressions de sélection, comme nous le considérons au chapitre IV par l'examen des conditions qui favorisent la probabilité que se développent des monstres prometteurs.

Par les exemples précédents, on voit bien que les contraintes et l'action de la sélection sont étroitement connectées. Pourtant, l'appréciation dominante les oppose d'une quelconque manière. On admettra que les contraintes peuvent représenter pour un phénomène biologique des explications alternatives à la sélection (cf. Huneman, in Huneman et Walsh 2017, p. 76), et qu'ainsi elles réduisent son pouvoir¹⁴⁴⁹. En affirmant cela, on s'imagine qu'elles sont intégrées dans une conception « plus équilibrée de l'évolution darwinienne¹⁴⁵⁰ », mais en réalité on élude la difficulté que pose cette intégration. Selon le point de vue considéré, les contraintes sont tantôt le cadre qui limite la marge de manœuvre de la sélection, alors que dans certains écrits, c'est au contraire la sélection qui circonscrit les contraintes. Cette interchangeabilité n'est pas satisfaisante et demande à être mieux comprise, si ce n'est dépassée. Pour ce faire, il nous faut reprendre les deux possibilités que nous venons d'évoquer. À première vue, il est évident que les contraintes négatives au sens de Gould endossent bien le rôle de cadre à l'intérieur duquel elle doit exprimer son influence et dont elle ne peut pas s'extraire. Mais si l'on considère des situations dans lesquelles les contraintes positives sont importantes, comme dans la théorie de la variation facilitée de Gerhart et

¹⁴⁴⁸ Voir Gould (1977b, p. 293 et 320), mais aussi MacArthur et Wilson (1967, p. 178) sur la colonisation de nouveaux milieux par les stratégies *r*.

¹⁴⁴⁹ Voir par exemple Sober (1984, p. 23) pour l'exemple du menton dans le cas de notre espèce comme exemple de contrainte architecturale qui échappe au pouvoir de la sélection.

¹⁴⁵⁰ Brakefield 2003, p. 283.

Kirschner, la sélection « pétrit encore » une variation qui reste « abondante¹⁴⁵¹ ». Néanmoins, ce guidage de la dynamique évolutive n'est pas illimité. En effet, Gould (2002, p. 1446) considère qu'avec la canalisation, la sélection « fournit l'impulsion initiale » et qu'ensuite le changement se poursuit sur la route tracée par les contraintes propres à une lignée particulière. Dans cette perspective, les contraintes déterminent effectivement les tendances sur le long terme (Depew 1986, p. 35) de sorte qu'une fois passé le cap de « l'impulsion initiale », c'est sur elles que repose la validité de nos extrapolations. Cependant la thèse de l'extrapolation peut tout aussi bien s'appuyer sur le pouvoir de la sélection comme l'explique ici Huneman :

Si l'on suppose que la génétique des populations a le droit d'encadrer le développement – comme elle l'a fait avec diverses justifications depuis Fisher – et donc, de mettre en arrière-plan les contraintes développementales, alors un aspect de la thèse de l'extrapolation consiste à dire que cela est également valable pour la macroévolution¹⁴⁵²

Ce sont justement les travaux de Gould sur l'hétérochronie qui nous ont suggéré que la sélection puisse à tout moment encadrer indirectement les contraintes développementales en contrôlant le rythme du développement. À ce stade de notre réflexion, nous ne savons toujours pas distinguer formellement les contraintes de la sélection, puisqu'elles sont à la fois complémentaires et interchangeable. Cette dernière caractéristique tient dans ceci qu'elles réduisent toutes deux le champ des possibles, autrement dit la variation¹⁴⁵³. Comme il est délicat d'effacer la sélection du tableau des contraintes, il est utile de dégager les spécificités des contraintes que l'on rapporte à la sélection.

Une première solution consisterait à lier les contraintes sélectives à un contexte écologique et les contraintes non sélectives à des particularités structurales. Reste à savoir s'il est sensé et possible dans la pratique de raisonner ainsi. Accoler les mots de contrainte et de sélection, c'est inviter dans le flux de nos pensées la notion de compromis adaptatifs. Gould et Lewontin (1979, section 2) la brandirent à l'occasion de leur charge contre le programme adaptationniste, mais encore une fois leur critique n'impressionnera que ceux qui ignorent la

¹⁴⁵¹ Les deux termes cités proviennent de Gerhart et Kirschner 2005, p. 247.

¹⁴⁵² Cf. Huneman, in Huneman et Bouton 2017, p. 358. Cependant, l'auteur considère que les propriétés des relations entre génotype, phénotype et développement qu'ils ont discutées dans ce même écrit (cf. la section 2.3) rendent l'extrapolation selon la logique de l'encadrement du développement par les forces sélectives que décrit la génétique des populations moins susceptible d'être vérifiée sur le long terme. Mais il s'agit selon lui « d'un argument formel » qui demande une confirmation empirique.

¹⁴⁵³ Cette redondance explicative est tout à fait prégnante lorsque l'on examine les propositions de la théorie ZEFL (*zero evolutionary forces law*) de McShea et Brandon 2010. Cette théorie, que nous serons amené à discuter plus amplement au chapitre VIII, prévoit qu'en l'absence de contraintes, ce qui inclut la sélection, l'évolution démontre une tendance à la diversification qu'ils identifient avec la dérive. Or, localement, la dérive réduit la diversité, ce qui contredit leur théorie. Pour la protéger, ils sont justement obligés d'invoquer la présence inéliminable de contraintes parmi lesquelles figure toujours la sélection (Ibidem, p. 104).

richesse de la Synthèse Moderne et l'histoire du darwinisme¹⁴⁵⁴. Pour en revenir à notre proposition de classification de l'origine des contraintes, il existe bien des cas où ce sont les spécificités d'une structure qui génèrent à elles seules un compromis affectant la *fitness* d'un trait. Nous pensons notamment aux expériences de Weinreich *et al.* (2006, p. 112) qui révélèrent que certaines mutations induisent à la fois un gain d'efficacité des enzymes de type Tem-Lactamase, mais aussi une perte de stabilité¹⁴⁵⁵. Toutefois, la grande majorité des compromis adaptatifs résultent à la fois des spécificités d'un trait ou d'un ensemble de traits, en conjonction avec un contexte écologique particulier. Cela est tout à fait visible pour les traits associés à l'histoire de vie qui « sont façonnés par l'interaction de facteurs extrinsèques et intrinsèques » (Stearns 2000, p. 477). Du reste, la sélection « impose et surmonte » des contraintes de telle sorte qu'il n'en n'existe pas réellement d'absolues comme le remarque Vermeij¹⁴⁵⁶. C'est aussi ce que nous considérons avec Huneman, puisqu'il suggérait que la relation entre les contraintes et la sélection était hautement sensible à l'échelle temporelle adoptée. Prendre en compte la dimension temporelle ne saurait suffire si l'on veut disposer d'une représentation pertinente et même quantifiable du rapport de forces entre les contraintes et la sélection. Par son action cumulative, la sélection combine des traits dont l'association engendre à leur tour d'autres contraintes structurales. Dans certaines conditions, les pressions de sélection, agissant comme des contraintes extérieures sur ces traits, peuvent être levées, ce qui accélère l'évolution¹⁴⁵⁷ en annulant justement la nécessité de conserver une structure particulière pour survivre dans un environnement. Selon cette perspective, il semble toujours possible de défaire des contraintes, mais il faut du temps, un contexte favorable, et que la possibilité de réassocier les traits à l'origine d'une forme d'inertie ancrée dans la constitution des organismes soit toujours présente ou qu'elle soit restaurée. Par conséquent, le problème

¹⁴⁵⁴ Lors de notre critique du progrès, nous sous-entendions qu'Huxley (1942) discernait justement qu'en dehors des progrès dits « tout-terrain » la plupart des adaptations impliquent une sorte de spécialisation au sens d'un gain qui s'accompagne d'une restriction dans un autre domaine. La synthèse moderne n'ignorait donc pas l'existence de ces compromis. Pour s'en convaincre le lecteur pourra consulter la discussion des compromis associés à la bipédie chez Huxley (1942, p. 545, voir aussi page 567 pour une discussion plus générale). Voir également Mayr (1983, p. 331) qui concède effectivement que les compromis expliquent la suboptimalité de certains caractères, mais que cette critique ne saurait ébranler les défenseurs du programme adaptationniste. Quoi qu'il en soit, ces compromis étaient reconnus bien avant l'édification de la synthèse moderne, comme en témoigne la loi de balancement organique de Geoffroy Saint Hilaire (1818, tome 2, voir p. xxiii et p. 246) dont Darwin (1859, p. 147) n'ignorait pas l'existence. Si l'on voulait détourner une citation de Huneman (in Huneman et Walsh 2017, p. 73), on remplacera le présent par le passé dans la citation suivante : « L'adaptationnisme est toujours un adaptationnisme de compromis. »

¹⁴⁵⁵ Dans les expériences de Lenski, il semble difficile d'expliquer la perte d'efficacité d'exploitation du glucose par les mutants Citrate+ en invoquant uniquement les spécificités du transporteur de citrate impliqué dans leur capacité à le métaboliser. Sur cela, voir par exemple Blount *et al.* 2008, p. 7094 ou Lenski 2003, p. 33. Pour une discussion plus générale des compromis adaptatifs en évolution expérimentale, voir Losos *et al.* 2014, p. 233.

¹⁴⁵⁶ Cf. Vermeij 2015, p. 1, mais à condition d'exclure le caractère indépassable de certaines lois physiques.

¹⁴⁵⁷ Cf. Simpson 1944, voir la chapitre V.

des contraintes n'a de sens ultimement que si l'on possède une connaissance fine du potentiel évolutif des organismes et donc une théorie complémentaire de l'évolutivité.

6.1.3.2. L'évolutivité et les deux niveaux d'analyse de la plasticité

Nous allons maintenant examiner avec attention un concept qui s'est imposé à différents moments de notre enquête : au chapitre III avec la productivité des règles dans les simulations informatiques ; au chapitre IV par la recombinaison et la récursivité de la nouveauté¹⁴⁵⁸ ; au chapitre V avec le mode opératoire d'une sélection qui génère l'adaptation de manière cumulative¹⁴⁵⁹. Notre précédente section l'a rappelé sur le devant de la scène : l'évolutivité ne serait qu'un envers des contraintes s'il n'existait pas des structures plus productives que d'autres dans la mesure où elles altèrent l'étendue de la variation, ce qui sabote les tentatives visant à établir une franche délimitation entre des contraintes négatives et des contraintes positives¹⁴⁶⁰. Tout cela suggère que le problème de l'évolutivité est riche d'enseignements pour une théorie qui, ayant connu de nombreuses expansions, doit redevenir une synthèse. L'évolutivité constituerait même la « pierre angulaire » de la synthèse étendue à en croire Pigliucci (2008b, p. 75). Pour qu'il en soit ainsi, il faudra au moins clarifier ce que porte en elle l'évolutivité, afin que les promesses de ce concept ne s'évanouissent pas comme celles de la notion de contraintes avec laquelle elle partage une évidente polysémie¹⁴⁶¹. Celle-ci fait peser une incertitude sur l'avenir de ce concept selon Brookfield (2009, p. 46), et l'on peut craindre que l'engouement qu'il suscite et qu'atteste une analyse bibliométrique (Ibidem, p. 44), finisse par s'essouffler si l'on ne parvient pas à lui attribuer une signification claire et

¹⁴⁵⁸ Brigandt et Love (2010) notent que l'on peut définir la nouveauté en ayant le regard tourné vers le passé (c'est la non-homologie que nous avons déjà critiquée) ou tourné vers l'avenir en invoquant le concept d'évolutivité. D'ailleurs l'évolutivité présente de nombreuses similitudes avec le thème de la nouveauté dans l'évolution, puisqu'on peut lui associer une forme de gradualisme (cf. Dawkins 1976, p. 359 ; 1988, p. 219) ou encore lui appliquer une conception discontinuiste (e.g. Dawkins 1988, p. 217). Aussi, l'étude d'un point de vue structural de la nouveauté ne peut rendre compte entièrement du succès de telle ou telle branche de l'arbre de la vie, on peut ainsi tenir un discours équivalent à propos de l'évolutivité (cf. Brookfield 2001, R107-108), ce qui se vérifie par une approche expérimentale.

¹⁴⁵⁹ Le rapport entre cumulativité et sélection comme source de progrès cumulatif est brièvement discuté par Dawkins 1992, p. 1019-1020. Nous l'explorerons davantage dans cette même section.

¹⁴⁶⁰ Evans *et al.* (2014) considèrent que l'apparition répétée d'une division entre la lignée germinale et une lignée somatique – que l'on peut bien évidemment saisir comme une contrainte – a permis de lever des contraintes génétiques et développementales, avec pour conséquence générale une plus grande évolutivité qui se traduit par une augmentation du taux de spéciation chez les lignées présentant une telle division, mais aussi une plus grande diversification des cellules somatiques.

¹⁴⁶¹ C'est ce que considère Brookfield (2009) en rapprochant plus spécifiquement l'évolutivité des contraintes. Cette polysémie est aussi remarquée par Sniegowski et Murphy 2006. Voir également Minelli, in Huneman et Walsh 2017, p. 211 *sq.*

précise. En effet, on lui associe bon nombre d'expressions qui l'obscurcissent. Que faut-il entendre lorsque Richard Dawkins nous la présente comme un simulacre de prévoyance de l'évolution¹⁴⁶² ou encore « une sélection qui favorise l'évolution¹⁴⁶³ » ? Mal interprétées, ces déclarations pourraient laisser croire que le biologiste anglais ait rompu avec une orthodoxie qui abjure invariablement par-delà les décennies, les noms et leurs styles, que l'évolution ou la sélection puissent procéder en manifestant une quelconque forme d'anticipation :

Le processus d'évolution est opportuniste : la sélection naturelle favorise les variants utiles à un moment donné, quelle que soit leur éventuelle valeur. Ne possédant aucune prévoyance, la sélection tend toujours à supprimer la mutabilité. Mais l'opportunisme conduit sur le long terme à cette rétribution : les espèces ou races qui sont 'bien adaptées' au point d'abolir la mutabilité ne répondent pas au défi d'un environnement changeant. L'évolution considérée dans une perspective historique tend à perpétuer des types qui, dans un sens, ne sont pas exagérément adaptés. Ce processus de longue portée est une sorte de sélection *sub specie aeternitatis*¹⁴⁶⁴.

Ainsi, il existe des biologistes qui reconnaissent, sous le nom de sélection naturelle, de mutation, d'isolement, etc., des adaptations conçues pour répondre aux exigences des événements futurs, ceux du temps long [...]. Ce sophisme se manifeste généralement sous le déguisement d'une provision pour la « plasticité évolutionnaire¹⁴⁶⁵ ».

La sélection n'a rien à voir avec ce qui est nécessaire ou inutile, ce qui est adéquat ou inadéquat, pour une survie prolongée. Elle ne prend en compte que ce qui lui semble immédiatement meilleur vis-à-vis du pire dans un système composé d'entités alternatives, et donc concurrentes. Elle agira pour maximiser la performance reproductive moyenne, quel que soit l'effet sur la survie à long terme [...]. Ce n'est pas un mécanisme qui peut anticiper une éventuelle extinction et prendre des mesures pour l'éviter¹⁴⁶⁶.

À considérer la nature strictement *a priori* d'une adaptation, son potentiel futur est sans intérêt, si l'on s'en tient à la définition [stricte] du terme adaptation¹⁴⁶⁷.

La conception selon laquelle l'évolutivité a été sélectionnée dans l'évolution des métazoaires soulève des difficultés, car l'évolutivité semble être un trait de lignées ou de clades plutôt que des individus. [...] En outre, l'évolutivité semble conférer à l'individu un avantage futur plutôt que présent¹⁴⁶⁸.

L'évolution produit des solutions *ad hoc* pour les problèmes présents plutôt que des constitutions (*designs*) pour des besoins futurs. L'évolution ne peut pas suivre un plan préconçu, car elle manque de prévoyance¹⁴⁶⁹.

Pour tous ces savants, la sélection naturelle attribue des dons en fonction de ce qui lui passe sous la main, elle ne réfléchit pas à ce qu'elle fait et n'en prévoit pas les conséquences : elle

¹⁴⁶² Dawkins 1988, p. 219.

¹⁴⁶³ Dawkins 1976, p. 379.

¹⁴⁶⁴ Dobzhansky 1937, p. 74-75.

¹⁴⁶⁵ Williams 1966, p. 21. Ce « sophisme » (*fallacy*) est aussi repéré par Pigliucci (2008b, p. 79) notant qu'il s'agit là d'une « erreur téléologique » (*teleological fallacy*). En effet, l'évolutivité, si tant est qu'elle soit desservie par des formules ambiguës, donne l'impression de ressusciter les causes finales que la science moderne a vigoureusement rejetées.

¹⁴⁶⁶ Ibidem, p. 31-32.

¹⁴⁶⁷ Mayr 1983, p. 324. Il parlait plus précisément de l'exaptation, mais cela s'applique également à l'évolutivité.

¹⁴⁶⁸ Kirschner et Gerhart 1998, p. 8426. Voir aussi Kirschner et Gerhart 2007.

¹⁴⁶⁹ Salverda *et al.* 2011a, p. 398.

est littéralement Épiméthée¹⁴⁷⁰. Cette analogie, toute dispensable qu'elle puisse être, nous fait bien comprendre que l'évolutivité se rapporte non seulement aux propriétés des structures biologiques, mais aussi à l'action de la sélection. C'est là une première clé de lecture du problème de l'évolutivité, puisque l'on devine avec l'avant-dernière citation qu'elle implique une sélection œuvrant pour le bénéfice de clades ou de lignées, ce qui peut éclairer les affirmations confuses d'un Dawkins à son sujet, étant donné qu'il s'est montré réticent à admettre une sélection qui n'agirait pas à un niveau fondamental. La deuxième clé de lecture qui nous semble décisive tient dans son rapport conflictuel avec une conception statique de l'adaptation comme le suggérait la première citation. Les espèces qui sont « bien adaptées » manquent de « mutabilité » et ne peuvent donc pas faire face aux inéluctables changements qui surviendront dans l'environnement. Enfin, une troisième clé nous ait livré par son ancien nom. Il s'agit de la « plasticité évolutionnaire » qui évoque certes l'une de ses appellations contemporaines (l'adaptabilité évolutionnaire), mais davantage un concept récurrent dans les publications portant sur l'extension de la Synthèse Moderne : la plasticité. Or, il nous semble nécessaire de penser le rapport entre la plasticité évolutionnaire et celle que l'on accorde tout autant à la constitution des êtres vivants (leur génotype, leur structure anatomique, etc.) qu'aux organismes en tant qu'individus. Suivant cette lecture, il faudrait considérer deux niveaux de plasticité, l'un qui s'exprime à grande échelle et dans le temps long de l'évolution (l'évolutivité) et l'autre que présentent les organismes dans un contexte donné (la plasticité). La connexion entre ces deux dimensions de la plasticité est fondamentale si l'on considère les trois intuitions suivantes. 1. Pour Waddington (1957, p. 104), il faut penser la sélection comme une capacité d'adaptation à l'environnement et non un mécanisme générant un état d'adaptation statique. 2. Le lien entre adaptabilité et adaptation constitue selon Loison le « point aveugle de la théorie de l'évolution au XX^e siècle¹⁴⁷¹ ». Nous pensons qu'il s'agit bien d'un problème crucial qu'il nous faut méditer. 3. Enfin, Lewontin¹⁴⁷² remarque qu'il existerait

¹⁴⁷⁰ « Celui qui réfléchit après ». Sur le mythe d'Épiméthée, voir par exemple le *Protagoras* de Platon, p. 79-82.

¹⁴⁷¹ Cette citation s'appuie sur la réflexion de Waddington que nous venons d'indiquer. Elle a été prononcée lors de son intervention à l'occasion d'un séminaire ayant pour thème la désuétude conceptuelle. Le lecteur intéressé, et sous réserves qu'internet n'efface pas cette précieuse déclaration, pourra consulter la vidéo de sa présentation à l'adresse suivante : <https://www.youtube.com/watch?v=mEWHehf6MzM>

La formule que nous citons peut s'entendre vers la neuvième minute.

¹⁴⁷² Cf. Lewontin 1957, p. 397. Une réflexion similaire peut être faite en considérant, cette fois-ci avec Lewontin et Hubby (1966, p. 607-608), que la duplication des gènes peut transférer à l'individu le polymorphisme que les populations présentent du fait de l'hétérozygotie : « L'avantage des gènes dupliqués avec une légère différenciation par rapport à un seul gène avec des allèles différents est que dans le premier cas, chaque individu de la population peut avoir l'avantage du polymorphisme. La duplication génique offre la possibilité d'une « hétérozygotie » fixée au niveau fonctionnel, tandis que la variation allélique souffre toujours de la ségrégation des homozygotes présentant une plus faible valeur adaptative. L'hétérozygotie est donc une solution sous-optimale au problème que les gènes dupliqués résolvent de manière optimale. » Ici encore, on a bien un transfert

une tendance dans l'évolution à remplacer la flexibilité génotypique, que nous associons à l'évolutivité, par la plasticité phénotypique qu'instancient certains organismes. Cette idée est cruciale puisqu'elle évoque notre examen critique d'un progrès véritable dans l'évolution comme l'acquisition d'adaptations « tout-terrain » et donc d'une plus grande indépendance vis-à-vis du milieu. Ce préambule étant fini, nous pouvons maintenant étudier les différentes définitions contemporaines de ce concept et les notions-satellites qui évoluent dans son orbite.

L'évolutivité recoupe dans pratiquement toutes ses acceptions l'idée de sources de variabilité, ou encore de diversité, puisque ces paramètres semblent conditionner la capacité d'adaptation des populations et donc leurs futurs succès comme l'attestent de nombreuses expressions que l'on peut lire dans la littérature¹⁴⁷³. Ainsi, l'évolutivité se comprend comme une capacité à engendrer de la variabilité et se projeter dans l'avenir. Or, cette première définition n'est pas tout à fait exacte. Généralement, les auteurs tiennent à préciser qu'il s'agit plus spécifiquement d'une capacité à générer de la variation héritable non létale ou qui n'est pas inconditionnellement délétère¹⁴⁷⁴. Cette précision provoque notre étonnement, car il faut envisager des mécanismes afin que ces variations ne compromettent pas automatiquement la survie ; ses possibilités doivent donc être restreintes dans une certaine mesure, mais à part supposer qu'il ne s'agit là que d'un résultat de la sélection passée, on peine à imaginer un procédé qui évite à coup sûr ces issues fatales¹⁴⁷⁵. Quant à la précision sur le caractère non obligatoirement délétère, elle ne nous apprend pas grand-chose, excepté que le système n'anticipe pas toutes les issues qu'il peut provoquer d'un point de vue adaptatif et qui dépendent de l'environnement. Examinons maintenant par quels types de mécanismes ces conditions pourraient être satisfaites. Chez les bactéries, il existe non seulement des régions de leur génome plus mutables que d'autres comme nous le mentionnions en évoquant les biais

apparent de la plasticité à grande échelle (la population) vers l'individu. De plus, les gènes dupliqués pourront « dérivés de manière libre » vers de nouvelle fonction comme le remarquaient Ohno *et al.* (1968, p. 178), et si ce n'est pas le cas, la duplication offrira toujours les avantages de redondance structurale comme nous l'avons envisagée au chapitre IV, ou encore de la transcription en série pour les gènes de classe I.

¹⁴⁷³ Cela transparait dans les références que nous allons indiquer. Pour Darwin (1859 p. 110) la variabilité est une sorte de garantie contre l'extinction comme nous le considérons au chapitre IV. Haldane (1937a, p. 348-349) accorde une positivité au fardeau mutationnel car c'est un « prérequis » pour évoluer davantage et faire face aux futurs environnements. Jacob (1981, p. 117) nous entretient bien d'une diversité « pour parer au possible ». Quant à Eldredge (1998, p. 155), il nous affirme à propos des réussites de l'agriculture que « la diversité génétique est la clé du passé, du présent et du futur ». Enfin, Salverda *et al.* (2011a, p. 400) ne disent pas mieux que les auteurs précédents : « La taille d'une population et son taux de mutation déterminent dans quelle mesure une population peut se projeter dans le futur. »

¹⁴⁷⁴ Voir Masel et Trotter (2010) pour l'idée de variation qui n'est pas toujours délétère ; Wagner et Altenberg (1996) ; Laland *et al.* (2015, point ii du tableau 3) pour la production de variations non létales ; Caianiello (in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 213) associe l'évolutivité à la « production de changement phénotypique tolérable » et Nicoglou (2013, p. 207) à la capacité à générer de la plasticité et de la diversité adaptative.

¹⁴⁷⁵ Nous excluons ici l'intelligence comme source d'évolutivité pour l'évolution culturelle, mais elle ne permet pas non plus d'éviter ce problème à moins justement de disposer d'une connaissance parfaite de l'avenir.

mutationnels¹⁴⁷⁶, mais aussi une variété de mécanismes mutateurs¹⁴⁷⁷ que l'on peut interpréter en suivant la logique de la sélection de second ordre défendue par Dawkins (cf. Tenaillon *et al.* 2001), comme une source d'évolutivité. Ces mécanismes, comme l'a démontré Merlin (2009 ; 2013) en défendant la notion de hasard évolutionnaire, ne produisent pas toujours des résultats favorables et peuvent même dans certains cas aboutir à la mort de celui qui les met en œuvre. Cependant, ils offrent de possibles avantages en cas de changements dans l'environnement et il faut donc considérer que ces bénéfices dépendent fortement du milieu et de l'échelle temporelle envisagés. En effet, il est utile de se modifier si l'environnement change également, mais s'il se stabilise le maintien d'un phénotype hypermutateur se révélera contre-productif (cf. Giraud *et al.* 2001). Pour des bactéries pathogènes, l'exploitation d'un nouvel hôte représente justement un nouvel environnement. Il est donc profitable qu'elles accélèrent leur évolution par un phénotype mutateur, quoique cette manœuvre finisse toujours par atteindre une limite, et notamment en raison d'une possible interférence clonale (De Visser *et al.* 1999). Notons par ailleurs que ces processus mutateurs n'existent pas seulement chez les procaryotes, puisqu'on peut considérer que la faible fidélité de certaines polymérases virales est l'objet d'une sélection pour l'évolutivité. Un même raisonnement s'applique à l'hypermutation somatique des lymphocytes *B* activés qui réalise l'enzyme nommée AID¹⁴⁷⁸. Cependant, les virus qui présentent une faible fidélité peuvent éventuellement produire des variants de moindre *fitness*, voire non fonctionnels, tout comme l'hypermutation somatique peut théoriquement engendrer des maladies auto-immunes.

Si l'on adopte un point de vue structural, on pourra raisonnablement supposer que l'évolutivité du matériel génétique pour des structures circulaires, comme on en trouve chez la plupart des bactéries¹⁴⁷⁹, n'est pas aussi grande que celle des structures linéaires et donc ouvertes comme les chromosomes des eucaryotes. Nous n'avons pas trouvé d'étude complète sur ce sujet, mais il semble intuitif de penser qu'il est plus aisé d'ajouter de nouvelles séquences chez les eucaryotes que chez les bactéries. Avec la reproduction sexuée, il s'agit sans doute d'une explication majeure de la plus grande évolutivité des eucaryotes. Une autre source d'évolutivité se découvre au niveau génétique quand on considère la modularité des gènes. Nous l'avons associée à l'atomisation des caractères transmissibles avec Gayon (1992,

¹⁴⁷⁶ Voir par exemple la distinction qu'établissent Moxon *et al.* (1994) entre des gènes de contingence mutant fréquemment et des gènes d'entretien plus conservés.

¹⁴⁷⁷ Pour une présentation synthétique de quelques mécanismes mutateurs, comme l'inactivation des systèmes réparateurs, le détournement du système SOS, voir Merlin 2009, p. 186 *sq.* ; Merlin 2013, p. 112 et 153.

¹⁴⁷⁸ Le sigle signifie *Activation-induced cytidine deaminase*.

¹⁴⁷⁹ Certaines bactéries ont des chromosomes linéaire et circulaire à l'exemple d'*Agrobacterium tumefaciens*.

p. 72) et l'on se souviendra qu'elle était critiquée comme l'une des thèses du programme adaptationniste par Gould et Lewontin (1979, p. 585). En outre, on peut même la considérer comme une condition de possibilité de l'adaptation avec Lewontin (1978, p. 230). Il faut que les traits soient à quelque niveau indépendants pour qu'ils se recombinent et que nous n'évoluions pas dans un monde dominé par des contraintes¹⁴⁸⁰. Néanmoins, on peut accepter avec Mayr (1983, p. 333) que la modularité est nécessaire pour l'évolution sans verser dans une forme excessive d'atomisme qui nierait l'existence des contraintes, ou encore une variété d'holisme qui entraverait constamment les opportunités d'évolution offertes aux organismes. La modularité est donc une caractéristique précieuse en ce qu'elle permet à des entités de se séparer et d'évoluer de manière indépendante (Pigliucci 2008b, p. 77). Cela permet non seulement d'échapper à des contraintes internes, mais aussi d'engendrer de la variation sans pour autant nécessiter l'apparition d'importantes mutations puisque les modules d'un réseau de gènes peuvent se recombinaison de manière productive¹⁴⁸¹. Cette modularité est aussi présente à un niveau supérieur d'organisation où elle explique en grande partie l'existence de systèmes embryonnaires capables d'engendrer une plus grande diversité d'organisation que d'autres, comme l'observent par exemple Alberch (1991) et Dawkins (1996). Cette fécondité trouve bien son origine dans l'architecture modulaire des organismes. Il en est ainsi chez ceux qui présentent une importante segmentation ou métamérisation¹⁴⁸². Comme nous le disions, la modularité lève des contraintes internes, puisqu'elle rend plus accessible certaines variations (Stadler *et al.* 2001, p. 267), mais cette forme d'évolutivité est aussi profitable dans la mesure où elle accroît le nombre de solutions adaptatives qui s'offrent à un organisme en s'opposant à l'épistasie comme source de contraintes¹⁴⁸³.

Une autre caractéristique que l'on trouve associée à l'évolutivité est la robustesse. Avec Masel et Trotter (2010, p. 406) nous comprenons l'évolutivité comme une capacité à générer de la variation héritable qui n'est pas immanquablement délétère, et c'est justement ce que la robustesse permet de réaliser. Au chapitre IV, nous avons rencontré une première manière de la réaliser en considérant les bénéfices de la redondance structurale. Cette notion s'applique

¹⁴⁸⁰ L'autre condition que donne Lewontin (1978) pour qualifier un trait donné d'adaptation est la continuité entre des petits changements qui affectent ce trait et ses effets dans l'environnement.

¹⁴⁸¹ Cf. Carroll 2001, p. 1107. Voir aussi Carroll 2005, chapitre I, mais encore Müller et Newman 2005, p. 495.

¹⁴⁸² Cf. Dawkins 1988, p. 217 ; Dawkins 1996, et tout spécialement le chapitre 7.

¹⁴⁸³ La modularité diminue le caractère rugueux du paysage adaptatif contre l'épistasie qui accentue cette topographie (cf. Colegrave et Collins 2008, p. 467). Nous discuterons plus avant de cette topique de l'évolution produite par Wright au chapitre VIII. Pour l'heure, nous nous contenterons simplement d'indiquer qu'un paysage lisse présente quelques pics de valeurs adaptatives que les organismes peuvent facilement gravir, alors qu'un paysage rugueux en affiche de très nombreux qui n'offrent que très peu d'écarts du point de vue des valeurs adaptatives les uns par rapport aux autres.

aussi bien aux répétitions de séquences nucléotidiques¹⁴⁸⁴ qu'à l'organisation des réseaux de régulation (Wagner et Wright 2007, p. 164). Une autre manière de fabriquer de la robustesse consiste dans la mise en réserve d'une variation qui sera de fait cryptique, comme c'est le cas grâce aux protéines du choc thermique (Rutherford et Lindquist 1998 ; Queitsch *et al.* 2002). Cette variation cryptique pourra être libérée en cas de stress et se révéler utile si les pressions de sélection en venaient à s'altérer. On peut donc discerner dans la robustesse un « allié inattendu de l'évolutivité » (Minelli, in Huneman et Walsh 2017, p. 215) puisque le fait de tamponner la variation ralentit généralement l'évolution d'un trait, mais ici on thésaurise la matière permettant d'explorer l'espace génotypique (De Visser *et al.* 2003, p. 1970). Pour cela, il faut que les variations soient tamponnées, et donc neutralisées comme dans l'exemple des protéines chaperons, ou qu'elles soient neutres au moment de leur apparition. Néanmoins, si cette neutralité était absolue la robustesse ne saurait favoriser l'évolutivité puisqu'elle ne produirait pas de bénéfices susceptibles de motiver l'exploration des trajectoires évolutives subséquentes. Il faut donc redéfinir la neutralité de manière contextuelle en la restreignant à des changements qui n'affectent pas nécessairement de manière négative d'autres parties d'un système biologique (Wagner 2005, p. 1776). Par cette approche, on retrouve la définition de la modularité et l'on saisit que la neutralité est tout aussi relative que l'adaptation.

Dans les lignes qui précèdent, nous avons pu donner un écho aux hypothèses de travail que nous comptons suivre au début de cette section. L'évolutivité se rapporte effectivement à une mutabilité qui peut s'opposer à la bonne adaptation des organismes, comme elle peut la favoriser en cas de changement du milieu si tant est que les variations ne soient pas toujours neutres. Dans cette perspective, il existe un conflit entre une sélection agissant au présent, et une évolutivité qui semble préparer l'avenir. Cet antagonisme s'explique principalement par le fait que le processus sélectif érode de manière tendancielle la variation. Cela éclaire aussi la difficulté relative à l'élaboration d'un concept universel de *fitness*, puisque l'adaptation diverge pour cette même raison de l'adaptabilité (cf. Van Valen 1976a, p. 190). En effet, les organismes sont soumis à une double contrainte, puisqu'ils doivent maintenir une adaptation suffisante et disposer d'une variabilité qui rompt avec « l'uniformité adaptative¹⁴⁸⁵ » que l'on

¹⁴⁸⁴ Voir par exemple la notion de réserve exaptative chez Gould (2002, p. 1775 ; Brosius et Gould 1992) qui se rapporte justement à la redondance de séquences nucléotidiques, et notamment ce que l'on a considéré être de l'ADN poubelle, comme une source d'évolutivité.

¹⁴⁸⁵ Nous faisons référence à cette considération de Dobzhansky (1937, p. 282) : « À tout moment, le niveau adaptatif moyen d'une espèce fragmentée en petites populations est susceptible d'être inférieur à celui d'une grande non divisée ; la plasticité évolutionnaire doit être obtenue au prix du sacrifice d'une certaine uniformité adaptative. » Voir également p. 73 pour y lire une proposition similaire. Cependant, il admet aussi qu'une espèce doit trouver un équilibre entre l'adaptation et l'adaptabilité : « Pour se maintenir en harmonie dans un

supposerait optimale dans un monde statique. Cependant, tous les auteurs ne définissent pas l'évolutivité de telle sorte qu'elle paraisse contredire le processus de sélection. Il est même fréquent de les associer en définissant l'évolutivité comme une capacité de réponse à la sélection justement parce que son moteur est la variation¹⁴⁸⁶. Aussi, l'évolutivité est en elle-même un caractère positivement sélectionné parce qu'elle produit du « bien » (Pigliucci 2008b, p. 77) ou « un potentiel d'adaptation » (Laland *et al.* 2015), et comme nous l'avons vu avec Maynard Smith (1989, p. 242-243), elle réduit considérablement le risque d'extinction. Or, pour que l'évolutivité soit sélectionnée, il faut qu'elle soit cumulable et héritable¹⁴⁸⁷. C'est vrai de la reproduction sexuée étant donné qu'elle produit des variations qui ne sont pas toutes délétères, comme elle est évidemment transmise et modifiable de manière cumulative.

Nous disposons là de raisons suffisantes pour étudier le rapport entre l'évolutivité et ce véritable « chef d'œuvre de la nature¹⁴⁸⁸ » qu'est la reproduction sexuée. Les évolutionnistes se sont presque tous accordés pour la créditer de nombreux avantages, bien qu'ils puissent toujours entretenir quelques contentieux sur son origine et l'interprétation fine qu'il convient de lui appliquer. Déjà Darwin (1859, p. 96-101) remarquait les bienfaits des croisements, et il déclara même que « La nature nous dit de la manière la plus éloquente qu'elle tient en horreur l'autofécondation perpétuelle¹⁴⁸⁹. » Quant à August Weismann (1889, p. 281), il la comprend non seulement comme une source de variabilité, mais la rapproche de notre conception de l'évolutivité en soutenant que la sélection peut véritablement produire de la nouveauté cumulative chez les espèces à reproduction sexuée¹⁴⁹⁰. En effet, la reproduction sexuée est le

environnement changeant, l'organisme doit être non seulement adapté mais aussi adaptable. » Dobzhansky 1962b, p. 289. Aussi, Wright (1931, p. 151) conçoit qu'il faut prendre en compte non seulement la taille de la population, mais encore l'intensité de la sélection. En conséquence, il faut que celle-ci diminue pour que l'on restaure de la variabilité et donc de « la plasticité évolutionnaire ».

¹⁴⁸⁶ Voir par exemple Houle 1992 ; Altenberg 1994 ; Colegrave et Collins 2008 ; Hansen *et al.* 2011. Nous reviendrons sur les conceptions de Houle, Hansen et leurs collègues au chapitre VIII puisque leur définition de l'évolutivité demande de la distinguer de l'héritabilité que nous avons choisi de ne pas discuter au chapitre VI.

¹⁴⁸⁷ Cf. Dawkins 1976, p. 359 ; 1988, p. 219. Rappelons pour mémoire que nous avons envisagé au chapitre III l'héritabilité de l'évolutivité (cf. Lehman et Stanley 2013 ; Lehman et Miikkulainen 2015).

¹⁴⁸⁸ Nous empruntons cette formule à Bell (1982). Elle fait partie du titre de son ouvrage discutant les théories sur l'origine et la signification évolutive de la reproduction sexuée. Voir aussi les ouvrages de Ghiselin (1974) et Maynard Smith (1978b) à ce sujet. Le lecteur intéressé préférant une présentation courte des théories sur la reproduction sexuée pourra consulter Stearns 1985. La théorie de Ghiselin (*tangled bank hypothesis*) qui accorde à ce processus de diminuer la compétition dans un milieu saturé, ouvrant ainsi de nouvelles opportunités, est notamment discutée par Stearns (Ibidem, p. 1232).

¹⁴⁸⁹ Darwin 1862, p. 359. On trouve une expression similaire au chapitre XVII de Darwin 1868.

¹⁴⁹⁰ Ibidem, p. 275. Pour une quasi-confirmation des vues de Weismann sur les bienfaits de la reproduction sexuée, voir Hoekstra 2005. Cependant, il ne faut pas y voir une validation pure et simple de ses conceptions étant donné que l'auteur interroge les modalités de cet avantage. À ce propos, le lecteur intéressé découvrira un soutien aux opinions de Weismann dans la personne de Dobzhansky (1937, p. 260), et une modélisation du rapport coûts/bénéfices largement en faveur des bénéfiques chez Feigel 2009. Les coûts de la reproduction sexuée se rapporte notamment à la méiose, à la production de gamètes, la recherche d'un partenaire, etc.

mécanisme principal par lequel s'effectuent les recombinaisons que nous avons reconnues comme l'origine ultime de toutes nouveautés. À en croire Darlington (in Darlington et Mather 1949, p. 50), sa fonction serait bien « d'exposer à la sélection toutes les combinaisons de gènes qu'elle peut produire ». On peut même étendre le schème de la reproduction sexuée à tous les organismes qui recombinent leur matériel génétique¹⁴⁹¹, mais nous préférons conserver la distinction entre un processus général (la recombinaison) et un mécanisme (la reproduction sexuée) qui n'en représente qu'une forme particulière. Cela étant dit, il nous faut encore examiner ce qui la distingue d'un autre mode de recombinaison des séquences nucléotidiques qui se réaliserait à l'intérieur d'un organisme.

Dans l'introduction de cette section, nous notions avec une citation de Kirschner et Gerhart que l'évolutivité se pense davantage comme un type de sélection au bénéfice des lignées qu'un profit pour l'individu. On peut difficilement en attribuer les bienfaits à un seul organisme, tandis que nous pouvons très bien considérer qu'un mammifère jouira de la recombinaison VDJ, dût-il finir seul sa vie et ne pas se reproduire¹⁴⁹². La reproduction sexuée est très certainement le processus qui réussit à convaincre des grands noms de la biologie admettant principalement une sélection organismique ou encore génique, et qui se montrèrent rétifs aux autres niveaux, que la sélection puisse avoir pour objet une lignée. Nous pensons notamment à Dobzhansky (1937, p. 260) qui concevait que l'individu est la cible de la sélection chez les asexués, tandis que c'est la population qui le serait si l'on prend en compte la reproduction sexuée ; Fisher (1930, p. 49-50) qui critiquait une sélection agissant pour le bien d'un groupe ou d'une espèce, tout en établissant une exception pour la reproduction sexuée ; Williams (1966, p. 127-128) qui s'en méfia en tant qu'adaptation biotique générant de la plasticité évolutionnaire pour finir par l'accepter comme une sélection de clade (1992, p.

¹⁴⁹¹ C'est ce que fait Godfrey-Smith (2009, p. 35) lorsqu'il déclare que « Même les virus peuvent se reproduire sexuellement. » Il est vrai que la recombinaison des virus, comme ceux de la grippe, ressemble à de la reproduction sexuée, mais nous choisissons de ne pas les confondre. Sur ces mécanismes, voir Pérez-Losada *et al.* 2015. De même, nous considérons que les rotifères bdelloïdes rotifères effectuent des recombinaisons et non de la reproduction sexuée *stricto sensu*. Ces protostomiens sont pris par Maynard Smith (1988, p. 168) comme un exemple d'espèces ayant perdu la reproduction sexuée sans avoir été sanctionnées par un processus de sélection d'espèces qui éliminerait tôt ou tard les lignées manquant de diversité et qui ne peuvent de ce fait affronter les fluctuations de l'environnement sur le long terme. Identiquement, nous nous refusons à parler de la recombinaison VDJ comme une forme de sexe, quoiqu'il s'agisse bien d'une source restreinte d'évolutivité, car ses résultats ne sont pas transmissibles à la descendance. Enfin, il est censé de donner plus d'importance à l'idée générale de recombinaison que d'étendre les particularités de la reproduction sexuée, puisque l'on peut justifier l'atomisme au niveau génétique que nous défendons en considérant qu'un gène peut se définir par sa capacité à se recombiner : « Dans ce livre, j'utilise le terme gène pour signifier ce qui se ségrège et se recombine selon une fréquence appréciable. » Williams (1966, p. 24).

¹⁴⁹² Une remarque similaire peut s'appliquer à l'épissage alternatif et en trans, en tant que mécanismes que l'on peut rapporter à notre définition de l'évolutivité dans la mesure où il s'agit de produire des recombinaisons, mais cette fois plus éphémères, puisqu'elles portent sur des pré-ARNm. C'est donc une source de plasticité.

35) ; Maynard Smith qui reconnut à de nombreuses reprises l'avantage qu'elle apporte aux populations, espèces et clades¹⁴⁹³. En effet, on peut considérer que la reproduction sexuée est source de plasticité évolutive comme le fit Huxley¹⁴⁹⁴ en s'appuyant sur des considérations développées par Darlington. Ce dernier considère justement que la stérilité des hybrides et les recombinaisons chromosomiques ratées ne sont en somme que le prix payé par une espèce pour profiter des avantages provenant des adaptations qui seront produites par recombinaison dans les futures générations (Darlington 1939, p. 107). Il pense la méiose comme une véritable « révolution » et une « vraie discontinuité » dans l'évolution (Ibidem, p. 125), puisqu'elle se comprend selon son principe d'anticipation comme une adaptation qui favorise la postérité (Ibidem, p. 125). Il l'oppose clairement à l'apomixie qui ne serait en fait qu'une « impasse » (Ibidem, p. 113), et le signe d'un manque d'évolutivité. Malheureusement, son principe d'anticipation le conduit à envisager que ces adaptations « favorisant la postérité » n'ont pas pu être engendrées par une sélection agissant au présent (Ibidem, p. 132). Bien que sa conception soit compréhensible, nous croyons qu'il s'agit là d'une erreur d'interprétation. Quand bien même l'on restreindrait ses bénéfices à une seule génération, comme c'est le cas lorsque l'on considère des espèces qui profitent de la reproduction sexuée afin de coloniser un nouveau milieu pour ensuite se multiplier grâce à la parthénogenèse – à l'exemple des pucerons –, la simple production de variabilité est immédiatement bénéfique¹⁴⁹⁵. En outre, l'hypothèse du rivage luxuriant de Ghiselin nous laisse penser que la reproduction sexuée, par la variabilité qu'elle génère, réduit la compétition entre les descendants d'une lignée même sur le court terme. Enfin, si l'on considère une échelle temporelle plus grande, il suffit que l'évolutivité apportée par ce mode de reproduction soit sélectionnée même indirectement, et si elle se révèle héritable (Lehman et Stanley 2013 ; Lehman et Miikkulainen 2015), elle pourra être subséquemment raffinée de

¹⁴⁹³ E.g. Maynard Smith 1974, p. 299 ; 1988, p. 168 *sq.* C'est encore la reproduction sexuée qui contraint Bourrat (2015a ; 2015c) à prendre en compte l'échelle temporelle dans le calcul de la *fitness*, vu que les espèces asexuées sont avantagées dans les environnements stables alors que ce sont les espèces à reproduction sexuée qui le sont dans un environnement changeant. Cependant, l'auteur (Bourrat 2015b) soutient une sélection organismique qu'il semble difficile de conjuguer avec un bénéfice qu'il concède dans ce cas à des lignées.

¹⁴⁹⁴ « Par conséquent, [la plasticité apportée par la reproduction sexuée] favorise à la fois la spécialisation progressive et la plasticité en réponse aux changements aléatoires de l'environnement. [...] Ainsi, la variation du type de reproduction sexuée modifiera l'accent mis sur sa fonction évolutive (Darlington, 1939) : la plasticité évolutive sera davantage favorisée par le croisement, la stabilité évolutive par la consanguinité. [...] La plasticité recombinaisonnelle sera particulièrement précieuse lorsque les conditions varient et deviennent moins favorables. » Huxley 1942, p. 84.

¹⁴⁹⁵ Pourtant, Dobzhansky (1950, p. 216) admet plus généralement que l'évolution place « le plus haut bonus » (*premium*) sur la « flexibilité » dans des environnements changeants, mais des espèces asexuées, que cet état soit ancestral ou récemment acquis, peuvent détenir un avantage lors d'une phase de colonisation en vertu du moindre coût de leur mode de reproduction, quoiqu'ils ne le conservent pas indéfiniment puisque l'absence de reproduction sexuée se traduit par « une perte ou une limitation de la plasticité évolutive » (Ibidem, p. 219).

manière cumulative comme n'importe quelle adaptation. Toutefois, lorsqu'on considère avec Maynard Smith (1988, p. 165 *sqq.*) que ce caractère explique la sélection de clades vu que des lignées qui la perdent sont bien souvent destinées à disparaître, il ne faut point penser ce bénéfique sans étudier d'autres critères sélectifs, comme les conditions écologiques locales¹⁴⁹⁶.

En outre, la reproduction sexuée a pu être sélectionnée non seulement parce qu'elle produit des combinaisons, mais de surcroît parce qu'elle les produit rapidement. Ainsi, elle accélère l'évolution de ceux qui la pratiquent¹⁴⁹⁷. Cette accélération est profitable lors des phases de colonisation comme nous le notions, mais plus généralement si l'environnement varie constamment, et ce en adéquation avec le modèle de la reine rouge, vu qu'il décrit une course aux armes entre espèces (cf. Maynard Smith 1988, p. 168 *sq.*). Cette accélération de l'évolution était justement l'un des avantages que discutait Muller en lien avec son hypothèse du cliquet¹⁴⁹⁸. Aussi, la reproduction sexuée a pour bénéfice inestimable de combiner des mutations, créant ainsi « un riche champ de variation » (Wright 1931, p. 145) qui est d'autant profitable qu'il existe des formes d'épistasie synergétique selon l'hypothèse de Kondrashov¹⁴⁹⁹. Néanmoins, elle peut défaire des combinaisons positives d'un point de vue adaptatif par les processus qui surviennent lors de la méiose. La reproduction sexuée effectue donc un double transfert de la variation : du groupe vers l'individu et inversement. C'est le cas si l'on considère l'hétérozygotie et la dominance, puisque ce dernier état met en réserve de la variation dans un individu et en masque les effets (cf. Huxley 1942, p. 84). Il s'agit donc d'une forme de robustesse emmagasinant de la plasticité évolutionnaire qui se révélera hypothétiquement avantageuse lorsque le milieu se modifiera¹⁵⁰⁰. Par ailleurs, ce mécanisme de transfert, associé à la liaison physique des gènes sur un même chromosome, explique sans doute l'accroissement de la plasticité des organismes que nous demandait de considérer

¹⁴⁹⁶ Sur ce point, voir la critique des définitions circulaires de l'évolutivité qui ne prennent pas en compte le contexte écologique chez Brookfield 2001.

¹⁴⁹⁷ Cf. Maynard Smith 1974 ; Maynard Smith 1988 ; p. 165-168 ; Losos *et al.* 2014, p. 232

¹⁴⁹⁸ Cf. Muller (1932 ; 1964, p. 8) pour l'hypothèse du cliquet, mais aussi Muller (1958 ; 1964) pour l'étude de l'accélération du rythme de l'évolution suscitée par la reproduction sexuée. Il nuance d'ailleurs ce rapport en considérant des espèces qui disposent de la reproduction sexuée, mais sans faire d'importants croisements (1964, p. 6). Aussi, cette accélération ne se vérifie qu'à grande échelle puisque certains croisements défont en partie les recombinaisons, ce qui n'est pas le cas chez des espèces asexuées (Ibidem, p. 7). Quoi qu'il en soit, Muller admet que la reproduction sexuée est un bienfait, c'est même « un luxe qui est devenu une nécessité » (Ibidem, p. 8). Pour une discussion des thèses de Muller, voir Crow 2006. Ce dernier remarque qu'il faut toujours considérer en sus de ses effets sur le rythme de l'évolution, le fait que la compétition et ses modalités peuvent différer entre des lignées composées d'organismes asexués et d'autres sexués (Ibidem, p. 513-514).

¹⁴⁹⁹ Cf. Kondrashov 1988. Pour décrire brièvement cette hypothèse, nous dirons qu'il s'agit de rassembler des mutations légèrement délétères séparément, mais qui le sont fortement une fois associées de telle sorte que leurs porteurs sont pratiquement certains d'être éliminés.

¹⁵⁰⁰ Cf. Williams 1966, p. 141. La dominance a notamment été interprétée comme une « prévoyance » de l'évolution par Darlington. Le lecteur pourra lire une critique de cette appréciation chez Grene (1961, p. 40) qui remarque la contradiction entre les bénéfices sur le long terme et ceux qu'elle peut engendrer sur le long terme.

Lewontin dans l'introduction de cette section. Rassembler des gènes ou des allèles dans un individu dote celui-ci d'un ensemble de traits qui décuplent en principe sa palette de réaction face aux défis du milieu ; il devient de fait plus plastique par la reproduction sexuée comme le reconnaissait Lerner (1954, p. 82) avec son concept d'homéostasie génétique¹⁵⁰¹.

Par cette dernière considération, nous venons d'envisager une manière de mettre en relation la plasticité évolutionnaire et la plasticité des organismes. Nous allons maintenant étudier ce concept afin de cerner ce qu'il peut nous apporter pour la prédiction de l'évolution. Bien que cette notion ait été déconsidérée du fait de la labilité évolutionnaire des phénomènes qu'elle englobe¹⁵⁰², elle fait l'objet d'un regain d'intérêt dans les publications contemporaines et certains lui prêteraient même le pouvoir d'opérer « une rénovation¹⁵⁰³ » de la synthèse évolutionniste. La plasticité comme déformabilité des structures biologiques se découvre à toutes les échelles (Gargaud et Lecointre 2013, p. 274-275) et comme les mots de contraintes ou d'évolutivité, elle présente une largesse sémantique qui doit nous faire craindre à en croire Morange que ce concept fasse stagner et non progresser notre intelligence de l'évolution¹⁵⁰⁴. Après cette mise en garde, il faut observer que des évolutionnistes, du darwinien convaincu à ses critiques, l'ont apprécié comme une source notable de nouveautés ou la condition de leur

¹⁵⁰¹ Mais il ne s'agit là que l'une des formes d'homéostasie génétique considérées par Lerner. À ce propos, on trouve des interprétations contradictoires dans la littérature. Nicoglou (2013, p. 230) prétend que c'est à l'homozygotie (qu'elle orthographe également « homozygosie », de même pour « hétérozygosie ») qu'il faut associer un maximum de plasticité : « Tout d'abord, la « superdominance » [*overdominance*] exprime le fait qu'il existe une relation inversement proportionnelle entre hétérozygotie et plasticité : plus un génotype est homozygote, plus sa norme de réaction (sa réponse phénotypique selon les environnements) sera plastique. Ce modèle considère, sans le démontrer formellement, que la plasticité est en quelque sorte un « accident » qui résulte d'une perte ou d'une réduction de l'homéostasie dans un génotype, conduisant à un excès d'homozygotie du génotype (Lerner 1954, Gillespie and Turelli 1989) » Mettons de côté le problème de la superdominance comme explication critiquable de l'hétérosisme pour considérer le contresens qu'elle commet. Lerner (1954, p. 105) considère justement que la consanguinité et donc l'homozygotie provoque une réduction de plasticité. D'ailleurs Lerner associe clairement l'hétérozygotie à son concept d'homéostasie génétique et des normes de réaction plus variées, et ce en lien avec la vigueur de l'hybride comparée à celle des homozygotes (Ibidem, p. 6).

¹⁵⁰² Cf. Darwin (1859) dont nous rappelions en 6.1.1 qu'il déconsidérait les variations non héréditaires ou encore Williams (1966) qui refusait d'admettre le phénotype comme cible de la sélection en raison de sa labilité. Laland *et al.* (2015, section 3) jugent que dans le cadre de la synthèse moderne, la plasticité phénotypique n'était qu'une cause proximale et secondaire, « sans conséquences » d'un point de vue évolutionnaire.

¹⁵⁰³ Nous citons là une formule de Nicoglou (2013, p. 16) dont la thèse et de nombreux travaux (e.g. Nicoglou 2011 ; 2014 ; 2015) portent sur ce concept, son histoire et son importance dans la dynamique évolutive comme dans la théorie de l'évolution. L'auteure détaille de manière rigoureuse la longue histoire de ce concept dont la signification est très ample puisqu'il désignait avant l'évolutionnisme un pouvoir, passif ou actif, d'adopter de nouvelles formes (cf. Nicoglou 2013, p. 19).

¹⁵⁰⁴ Nous reformulons ici cette déclaration de Morange (in Loison 2010, p. 4) : « J'ai peur que le terme plasticité ne serve, comme il y a un siècle, de paravent à l'ignorance, et ne retarde l'avènement d'explications solides. » D'une certaine manière, la thèse de Nicoglou (2013, p. 441-442) lui donne raison puisqu'elle affirme ceci : « Pour ce qui est de la définition plus récente, et plus large, le cadre théorique, qui permet de rendre compte de manière unifiée des différents phénomènes de plasticité, reste trop flou et englobant pour qu'on puisse espérer que leur examen puisse contribuer à réellement accroître notre compréhension empirique du phénomène de la plasticité. Pour résumer notre pensée en une phrase : le concept de plasticité est utile en biologie de manière empirique et locale ; il est toujours ambigu quand il est considéré de manière abstraite et générique. »

apparition. Mayr (1960, p. 371 ; 1982, p. 565) admet que les changements de comportement initient des nouveautés qui pourront se perfectionner sous le regard vigilant de la sélection. On retrouve là une considération semblable à l'hypothèse que proposa Baldwin (1896 ; 1902) selon laquelle la faculté d'apprentissage est positivement sélectionnée, qu'elle peut donc se renforcer et accélérer l'évolution (cf. Dennett 1995, p. 79). Après quoi, un comportement ou encore les structures affectées par ce comportement pourront acquérir un soubassement héréditaire. C'est ce que Simpson appelle l'effet Baldwin et que l'on rapproche régulièrement de l'assimilation génétique de Waddington (1942 ; 1953) qui n'est cependant pas suscitée spécialement par de nouveaux comportements, mais davantage par des perturbations critiques de l'environnement¹⁵⁰⁵. West-Eberhard (2003 ; 2005, p. 614) est une chercheuse qui défend la réévaluation de l'importance évolutive des phénomènes de plasticité, mais elle est aussi à l'origine d'une variante des notions précédentes avec l'idée d'accommodation génétique qui prend en compte les changements de fréquence du trait lors de la phase d'assimilation génétique, mais aussi du régime sélectif auquel est soumis ce trait. En outre, il semble que la plasticité soit dans cette version en grande partie conservée (Levis et Pfennig 2020, p. 444). Toujours est-il qu'à la différence d'un effet Baldwin ou de l'assimilation génétique que l'on a coutume de cantonner à la microévolution, West-Eberhard soutient qu'il s'agit d'une authentique cause de macroévolution¹⁵⁰⁶, bien que l'on manque de données quantitatives pour évaluer l'importance évolutive de ce processus. Par-delà leurs fines différences, l'effet Baldwin, l'assimilation génétique, et l'accommodation génétique ont pour dénominateur commun d'admettre que l'environnement fournisse l'impulsion initiale pour un changement évolutif donné que les gènes suivront après coup¹⁵⁰⁷. L'impulsion initiale ou induction environnementale semble un processus évolutif rapide et efficace en ce qu'elle affecte un grand nombre d'individus – réduisant ainsi les chances de perdre la variation nouvelle par une forme de dérive – pourvu qu'ils aient un niveau de plasticité similaire et soient affectés par la même condition déclenchante provenant du milieu¹⁵⁰⁸.

Parce qu'elle étend les normes de réaction d'un organisme et donc sa capacité à réagir à des conditions variées, la « plasticité adaptative » est un caractère avantageux qui peut être

¹⁵⁰⁵ Cf. Simpson (1953b, p. 110) qui remarque que cet effet « flottait dans l'air du temps » et quoiqu'il le trouvât minoritaire dans l'évolution, il admet qu'il opère en quelque sorte une réconciliation entre le lamarckisme et le néodarwinisme. Pour une étude plus fine de l'effet Baldwin et des distinctions qu'il convient d'établir entre ce dernier concept et l'assimilation génétique de Waddington, voir tout spécialement Loison 2020.

¹⁵⁰⁶ Voir Levis et Pfennig (2020, p. 452-453) pour un soutien aux thèses de West-Eberhard.

¹⁵⁰⁷ Cf. Laland *et al.* 2015 et notamment les points i et iii du tableau 3.

¹⁵⁰⁸ Cf. Pigliucci 2008a, p. 893, voir aussi Levis *et al.* 2020.

sélectionné¹⁵⁰⁹. Contre l'opinion de Wright (1931, p. 146) qui pense l'adaptabilité individuelle comme un « facteur d'équilibre évolutionnaire » compensant la réduction de la variation qui résulte de la sélection, nous considérons avec Huneman qu'il ne faut pas opposer la sélection et la plasticité, sauf s'il s'agit de distinguer finement leurs rôles dans la dynamique de l'évolution, et reconnaître la difficulté supérieure d'une prédiction du phénotype pour un génotype démontrant de la plasticité¹⁵¹⁰. En effet, nous avons considéré au chapitre IV que la capacité à réagir et survivre dans de nombreux milieux représente une forme authentique de progrès sélectionnable de manière cumulative que nous opposons au faux progrès instancié par la spécialisation avec Huxley (1942). Ici, il faut remarquer que la doctrine du non-spécialisé de Cope, dont nous avons exposé les fondements et critiqué la pertinence, a été justement motivée par le caractère exemplaire de la plasticité cérébrale humaine. Cope (1887, p. 381) conçoit le système nerveux humain comme la structure non spécialisée la plus remarquable, toujours à même de changer contre des instincts qui ne sont que des formes d'intelligence fixées (Ibidem, p. 325 et 401). Ce par quoi il faut comprendre, au prix d'un anachronisme qui nous sera facilement pardonné, que le système nerveux central est une structure présentant une forte évolutivité et d'un certain point de vue de faibles contraintes dans la mesure où ses parties peuvent aisément se réassocier. C'est pourquoi l'Homme serait supérieur et que Simpson dit de lui qu'il est « le plus adaptable des animaux¹⁵¹¹ ». Si l'exemple de la plasticité cérébrale fut à l'origine de la loi de Cope et semble soutenir durablement sa validité¹⁵¹², il faut cependant considérer les bienfaits et les limites de la non-spécialisation comme synonyme de plasticité afin qu'elle puisse nous servir d'un point de vue prédictif. Nous avons suffisamment discuté ses bénéfices en présentant la non-spécialisation comme un potentiel d'adaptation et une réduction du risque d'extinction (cf. chapitre IV). Il existerait une antinomie évidente entre la spécialisation et les concepts associés à l'évolutivité comme la plasticité. Néanmoins, on peut considérer avec Mayr (1960, p. 370) que s'il est juste d'affirmer la bonne réussite des formes plastiques (ou non spécialisées), il est fallacieux

¹⁵⁰⁹ Voir notamment Losos *et al.* 2014, p. 191 *sq.*, mais aussi Nicoglou 2013, p. 437. La plasticité adaptative est ici un *explanandum* dont rend compte la sélection naturelle, par opposition à la plasticité développementale comme *explanans* de l'apparition de certaines variations.

¹⁵¹⁰ Cf. Huneman, in Huneman et Walsh 2017, p. 99-100. Sur une plasticité moins prédictible, car décrivant une histoire ouverte contre l'idée de destin, voir Frezza, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 157.

¹⁵¹¹ Simpson 1949, p. 248. Voir aussi François Jacob (1981, p. 108) qui considère que l'ouverture du programme génétique, que nous comprenons comme une forme de plasticité, culmine chez l'humain, ou Bergson (1907, p. 286) qui prête à notre cerveau une « capacité d'évolution illimitée ». Malheureusement, il considère qu'il s'agit d'une différence de nature et non de degré, sans pour autant préciser ce qu'il faut entendre par « nature ».

¹⁵¹² Mais ce n'est pas le seul exemple auquel nous pouvons penser. Nous considérons que les expériences de Levis *et al.* (2015) sur la plasticité des têtards représentent une confirmation de la loi de Cope puisque l'on passe d'animaux omnivores (donc généralistes) à des carnivores (spécialisés).

de croire qu'elles sont les seules à avoir de l'avenir et que les autres ne représentent que des « impasses ». C'est ce que soutient également Simpson (1949, p. 309) puisqu'il remarque que l'on restreint de manière immotivée le potentiel évolutif des formes spécialisés. Après tout, les mammifères du secondaire étaient bien spécialisés d'un point de vue écologique. La surspécialisation serait un terme confus, mal formulé (Ibidem, p. 299), et une hypothétique forme absolument généraliste ne serait en définitive qu'une « abstraction » ou un « mythe » (Ibidem, p. 284). Il nous semble que le paléontologue a raison et que l'on doit considérer la spécialisation et son contraire comme les pôles encadrant un continuum, tout comme nous l'avons fait pour les stratégies r/K. Cependant, ce n'est pas la critique la plus décisive de la loi de Cope qu'il a déployée. Au chapitre IV, nous rappelions que Simpson recommandait de distinguer et mettre en perspective la spécialisation structurale et la spécialisation écologique. En outre, il faudra également prendre en compte la spécialisation fonctionnelle. Considérons à nouveau l'exemple du système nerveux. Il présente une évidente spécialisation fonctionnelle puisqu'il s'agit de mettre en relation des cellules dans le corps et d'intégrer des informations venant du milieu. Néanmoins, cette spécialisation est bien moins étroite que celle d'un autre tissu, comme le muscle ou la peau. D'un point de vue structural, il est certes spécialisé au sens de contraint, que ce soit par sa propre structure comme celle des autres systèmes dans un organisme, mais il ne l'est pas si l'on considère l'immense potentiel de recombinaison de ses parties. Enfin, il permet de réagir prestement à ce qui se produit dans l'environnement, si ce n'est l'anticiper. Autant dire que ses applications sont illimitées et qu'il constitue l'adaptation par excellence si l'on considère l'étymologie latine de ce mot¹⁵¹³.

En raison de leurs avantages susmentionnés, les formes plastiques et non spécialisées devraient dominer chaque recoin de notre planète, ce qui n'est pas le cas. Il faut donc préciser quels sont les contextes qui les favorisent, mais aussi ceux qui transforment la plasticité en un désavantage. De nombreux savants ont considéré que la plasticité et le caractère généraliste qu'on peut lui associer sont profitables si l'environnement se révèle d'une façon ou d'une autre instable, hétérogène, mais encore riche¹⁵¹⁴. Le caractère vague de ces termes ne nous

¹⁵¹³ *Ad* signifiant vers ou en direction, *aptus* signifiant ce qui est connecté, préparé ou ajusté.

¹⁵¹⁴ Nous pensons à Simpson (1944, p. 226) qui reconnaît non seulement l'existence d'une corrélation négative entre les bénéfices de la spécialisation et la stabilité de l'environnement, mais encore sa richesse. Les entités spécialisées sembleraient donc avantagées dans un environnement simplifié. De même Thoday (1953, p. 111) considère que la « flexibilité phénotypique » est intéressante si l'environnement est hétérogène. Pour Levins (1968, p. 39), une théorie satisfaisante de la niche doit définir le degré de spécialisation, soit l'extension de la niche (*niche breadth*). Or, il est plus fréquent d'occuper une niche large, et donc d'être généraliste ou dans un certain sens plastique, si l'on évolue dans des environnements instables (Ibidem, p. 423 ; Godfrey-Smith 2006, p. 737). Levinton (1979, p. 336) explique que dans un environnement stable, la spécialisation est favorisée, alors que dans un environnement instable, les formes généralistes perdureront de telle sorte que le rythme d'évolution

permet pas d'anticiper de manière précise le changement évolutif, bien que l'on puisse envisager sa direction, et en l'occurrence vers plus ou moins de plasticité. La difficulté est encore redoublée si l'on considère que les stratégies *r*, donc des formes peu plastiques car spécialisées, sont le plus souvent associées à des milieux dits imprédictibles, tandis que c'est le contraire pour les formes *K* (Pianka 1970, p. 593 ; Gould 1977b, p. 303 *sq.*). Si l'on tend naturellement à confondre l'instabilité avec l'imprédictibilité, la littérature les distingue : les oscillations de la densité de population, mais surtout une importante mortalité extrinsèque¹⁵¹⁵, semblent mieux caractériser cette dernière notion qui n'en demeure pas moins équivoque. Aussi, nous évoquons au chapitre IV qu'un des facteurs limitants de la plasticité dérivait de son fort coût énergétique¹⁵¹⁶. C'est pourquoi il serait vain pour des espèces pratiquement sans défense vis-à-vis des rigueurs du milieu d'investir de l'énergie dans des structures ou des adaptations qui ne sont véritablement pertinentes que chez des organismes à longue durée de vie qui rencontreront de ce fait un plus large éventail de défis à surmonter. L'avantage comparatif des formes spécialisées est tout aussi manifeste d'un point de vue énergétique dans un environnement appauvri¹⁵¹⁷. L'intensité de la compétition locale est donc primordiale pour saisir vers quel pôle du spectre spécialiste-généraliste une espèce va se diriger, ainsi que la plus ou moins grande plasticité qu'elle exhibera. Considérons un trait *A* qui confère une haute valeur sélective dans un environnement où vivent deux espèces *B* et *C* qui peuvent occasionnellement rentrer en compétition pour une ressource de ce milieu. L'espèce *C* exprime de manière constitutive ce trait de telle sorte qu'on puisse la qualifier de spécialisée, tandis que *B* peut l'acquérir à la faveur de conditions suscitant son apparition. L'espèce *C* sera

diminuera, car les espèces-filles auront tendance à ressembler aux espèces-mères. Enfin, Mas *et al.* (2020) remarquent que dans un environnement stable, on observe bien souvent des convergences évolutives portant sur la spécialisation pour un type de métabolisme particulier. Leur prédiction s'explique autant par des contraintes internes qu'écologiques et s'intègre dans leur théorie dite de « l'entonnoir évolutionnaire ».

¹⁵¹⁵ Sur ce point, voir tout particulièrement les expériences de Stearns *et al.* (2000) qui démontrent qu'une augmentation de la mortalité extrinsèque amène les espèces à réduire leur espérance de vie et donc vers une stratégie *r*. La réduction moyenne est de 5 jours chez les drosophiles testées. Pour le lien entre une forte mortalité extrinsèque, la spécialisation comme une réduction de plasticité et la stratégie *r*, voir aussi Stearns (2000, p. 482) ; Del Giudice (2020, p. 538), et enfin Williams (1957) qui formula l'une des premières hypothèses établissant une corrélation entre une forte mortalité et une faible durée de vie. Nous parlons bien de corrélation, car Williams (1966, p. 164) envisage plutôt la forte mortalité comme la conséquence d'une importante fécondité.

¹⁵¹⁶ Pour Losos *et al.* (2014, p. 6), cela peut expliquer pourquoi la plasticité n'augmente pas dans toutes les lignées et ce indéfiniment, mais les coûts de la plasticité doivent être mis en évidence.

¹⁵¹⁷ Cette supériorité contextuelle des spécialistes est notamment discutée par Huxley (1942, p. 491) ; Simpson (1953a, p. 298) qui admet clairement que les formes spécialisées sont moins plastiques ; mais encore Wilson 1975, p. 13. Un autre avantage comparatif que présentent les formes spécialisées sur les généralistes se rapporte non pas à la plasticité au niveau individuel, mais bien populationnel. Les espèces généralistes ont souvent besoin de maintenir un haut niveau de diversité par des échanges, ce qui n'est pas le cas des spécialistes. Ainsi, elles sont plus sensibles à la fragmentation de leur environnement, que celle-ci survienne par des causes abiotiques, ou par l'action humaine comme l'indiquent Haber *et al.* (2018) dans une étude sur des arthropodes dont l'habitat est affecté par des perturbations d'origine anthropique.

nettement plus efficace que *B* qui n'exprime pas nécessairement le trait et se trouve en quelque sorte à la merci des aléas de l'environnement. Cet exemple nous fait bien comprendre qu'il est avantageux de fixer un trait et donc diminuer sa plasticité si des pressions de sélection s'avèrent pérennes : elle est dans ce cas une perte de temps et d'énergie. Si la plasticité est effectivement permise par le système génétique, il est donc payant de verrouiller les traits importants d'un point de vue adaptatif, comme le notait Dobzhansky (1937, p. 55) en prenant l'exemple de la fourrure des animaux vivant à des latitudes élevées. Mais admettons logiquement que la condition environnementale induisant la production de fourrure soit le froid, et plus précisément une température qui est toujours dépassée dans le milieu de *B* et *C*. On pourrait croire que ces deux entités sont désormais à armes égales, mais encore que *B* l'emporte finalement en vertu de sa plasticité présumée qui lui octroie une plus grande flexibilité pour répondre à d'autres stimulations de l'environnement. Cela est vrai à la condition *sine qua non* que le trait *A* soit une solution optimale pour le problème de la régulation thermique et que l'on ne puisse en tirer d'autres avantages en le modifiant. Dans le cas contraire, l'espèce moins plastique est en réalité dotée d'une plus grande évolutivité, puisqu'elle peut ajouter à ce trait des structures qui vont accroître son efficacité, autrement dit elle peut progresser et ce d'autant plus rapidement que la sélection tire profit d'une variance génétique et non environnementale¹⁵¹⁸. Nous retrouvons par d'autres chemins l'argument qui amena Williams (1966, p. 25) à déconsidérer des cibles de la sélection en raison de leur labilité. Même une inlassable promotrice de la plasticité est contrainte de l'admettre. West-Eberhard (2005, p. 615) reconnaît que l'induction environnementale n'est pas durable et ne peut être qualifiée « d'adaptation darwinienne ». Ce à quoi nous ajouterions qu'elle n'est pas cumulative sans une forme de mémoire qui en conserve les effets, soit les bonnes solutions du passé. La plasticité évolutionnaire ne pourrait donc pas à elle seule engendrer de « véritables innovations évolutionnaires¹⁵¹⁹ », et nous pensons qu'elle a raison de suggérer que dans l'économie de la théorie, la plasticité a valeur « d'hypothèse de transition » (Ibidem, p. 617).

Considérée sous son rapport avec l'évolutivité, la plasticité nous a paru pour le moins ambivalente. Un commentaire similaire peut être fait si l'on considère les rythmes de l'évolution. Avec Darwin (chapitre IV), nous suspectons que les formes de vie grandes et complexes présentent un rythme d'évolution plus élevé, car elles interagissent avec de

¹⁵¹⁸ Sur ce point, voir la courte démonstration de Fisher et Ford (1926) ou encore le compte-rendu qu'en fait Edwards 1994, p. 446.

¹⁵¹⁹ Voici la citation : « Il y a donc une certaine justification à envisager des nouveautés dues à l'accommodation phénotypique, une fois qu'ils ont fait l'objet d'une sélection et d'une accommodation génétique, pour être considérées comme de véritables innovations évolutionnaires. » West-Eberhard 2005, p. 617.

nombreuses forces sélectives générées par leur environnement qui est de fait plus riche. Toutefois, Simpson (1944, p. 226) remarque qu'il faut prendre en compte l'efficacité de la compétition et donc l'intensité de la sélection, car *a priori* les formes présentant le plus souvent un rythme d'évolution bas, les lignées bradytéliques, peuvent être soit plastiques¹⁵²⁰ (mais encore généralistes), soit vivre dans un environnement à la fois stable et « marginal » pour ce qui relève de la lutte pour l'existence dans sa dimension biotique. C'est donc fort logiquement que l'on rencontre la plasticité parmi les causes putatives de la stase évolutionnaire¹⁵²¹. Elle serait donc un frein à l'évolution, mais il n'est pas absolu puisqu'il n'interdit pas totalement l'adaptation comme l'affirme Haldane en considérant des espèces présentant une forte homéostasie¹⁵²². Pour mémoire, rappelons que c'était précisément la capacité homéostatique (ou encore la flexibilité) qui constituait selon Lewontin (1957, p. 407) l'une des adaptations générales à même d'augmenter considérablement la *fitness*. Cela étant dit, on ne peut manquer d'observer l'ambivalence qui entoure la présentation de ce concept. En effet, le biologiste américain associe cet équivalent de la plasticité à une forme de créativité, mais la qualifie en même temps d'être « antiévolutionnaire ». Parce que nous avons rappelé les thèses de Cope, le lecteur ne sera pas surpris d'apprendre que c'est l'intelligence humaine qui incarne la « quintessence » de ce pouvoir dans les écrits de Lewontin. Ainsi, l'étude des deux niveaux de la plasticité a été féconde puisqu'elle nous aura permis de dégager quelques éléments fondamentaux d'une dynamique prédictive de l'évolution que nous allons rappeler. L'évolutivité s'entend comme un phénomène général de recombinaison et d'addition dont les produits peuvent s'intégrer dans un individu, ce qui aura pour résultat de lui conférer une forme de flexibilité, d'homéostasie ou de plasticité. Cette plasticité est contextuellement un frein ou un facilitateur de l'évolution en fonction de l'environnement, ce qui inclut son taux de changement et sa régularité, mais aussi les spécificités de la lutte pour l'existence. L'évolutivité et la plasticité doivent être conçues comme le résultat d'un couplage dynamique entre l'environnement et un système biologique. Dans certaines conditions¹⁵²³, le frein peut être abaissé : l'évolutivité sera restaurée uniquement s'il existe une possibilité de progresser de manière cumulative. Les exemples que nous avons discutés nous laissaient

¹⁵²⁰ Simpson parle de formes plastiques et généralistes, mais l'on pourra encore les qualifier d'euryèces. On se souviendra d'ailleurs que dans l'exemple des antilopes de Vrba et Gould (1986) discuté au chapitre V, ce sont les formes généralistes qui étaient bradytéliques au contraire des espèces spécialisées. En outre, Simpson (1944, p. 212) envisageait que les espèces spécialisées présentent un fort taux d'évolution, elles sont dites tachytéliques.

¹⁵²¹ Cf. Gould 2002, p. 1225. Ce lien est aussi établi par Nicoglou (2013, p. 519) qui remarque l'ambivalence de ce concept pour la dynamique de l'évolution. Voir encore Nicoglou 2011, p. 219.

¹⁵²² Cf. Haldane 1937b, in Gouz 2010, p. 867.

¹⁵²³ Par exemple, une stabilisation de certaines pressions de sélection accompagnée d'une intensification de la compétition qui oblige l'un des antagonistes à abandonner l'inertie évolutionnaire que générerait la plasticité.

entrevoir deux options pour réaliser cela : les gènes pour l'ensemble du vivant et la culture pour l'intelligence, soit deux manières de signifier une mémoire. C'est là un point décisif étant entendu que des unités mnésiques se distinguent par leur faible rythme de changement, mais sont aussi la condition d'une évolution cumulative qui se traduira par une accélération dans une direction particulière et à un niveau donné si la sélection soutient cette dynamique. C'est en ce sens que l'on peut comprendre la révolution instaurée par l'écriture. Nous y reviendrons dans la dernière partie. Pour l'instant, nous quittons cette section avec la conviction bien affirmée qu'il existe une relation forte entre les rythmes de l'évolution et le niveau auquel s'effectue le changement principal, mais aussi l'évolutivité et les couplages que l'on peut établir entre un système biologique et son environnement. Nous devons en préciser la nature afin que cette intuition ne sombre pas dans la trivialité.

6.2. Réflexions sur l'avenir de la théorie et la croissance de son pouvoir prédictif

Dans cette dernière section, nous examinerons les déclarations qui ont été faites par les partisans d'une attitude conservatrice vis-à-vis de la Synthèse Moderne et plus largement du darwinisme. Elles seront étudiées en miroir de celles émises par les promoteurs d'une ligne réformatrice suivant laquelle la théorie de l'évolution nécessite une extension au sens fort, ce qui implique une restructuration de son contenu. Nous évoquerons de manière limitée les quelques révolutionnaires qui souhaitent la voir subvertie, mais encore ceux qui en appellent à des lois dépassant le cadre de la biologie pour élucider des phénomènes qu'ils considèrent mal expliqués par la Synthèse Moderne. Cela nous fournira les moyens d'arrêter notre position sur des sujets qui sont liés : la pérennité de l'hypothèse de sélection, l'amélioration du pouvoir prédictif de la théorie et l'horizon que dessine son éventuelle complétude. Après quoi, nous convoquerons de nouveau la perspective de l'évolution cosmique afin de surmonter les difficultés que ne manqueront pas d'engendrer les sujets que nous venons d'aborder.

6.2.1. Extension ou révolution ? Considérations sur la pérennité de la Synthèse Moderne et du paradigme darwinien

La métaphore architecturale sied remarquablement à la description des théories et de leur histoire. Pour le problème qui nous occupe, elle fut initialement engagée par le botaniste et paléontologue écossais Hugh Falconer qui déclara ceci : « [Darwin] a posé les fondations d'un grand édifice : mais personne ne sera surpris de voir, pendant que son érection progresse, que la superstructure sera altérée par ses successeurs¹⁵²⁴. » Ce à quoi Darwin répondit : « Pour en revenir à votre phrase de conclusion : loin d'être surpris, je considère qu'il est absolument certain que beaucoup de choses dans *L'Origine* se révéleront n'être que des fadaises ; mais j'attends et j'espère que le cadre tiendra¹⁵²⁵. » Le cadre dont il est question n'est rien d'autre que la théorie darwinienne condensée dans la formule que nous présentions en section 1.3, à savoir la « descendance [commune] avec modification par l'action de la sélection naturelle ». Effectivement, Darwin eut raison de penser que bon nombre de ses conceptions seraient rejetées par les constructeurs de la superstructure que nous identifions avec la Synthèse Moderne et à propos de laquelle on peut lire des pronostics analogues à celui émis par l'auteur de *L'Origine* sur sa théorie. Dans le tableau 4, nous introduirons des déclarations qui vont dans ce sens, mais qui n'émanent pas forcément des pères fondateurs de la synthèse, pour les confronter aux critiques des cadres posés par le darwinisme et la Synthèse Moderne. Une telle sélection de citation sera évidemment imparfaite, mais elle a été composée avec honnêteté et nous croyons qu'elle constitue une base de travail suffisante pour notre exposé, ainsi qu'une restitution fidèle du long procès intenté contre le darwinisme et ses formes dérivées.

¹⁵²⁴ Falconer, in Darwin et Seward 1903, p. 209. Le lecteur intéressé trouvera une discussion de l'échange entre Darwin et Falconer, et plus largement des vertus de la métaphore architecturale chez Gould 2002, p. 9 *sq.*

¹⁵²⁵ Extrait d'une lettre de Darwin à Falconer, datée du premier octobre 1862, in Darwin et Seward 1903, p. 209.

Tableau 4 : déclarations en faveur et contre une refonte de la Synthèse Moderne.

<p>Ci-contre, les catégories : Ci-dessous, les périodes :</p>	<p>Opinions des partisans du darwinisme, néodarwinisme, et défenseurs d'une position conservatrice : il y aura une extension de la Synthèse Moderne et du darwinisme, mais pas de refondation, ou encore de révolution.</p>	<p>Opinions des critiques du darwinisme, néodarwinisme, et partisans au choix d'une importante extension, d'une refondation, si ce n'est d'une révolution de notre conception de l'évolution.</p>
<p>Période de la Synthèse Moderne (1920-1950)</p>	<p>Simpson (1949, p. 243-244) prophétisa ceci : « On peut s'attendre à ce que de probables découvertes futures non seulement approfondissent largement, mais aussi modifient nos idées actuelles sur les processus évolutifs. Il est cependant peu probable que ces théories puissent être modifiées de façon essentielle [...] nous disposons d'une base excellente. »</p>	<p>Après avoir rappelé l'ensemble de ses démonstrations quant à la possibilité de macromutations qui s'enracinent dans les systèmes génétiques et que viendraient appuyer de nombreux phénomènes développementaux constatés dûment par des expériences, Richard Goldschmidt (1940, p. 397) déclare que « La théorie néodarwinienne des généticiens n'est plus tenable. »</p>
<p>Seconde moitié du XX^e siècle</p>	<p>Williams (1966, p. 3) remarque que les débats de son époque ne sont en fait que le retour de « théories discréditées » du XIX^e siècle, ce qui pourrait s'appliquer dans une large mesure à la situation contemporaine puisqu'il est notamment question de l'assimilation génétique. Il admet en théorie le caractère complet de la génétique des populations (p. 57) et conclut son livre par une comparaison entre d'une part la théorie de l'évolution, et d'autre part l'atomisme renaissant avec John Dalton, ce qui lui inspira ce commentaire (p. 273) : « Peut-être que la théorie actuelle de la sélection naturelle, qui est essentiellement celle fournie il y a plus de trente ans par Fisher, Haldane et Wright, ressemble un peu à la théorie atomique de Dalton. Elle ne représente peut-être pas, dans un sens absolu ou permanent, la vérité, mais je suis convaincu que c'est la lumière et le chemin. » Pour Ernst Mayr (1982, p. 578), il est improbable qu'une nouvelle découverte vienne bouleverser le cadre posé par la Synthèse Moderne. Ce même auteur (1997b, p. 105) affirma que la biologie n'a pas connu de révolution au sens kuhnien depuis Darwin.</p>	<p>Gould et Lewontin (1979, p. 589) disent qu'il faut abandonner le programme adaptationniste, mais ils affirment que la sélection reste le « mécanisme le plus important de l'évolution ».</p> <p>Gould (1980b, p. 120) déclare que la Synthèse Moderne, telle que la conçoit Mayr et qui s'appuie sur des petits changements génétiques, et l'extrapolation de la microévolution à la macroévolution, serait « effectivement morte ».</p> <p>Il sera amené à nuancer ses propos (cf. Gould 2002, p. 1407) en considérant qu'elle est « dépassée » dans une interprétation rigide, ce qui nous semble plus modéré qu'affirmer qu'elle est morte, c'est-à-dire totalement invalidée. Vrba et Gould (1986, p. 224-227) soutiennent la pérennité de la sélection naturelle, mais espèrent que l'on découvrira des « lois évolutionnaires » qui dépassent le néodarwinisme, et portent sur l'organisation hiérarchique du vivant.</p> <p>Pour Lewontin (1997, p. 354), la Synthèse Moderne incarnée par le célèbre livre de Dobzhansky (1937) a échoué à réaliser une véritable synthèse entre la génétique des populations, l'écologie, la physiologie et la conception organismique.</p>
<p>XXI^e siècle</p>	<p>Love (2005, p. 393) considère que l'on n'a pas besoin d'une « rénovation fondamentale » pour prendre en charge le problème de l'innovation avec la Synthèse Moderne. Pigliucci (2007, p. 2748) affirme que la synthèse étendue intègre des changements importants vis-</p>	<p>Gerd Müller et Newman (2005, p. 499) considèrent que la sélection est incapable de prendre en charge qualitativement le problème de l'apparition de la nouveauté, mais ils admettent que la sélection reste inséparable du problème de la nouveauté, puisqu'elle est la « condition limitante »</p>

à-vis de la Synthèse Moderne, mais ne constitue pas « un changement de paradigme ». En dépit de sa sympathie pour cette synthèse étendue, il se montre pessimiste à son sujet, puisqu'il reconnaît justement « qu'elle tarde à venir » (Pigliucci 2008b, p. 75). Gayon (2009, p. 170) note que l'expansion gouldienne n'est pas une révolution, puisque l'on conserve la structure explicative du darwinisme. Pour Merlin (2010), la Synthèse Moderne n'est pas affectée substantiellement par les découvertes portant sur les sources de la variation. Michel Morange (2011a, p. 73) comprend que chaque addition faite à la Synthèse Moderne est au choix un « enrichissement » ou une alternative au darwinisme si tant est qu'on le définit de manière réductrice. Cependant, il admet que dans une forme « abstraite » la théorie dont nous disposons est suffisante. Les partisans d'une posture conservatrice qui s'expriment dans Laland *et al.* (2014, p. 163) concèdent que la plasticité est importante, mais remarquent que les extensions ne sont pas de vraies nouveautés et que dans beaucoup de cas, leur importance reste à documenter, tout en réaffirmant la centralité des gènes. Huneman (in Huneman et Walsh 2017, p. 88), considère que la Synthèse Moderne n'a besoin que d'un « maigre ajustement » ou encore qu'elle soit « légèrement modifiée » (p. 104). On reste donc dans le cadre de la Synthèse Moderne avec un changement affectant les relations entre ses différentes parties (p. 103). Welch (2017) considère que les critiques de la Synthèse Moderne sont vieilles et s'expliquent par le caractère historique de la vie et son absence de lois. Aussi, il les trouve bien souvent improductives. Walsh et Lynch (2018, p. 11-14) remarquent que les nouveautés n'ont pas vraiment altéré la structure de la théorie. Selon eux, l'extension de la synthèse évolutionnaire est peu intéressante, car les nouveautés qu'elle présente comme telles n'en sont pas vraiment à l'exemple de l'induction environnementale. Aussi, les mécanismes épigénétiques qu'elle promeut sont peu efficaces et irréguliers,

de sa diffusion et de son succès. Raoult (2010) appelle littéralement à un dépassement du darwinisme, mais l'auteur reconnaît que cette théorie s'applique bien aux macrobes. Sa véritable cible serait un hyperadaptationnisme qu'il veut remplacer par une conception nietzschéenne dont on peine à saisir la cohérence et la plus-value. Dan McShea et Brandon (2010, p. 11) critiquent le caractère limitant de la doxa darwinienne qu'ils comparent d'ailleurs à une véritable « camisole de force », tout en reconnaissant que leur proposition n'est pas « révolutionnaire » (p. 5), mais en fait « modeste » puisqu'elle traduit ce constat évident : « les explications darwiniennes standards » sont « incomplètes. » (Ibidem, p. 134). Raoult et Koonin (2012) affirment que les nouvelles découvertes et approches (e.g. les transferts horizontaux, l'appréciation rhizomatique de l'arbre de la vie, les connaissances sur le génome, l'anisotropie de la variation, etc.) condamnent le néodarwinisme et plus particulièrement l'hyperadaptationnisme. Les partisans d'une rénovation prononcée de la Synthèse Moderne qui s'expriment dans Laland *et al.* (2014, p. 162) considèrent que l'évaluation des nouveaux processus représentent « une lutte pour l'âme de la discipline » et pas une « tempête dans un verre d'eau. » Laland *et al.* (2015, section 1) appellent à l'adoption d'un nouveau cadre théorique. Voici un extrait de leur texte : « Nous concluons que la synthèse évolutionnaire étendue n'est pas simplement une extension de la Synthèse Moderne, mais un cadre conceptuel distinctivement différent permettant de comprendre l'évolution, qui, à côté d'autres perspectives qui sont plus traditionnelles, peut servir de manière constructive dans le champ [de la biologie de l'évolution]. » Cependant, ils affirment également que la synthèse étendue « ne requiert pas une révolution » (Ibidem, section 6). Müller (2017) appelle à une extension de la synthèse, qu'il comprend comme un « changement de paradigme », mais l'on remarque que c'est là une subversion du sens fort qu'a pu proposer Thomas Kuhn dans la mesure où les deux paradigmes

	<p>puisque'il faut une variation génétique pour avoir une réponse « permanente » à la sélection. Seule l'évolution culturelle peut produire une « forme soutenue d'évolution » comme le permettent les gènes. Ils concluent en affirmant que la théorie de l'évolution dans sa forme contemporaine, héritée de la Synthèse Moderne, se montre accueillante vis-à-vis des nouveaux processus, qu'elle « n'a pas rencontré de limites en termes d'application [...] et continue de faire des prédictions qui sont supportées par des observations empiriques. »</p>	<p>concurrents présentent plus de points communs que de dissimilarités : leur antagonisme n'est donc que partiel et l'on ne peut véritablement penser le passage de l'un à l'autre comme une forme de discontinuité.</p> <p>Noble (2017) considère que les hypothèses de la Synthèse Moderne ont été « falsifiées », mais il se montre ambivalent étant donné qu'il considère que les deux alternatives, à savoir « l'extension » ou « le remplacement », sont fondées selon le point de vue considéré. Sur ce point, nous renvoyons le lecteur à la conclusion de son article.</p>
--	---	---

Les positions conservatrices que nous venons de documenter se signalent à la fois par leur prudence, leur unité et leur clarté, tout autant de points qui font défaut chez leurs antagonistes. On ne manque pas d'être frappé par les tergiversations et les ambiguïtés qui saturent le discours des soi-disant réformateurs. Rappelons que Gould et Lewontin rejettent le programme adaptationniste mais considèrent que la sélection reste la force dominante dans l'évolution ; McShea et Brandon dépeignent l'orthodoxie darwinienne comme une oppression tout en admettant la compatibilité de leur proposition avec le darwinisme puisque'il s'agit de le compléter ; Laland et ses collègues alternent entre des déclarations grandioses (« une lutte pour l'âme de la discipline ») et d'autres plus modestes (« ne requiert pas une révolution »). En outre, nous n'avons pas mentionné un autre signe de la pusillanimité du geste théorique porté par les critiques de la Synthèse Moderne. Ils en appellent régulièrement à davantage de pluralisme¹⁵²⁶. Cette proposition bénigne, d'ailleurs largement relayée par les tenants de l'orthodoxie et des commentateurs, peut s'interpréter de manière contradictoire, puisqu'elle démontrera selon l'analyse qu'on en fait, soit un dynamisme de la biologie de l'évolution, soit un affaiblissement de son unité¹⁵²⁷. Quoi qu'il en soit, on n'y décèlera nullement le prélude à un bouleversement conceptuel majeur qui serait sur le point d'émerger.

Les ambiguïtés que nous venons de mettre en évidence se rencontrent également chez des auteurs qui en appellent à des lois physiques plus larges et l'idée d'auto-organisation pour

¹⁵²⁶ Gould (2002, p. 1401) déclare que son travail sur la structure de la théorie peut se comprendre comme un « plaidoyer pour le pluralisme ». Laland *et al.* (2015, section 6) affirment que « Nous pensons qu'une pluralité de perspectives en science est saine, car elle encourage la prise en compte d'une plus grande diversité d'hypothèses et stimule la recherche empirique, y compris l'investigation de nouveaux phénomènes. »

¹⁵²⁷ Sur ce point, voir Depew 1986, p. 52. Le pluralisme peut effectivement être compris comme un signe de dégénérescence de l'ancien paradigme.

expliquer l'évolution et le fonctionnement des organismes. De fait, une telle attitude peut s'entendre comme une posture plus résolue que les appels au pluralisme susmentionnés, car elle charrie implicitement une restriction du panel d'explications que l'on doit mobiliser afin d'élucider l'organisation des entités biologiques. Nous comptons dans cette catégorie Simon Conway Morris et Stuart Kauffman en ce qu'ils répondent à cette description succincte et présentent une même ambivalence vis-à-vis de la théorie darwinienne, mais aussi du caractère contingent de l'histoire biologique¹⁵²⁸. En effet, ces savants reconnaissent tantôt la validité des théories darwiniennes – bien qu'il puisse s'agir d'une manœuvre pour masquer leurs véritables positions, tantôt ils paraissent l'invalider, mais le plus souvent ils tentent seulement d'en amoindrir la portée, comme le montrent les deux citations suivantes :

Dans ce livre, je soutiens qu'une grande partie de l'ordre présenté par les organismes n'est pas en définitive le résultat de la sélection, mais de l'ordre spontané des systèmes auto-organisés. L'ordre, abondant et productif, qui n'est pas le résultat d'un combat, ou d'une résistance face aux vagues de l'entropie, mais librement disponible, sous-tend toute évolution biologique ultérieure. L'ordre des organismes est naturel, et pas simplement le triomphe inattendu de la sélection naturelle¹⁵²⁹.

Plutôt que de croire qu'elle est apparue par une série d'étapes antérieures commodément cryptiques, nous devons peut-être admettre la possibilité que l'évolution implique ce qui nous semble être une série déconcertante d'auto-organisations. [...] La pensée évolutionniste n'est guère étrangère à l'hétérodoxie, mais il est frappant de voir comment le mantra darwinien continue d'étrangler l'innovation. Nous pourrions accepter que Darwin ait eu raison en matière de mécanisme, mais franchement, cela est aussi intéressant que la liaison ionique pour la plupart des chimistes (exceptés ceux qui choisissent de l'étudier spécifiquement)¹⁵³⁰.

Considérons les limites de leur doctrine. Quand Kauffman (1995, p. 8) demande « Comment la sélection agit sur des systèmes qui exhibent spontanément de l'ordre ? » Nous serions tenté de lui répondre que c'est bien parce qu'il existe différents systèmes exhibant de l'ordre qu'il peut y avoir une compétition de l'ordre contre l'ordre, et donc une sélection. Aussi, il semble qu'affirmer une tendance à l'auto-organisation, quels qu'en soient les déterminants et les modalités, élève la difficulté à expliquer des cas qui ne rentrent pas dans ce schéma, que l'on parle des mutations délétères qui s'accumulent, de structures anatomiques et moléculaires présentant des imperfections, ou encore la disparition des populations et des espèces. Ces angles morts explicatifs sont rencontrés de manière inévitable par toutes les théories qui privilégient un type d'explication sur un autre. C'était vrai de la providence pour la théologie

¹⁵²⁸ Toutefois, une lecture attentive montre que la critique de la contingence est bien plus centrale chez Conway Morris qu'elle ne l'est Kauffman.

¹⁵²⁹ Kauffman 1995, p. 25.

¹⁵³⁰ Conway Morris 2010, p. 140-141. Dans cet article, Conway Morris se sert de l'auto-organisation comme une hypothèse alternative à la conjonction de la contingence et de la sélection pour rendre compte des convergences.

naturelle, de la sélection pour une forme hyperbolique de darwinisme, mais encore de l'auto-organisation. Les rares partisans d'un monisme explicatif sont toujours contraints de distordre jusqu'à l'inconsistance le principe unique qu'ils chérissent. Le pluralisme semble donc une position plus raisonnable, du moins quand il s'agit d'objets complexes, et le lecteur ne manquera pas d'observer que Kauffman et Conway-Morris admettent effectivement qu'il faut concilier la sélection naturelle avec l'auto-organisation¹⁵³¹.

Nous considérons également que lesdites lois de l'auto-organisation sont précieuses pour expliquer l'évolution et qu'elles doivent composer avec le processus sélectif. Du reste, un jugement similaire s'applique aux mécanismes promus dans l'optique d'une extension de la synthèse. Si l'on peut reconnaître l'importance d'une grande variété d'influences et de concepts pour notre intelligence de l'évolution et les concilier avec le cadre posé par Darwin et ses successeurs, cela signifie d'une part que la théorie de l'évolution progresse en direction d'une plus grande complétude, comme l'ont remarqué de nombreux auteurs¹⁵³², mais aussi que les *explanantia* considérés ne sont pas absolument contradictoires, bien qu'ils puissent s'opposer pour des phénomènes particuliers. Si l'on accepte cette complémentarité, il paraît malvenu de considérer l'auto-organisation ou encore les nouveaux mécanismes de la synthèse étendue comme des paradigmes qui concurrencent le darwinisme. Grâce au tableau 4, nous avons montré que les partis en présence se sont emparés de cette notion stratégique pour affirmer d'un côté qu'un changement de paradigme s'imposait et de l'autre qu'il n'en est rien¹⁵³³. Parler de paradigme, c'est faire *nolens volens* une référence aux travaux de Kuhn (1962). En d'autres mots, c'est laisser croire au public que les conceptions avancées sont incompatibles ou encore incommensurables et qu'une révolution se prépare qui débouchera sur le remplacement de l'ancien paradigme par le nouveau. Toutefois, on pourra objecter qu'il s'agit là d'une surinterprétation car le mot de paradigme revêt une multitude de sens comme

¹⁵³¹ Nous pensons par exemple à cette déclaration de Kauffman (1995, p. 9) : « Ni la sélection, ni l'auto-organisation ne suffisent. Nous devons peindre une autre image. » Ou encore cette autre de Conway Morris (2010, p. 133) : « Bien sûr, et comme je l'ai déjà indiqué, la réalité de l'évolution n'est pas ici disputée. Pas plus que ne l'est sa formulation darwinienne pour laquelle nous disposons de preuves abondantes. »

¹⁵³² Pour Gould (1971, p. 252), les explications des biologistes sont plus complètes lorsqu'on intègre l'influence des forces physiques sur les organismes ; Conway Morris (2003, p. 309) conçoit que la théorie est plus complète avec la reconnaissance des attracteurs qui trouvent leur origine dans les lois de la physique ; Kirschner et Gerhart (2005, p. 248) admettent qu'avec la connaissance des contraintes génomiques et leur théorie de la variation facilitée, on obtient une « théorie plus complète ». De manière similaire, Morange (2011a, p. 73) affirme que la synthèse moderne était incomplète en raison de sa méconnaissance des causes de la variation qui tend à se résorber. Lewontin (1997, p. 354) et Huneman (2009a, p. 119-120) jugent que la génétique des populations est insuffisante pour révéler la vérité sur la sélection et les processus évolutifs d'intérêts, et qu'il faut lui adjoindre des connaissances venant de l'écologie.

¹⁵³³ Cf. dans le tableau 4, les propos de Müller 2017 ; Laland *et al.* 2015 pour le changement de paradigme ou encore de cadre conceptuel ; Mayr 1982 ; Pigliucci 2007 pour la réfutation de cette thèse.

l'a démontré Masterman¹⁵³⁴. Dans un sens plutôt étroit, la définition du paradigme renvoie à une façon proprement exemplaire de faire de la science, c'est-à-dire de résoudre un ensemble de problèmes en suivant une série de règles, et même une routine comme l'invite à penser l'idée de science normale¹⁵³⁵. À ce sujet, Kuhn (1962, p. 55) écrit que « Dans le cadre d'un paradigme, il n'est pas possible de travailler autrement ; et, abandonner le paradigme, c'est cesser de pratiquer la science qu'il définit. » Avec une définition aussi stricte, il semble possible d'admettre que des évolutionnistes privilégiant la plasticité, les transferts horizontaux et les mécanismes développementaux s'écartent du paradigme défini par la Synthèse Moderne. Toutefois, nous savons aussi qu'ils ne nient pas l'importance de la sélection et de l'hérédité génétique, ce qui fait que l'on ne peut pas dire qu'ils ont véritablement abandonné le type de science qui caractérise le darwinisme. Dans ses acceptions les plus généreuses, la notion de paradigme tend à se confondre avec celle de théorie¹⁵³⁶, voire à la dépasser pour devenir une vision du monde¹⁵³⁷. Cette dernière expression est bien trop lâche pour ne pas embourber la discussion dans le piège de la subjectivité, et à moins de comprendre cette « vision de la vie » comme le fit Darwin (1859, p. 490) en reconnaissant que des organismes évoluent contre les prédictions du paradigme fixiste, ce qui pérenniserait sa conception en la confondant avec une théorie au sens primitif de contemplation, et en l'occurrence la contemplation de l'histoire de la vie, nous devons rejeter cette clé de lecture comme non contributive : elle ne permet pas de qualifier la nature du changement associé à l'extension de la synthèse.

Qu'en est-il des thèses de Lakatos ? Son falsificationnisme sophistiqué implique qu'il n'y a de réfutation qu'en présence d'une meilleure théorie, c'est-à-dire qui dépasse la précédente notamment du point de vue de son contenu empirique en prédisant de nouveaux faits¹⁵³⁸. Selon cette conception, toutes les extensions ajoutées à la Synthèse Moderne peuvent être considérées comme formant un « ensemble de théories [...] progressives ». Mais les choses ne sont pas aussi simples, car d'une part nous avons suffisamment démontré que les

¹⁵³⁴ Vorms (2009, p. 284) rapporte que Margaret Masterman (1970) a identifié pas moins de 22 sens différents.

¹⁵³⁵ Voir tout particulièrement Kuhn 1962, p. 11 ; 46 ; 59 et 70.

¹⁵³⁶ « Cette distinction radicale entre deux types de changements scientifiques, et la volonté de rendre compte des révolutions scientifiques comme des changements de paradigmes, le conduisent [...] à figer le paradigme en une unité monolithique uniquement définie en termes linguistiques, gommant finalement la différence entre paradigmes et théories. » Vorms 2009, p. 285.

¹⁵³⁷ « Les paradigmes sont donc des unités bien plus larges que les théories au sens restreint que lui donnent les philosophes des sciences ; ils correspondent cependant, comme le remarque Kuhn, à un sens plus lâche de la notion de théorie, alors proche de celui de l'expression « vision du monde » Ibidem, p. 286.

¹⁵³⁸ Sur ce point, voir Lakatos 1970, p. 116-119 ; 1978, p. 34-35. Morange (2005, p. 141) considère qu'une théorie alternative doit émerger afin que l'on se défasse d'une théorie, les critiques ne sont donc pas suffisantes.

mécanismes de la synthèse étendue sont pour la plupart des pseudo-nouveautés, puisqu'ils étaient déjà connus lors de la constitution de la Synthèse Moderne, et d'autre part le mot de falsification perdra de sa force, car on peut toujours les comprendre comme des hypothèses auxiliaires vis-à-vis du cœur de la théorie constituée par la descendance commune et l'hypothèse de sélection. La difficulté tient donc dans la distinction chère à Lakatos (1970, p. 117 *sqq.*) entre des hypothèses de cœur et leurs auxiliaires puisqu'elle conditionne ultimement la différence que l'on peut établir entre un programme de recherche progressif et un autre dit dégénéré. Lakatos soutient Popper quand il affirme qu'il n'est pas loisible d'étayer les propositions centrales par des hypothèses *ad hoc*. S'il paraît bénin pour un darwinien de ménager une place à des alternatives au réductionnisme génique ou au gradualisme en les traitant comme des hypothèses auxiliaires sacrificables, il répugnera à en faire de même pour la sélection naturelle. En effet, toutes les fois que des nouveaux mécanismes limiteront le pouvoir de la sélection, il sera tenté de la protéger indûment par des conventions sémantiques, ce qui représente une stratégie condamnable selon Popper et Lakatos. Cela dit, les partisans de l'extension peuvent aussi entrer dans une phase dégénérative quand il refuse de considérer que leurs théories ne peuvent faire l'économie de la sélection comme de l'hérédité génétique. Autrement dit, lorsqu'ils essayent de pousser les nouveaux mécanismes de la périphérie vers le cœur en le vidant de son contenu. Quoiqu'il en soit, un programme de recherche dégénère véritablement lorsque son heuristique positive s'essouffle, qu'il « perd de la vapeur¹⁵³⁹ » selon le mot de Lakatos (1970, p. 137), ce qui ne saurait être le cas de la sélection puisqu'elle produit continuellement des résultats¹⁵⁴⁰, et qu'elle encadre les prédictions liées aux nouveaux processus. L'appréciation dynamique de la vitalité d'une théorie demande de placer d'un côté de la balance « l'élément moteur » et de l'autre « les anomalies » (Lakatos 1978, p. 149) pour juger la situation. Malheureusement, Lakatos, Kuhn et Popper nous proposent des taxinomies des corps théoriques qui sont difficiles à concilier. Selon une intuition de Michel-Bechet¹⁵⁴¹, on pourrait appliquer les thèses de Canguilhem (1966) à la situation présente pour considérer la dégénérescence de manière qualitative ou encore quantitative par accumulation critique d'anomalies, mais dans le premier cas on retrouve le règne de la subjectivité et dans le second il nous faut un critérium d'extension pour déterminer dans quelle mesure le corps théorique

¹⁵³⁹ Ce raisonnement s'applique plus à l'heuristique positive considérée dans sa dimension métaphysique qu'aux hypothèses de cœur (cf. Lakatos 1970, p. 136-137). Ici, la difficulté est que la sélection naturelle représente à la fois un « programme métaphysique de recherche » (Popper 1974a, p. 240) et une hypothèse de cœur en tant que pouvoir dominant dont l'importance peut être estimée à travers des modèles ou par la voie expérimentale.

¹⁵⁴⁰ Voir notamment la citation de Walsh et Lynch 2018 que nous produisons dans le tableau 4.

¹⁵⁴¹ Nous faisons référence à ce commentaire : « [Kuhn et Popper] se situent indéniablement dans deux registres différents correspondant à deux sens de la normalité comme a pu le définir Georges Canguilhem ». Michel-Bechet 2013, p. 287n.

est affecté. Cette approche peut certes recevoir un verdict par une fastidieuse méta-analyse, mais l'on se fondera sur une tendance et il n'est pas impossible que le malade – ici le paradigme darwinien – finisse par guérir.

Un autre signe de dégénérescence qu'il nous faut considérer se manifeste par le rappel incessant à la figure tutélaire d'un Darwin qui semble river la théorie à sa personne. C'est là une situation néfaste si l'on considère que la science, parce qu'elle se présente et s'auto-valorise comme une œuvre collective, doit éviter ce genre de dépendance. C'est bien parce qu'elle vise l'objectivité qu'elle ne doit appartenir à personne. Cette persistance des appels à une figure d'autorité dans le domaine scientifique n'est pas nouvelle, mais pour le sujet qui nous intéresse, elle demeure exemplaire comme l'a montré Jean Gayon¹⁵⁴². Pour le profane comme le professionnel, la littérature évolutionniste peut sonner comme un disque rayé¹⁵⁴³ ; ce serait là le symptôme d'une forme vicieuse d'inertie qui nuirait à l'innovation¹⁵⁴⁴, et suggère que le paradigme darwinien est en quelque sorte dégénéré. Toutefois, cette interprétation manque le caractère positif de cette référence inlassablement répétée. Les clins d'œil sont certes attractifs, mais il ne s'agit pas tant de se placer sous le patronage d'un scientifique que l'on juge vénérable par le style de science qu'il pratique, que de déclarer implicitement que l'hypothèse de sélection sera mobilisée : c'est donc un témoignage de sa pérennité qui s'explique selon nous par sa capacité à accueillir de nouveaux mécanismes¹⁵⁴⁵. L'hypothèse de sélection naturelle est assez large, assez malléable, pour unifier un nombre infini d'histoires, de lois et de causes – toutes celles que Darwin qualifiait de mystérieuses et qui ne le sont plus à présent. Elle est aux organismes ce que la devise du peuple américain se propose d'être pour les habitants de cette nation : un principe d'unification¹⁵⁴⁶. Ainsi l'on peut toujours discourir sur l'état de la Synthèse Moderne et la valeur d'une synthèse étendue, il demeure que le darwinisme, abonné aux rubriques nécrologiques et aux grands errata, n'est

¹⁵⁴² Cf. Gayon 2008a, p. 322-323. Voir aussi Gayon 2008b pour des considérations similaires.

¹⁵⁴³ Cela se ressent tout particulièrement quand on remarque le volume imposant de titres de livres, chapitres, articles, et conférences qui contiennent une référence plus ou moins explicite au corpus darwinien. Voici quelques exemples : Gause (1934). *The struggle for existence* ; Dobzhansky (1937). *Genetics and the origin of species* ; Mayr (1942). *Systematics and the origin of species*. Simpson (1964). *This View of Life: The World of an Evolutionist* ; Dawkins Richard (1995). *River out of Eden: A Darwinian view of life* ; Channon Alastair (2001): *Evolutionary Emergence. The struggle for life in artificial biota* ; Carroll (2005). *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom* ; McGhee (2011). *Convergent evolution: limited forms most beautiful*, etc.

¹⁵⁴⁴ Suivant l'idée de Feyerabend (1975) que le rejet de la tradition est une condition du progrès scientifique.

¹⁵⁴⁵ Sur le caractère accueillant du darwinisme, voir Gayon 2008a et 2008b, mais aussi Depew et Weber 1995.

¹⁵⁴⁶ *E pluribus unum*. Ce que l'on peut traduire par : De plusieurs, un.

pas mort¹⁵⁴⁷. Mais le sera-t-il un jour ? C'est là une possibilité que son concepteur a envisagée dans un paragraphe qui n'est que rarement cité :

Si nous supposons que chaque variation particulière a été préordonnée depuis le début de tous les temps, alors cette plasticité de l'organisation, qui conduit à de nombreuses déviations préjudiciables dans les structures organiques, ainsi que le pouvoir redondant de la reproduction qui conduit inévitablement à une lutte pour l'existence, et, par conséquent, à la sélection naturelle ou à la survie du plus apte, doit nous apparaître comme des lois superflues de la nature. D'un autre côté, un Créateur omnipotent et omniscient ordonne tout et prévoit tout. Ainsi, nous sommes confrontés à une difficulté aussi insoluble que celle du libre arbitre et de la prédestination¹⁵⁴⁸.

Darwin semble nous dire qu'avec un point de vue omniscient la sélection naturelle pourrait se dissiper, mais il se montre ambigu par la référence au libre arbitre si bien qu'on ne sait plus dire si la sélection n'est qu'un mirage. Cependant, ce n'est pas seulement la sélection qui est ainsi éliminée, mais aussi la plasticité comme capacité à produire des formes, soit l'idée qu'il existe un espace des possibles que les organismes explorent de manière contingente. Si l'on considère la genèse de la variation de manière restreinte, soit la perspective déterministe vers laquelle nous nous rapprochons toutes les fois que les mécanismes qui en sont à l'origine sont identifiés, alors effectivement la notion de plasticité comme pouvoir doit disparaître. Mais si l'on considère le devenir de la variation, son succès comme son insuccès qui dépendent d'un environnement et que résume la sélection naturelle, alors on ne saisit pas bien en quoi le mécanisme darwinien serait accessoire. Cela est d'autant plus vrai si l'on admet le caractère cumulatif de son action. Il ne reste donc plus que deux interprétations possibles au dilemme proposé par Darwin. Soit la sélection en tant que résumé de l'histoire est bien une pseudo-loi qui résulte de notre ignorance, soit elle est une loi fondamentale dont la forme véritable nous échappe. Cette dernière option reste à considérer. Quant à la première, elle requiert au mieux l'omniscience, au pis une théorie complète de l'évolution dans laquelle toutes les variations possibles sont données. Au chapitre II, nous rappelions avec Einstein, Podolsky, Rosen (1935, p. 777) que l'on peut considérer complète et correcte dans le champ de la physique une théorie qui satisfait les deux conditions suivantes : 1. « chaque élément de la réalité physique doit admettre une contrepartie dans la théorie physique » 2. « Si, sans perturber le système, nous pouvons prédire avec certitude (i.e. avec une probabilité égale à l'unité) la valeur d'une quantité physique, alors il existe un élément de la réalité physique correspondant à cette quantité physique. » En biologie, l'application de ces conditions semble impossible. Pour remplir la première à un moment donné, il faut disposer de techniques de recensement de la

¹⁵⁴⁷ Nous faisons là une référence à la formule de Mark Twain (« les nouvelles de ma mort ont été grandement exagérées ») que Huxley (1942, p. 22) applique au darwinisme, ainsi qu'un hommage à Jean-Baptiste Pérès.

¹⁵⁴⁸ Darwin 1868, p. 432, voir aussi la page 428 de la seconde édition de 1875.

biodiversité que l'on peine à imaginer (cf. 2.4). Enfin, pour la satisfaire totalement, encore faut-il que l'histoire biologique soit achevée ou que l'évolution soit au point mort. Regardant la seconde condition, nous pourrions y voir des organismes et leur descendance. Ainsi, l'on admettra que la descendance d'un organisme soit présente dans la théorie en tant que quantité prédite comme on le fait avec les calculs portant sur la valeur sélective. On retrouve en partie la première condition puisque notre théorie représente tous les organismes à t , $t+1$, $t+2$, ..., t_n , et ce jusqu'au dernier des êtres vivants. Or, cette théorie, et la théorie complète qui connaîtrait et prédirait aussi la série des organismes précédant l'instant t n'est pas une théorie biologique de l'évolution. Premièrement, parce que la connaissance des lois qui régulent l'arrière-plan abiotique est nécessaire pour prédire à partir d'une situation les organismes qui sont présents dans le futur comme dans le passé. Deuxièmement, parce que rien ne nous assure qu'après la mort sur Terre du dernier organisme, d'autres ne viennent au monde ailleurs dans l'univers. Troisièmement, une théorie biologique de l'évolution admet que tous les organismes dérivent d'autres organismes, ce qui ne permet pas de penser une situation où des êtres vivants se forment par la voie abiogénétique. Ce que nous venons d'énoncer s'applique également à la définition de la complétude proposée par Fontana et Buss (1994b, p. 59) :

La théorie de l'évolution existante est une formulation du processus de sélection naturelle, mais elle est incomplète en ce qu'elle suppose l'existence préalable d'unités sélectionnables et qu'elle est formalisée sans théorie sur l'origine de la variation. La théorie darwinienne, donc, nécessite d'être complétée par une théorie de l'organisme. Une théorie complète de l'organisation biologique expliquerait quelles organisations peuvent émerger, se combiner et varier.

Ainsi, nous devons considérer que la théorie complète de l'évolution est soit une théorie de l'histoire restreinte de manière artificielle aux intervalles de temps durant lesquels existent des êtres vivants, soit une théorie de l'évolution cosmique. Cette deuxième option étant plus sensée, nous allons maintenant l'examiner.

6.2.2. La perspective de l'évolution cosmique et l'avenir de la synthèse

Pour Richard Delisle, la théorie de l'évolution est actuellement dans un stade immature, « préparadigmatique¹⁵⁴⁹ », car elle abrite des paradigmes qui sont incommensurables¹⁵⁵⁰. Pour progresser et atteindre la complétude, elle doit s'insérer dans la « révolution transformiste »

¹⁵⁴⁹ Voir Delisle (2009) dans le titre de la conclusion de son livre, ou encore Delisle 2011, p. 299.

¹⁵⁵⁰ Il s'agit notamment de l'opposition entre Simpson d'une part, et d'autre part Rensch, Dobzhansky, Huxley sur la question de la directionnalité de l'évolution.

ou « l'évolutionnisme universel » qui représente non seulement le « principe unificateur le plus puissant¹⁵⁵¹ », mais aussi ce que visaient les grands noms de la Synthèse Moderne :

Il semble légitime de croire que Huxley, Dobzhansky et Rensch entretiennent l'espoir d'une éventuelle fusion entre le programme de recherche néo-darwinien et la tradition de recherche cosmique ; chacune de ces orientations de recherche impliquant des considérations distinctes mais nécessaires à l'élaboration d'une théorie complète de l'évolution¹⁵⁵².

Sur ce point, nous lui donnons raison en considérant qu'une science n'est mature que si elle affirme sa connexion avec d'autres sciences¹⁵⁵³. Quoi qu'il en soit, Richard Delisle s'oppose nommément à Morange qui considère que la biologie est déjà dans un stade paradigmatique et qu'il est pour le moins hâtif de tenter la grande synthèse de l'évolution cosmique¹⁵⁵⁴. Or, sur ce point, nous ne pouvons souscrire à l'avis de Morange pour les raisons que nous avons avancées tout au long de la section précédente. En somme, nous considérons que pour le problème de la prédiction, la biologie est véritablement dans un état d'imaturité et qu'il n'est pas possible de quitter cet état par les seuls progrès qu'accomplirait en interne la science de l'évolution. Tout comme Richard Delisle (2011, p. 297), nous appelons de nos vœux « une explication scientifique totale et une synthèse complète », mais pas celle qu'il espère. Delisle veut que l'on délaisse le réductionnisme et le déterminisme ; il se présente comme le partisan d'une forme d'émergentisme et d'holisme épistémologique en confessant que le tout sera plus que la somme des parties¹⁵⁵⁵. Comment peut-il tenir cette position tout en déclarant qu'il « semble difficile d'échapper à la conclusion qu'il existe un lien quelconque entre matière inerte et matière organique », ce qui est trivial, mais aussi que « l'avenir de la biologie » se

¹⁵⁵¹ Pour les trois citations, voir Delisle 2011, p. 301 et 295. Pour une opinion établissant la biologie comme un paradigme dans une acception particulière du sens kuhnien, ou un « super-paradigme », voir Gayon 2014a, p. 43.

¹⁵⁵² Delisle 2009, dans la conclusion.

¹⁵⁵³ Sur ce point, voir Depew (1986, p. 40) où il discute de l'opinion de Brooks et Wiley (1982 ; 1983 ; 1986) qui tentèrent de penser l'évolution à l'aide du concept d'entropie, ce qui l'amène à déclarer que : « [l'apparente insuffisance explicative des lois de la physique en biologie] est en même temps une confession de l'imaturité de la science évolutionniste, puisque toute science pleinement mature trouvera des liens progressivement plus étroits avec les réalisations les plus solides des autres sciences. Quant à Longo *et al.* (2013), ils admettent qu'il est souhaitable d'obtenir une théorie qui unifie mieux la biologie et la physique, mais encore l'ontogenèse et la phylogenèse, tout en affirmant que nous disposons d'une « excellente théorie de l'évolution ». Enfin, pour Canguilhem, l'affirmation de cette « connexion » ne doit pas se comprendre comme une résorption de la biologie dans ces autres sciences : « paradoxalement, c'est au moment où la biologie a soumis complètement ses objets à la juridiction des physiciens et des chimistes que se trouve fondée rationnellement l'originalité de ses objets. » Canguilhem (1977), cité par Bognon-Küss 2018, p. 417.

¹⁵⁵⁴ Voir tout spécialement Delisle 2011, p. 296-297. L'article de Delisle est d'ailleurs « une réponse à ses critiques » dont Morange fait partie. Il discute notamment des considérations développées par Morange 2011a.

¹⁵⁵⁵ Pour son rejet du réductionnisme et du déterminisme, voir Delisle (2011, p. 297), mais aussi page 301 pour son soutien à l'émergentisme et l'holisme épistémologique. Sa critique du réductionnisme le porte à attaquer l'atomisme du néo-darwinisme, ce qui est compréhensible, mais il l'est moins d'affirmer que la théorie des équilibres ponctués s'entend comme une réfutation du « néo-darwinisme des causes efficientes » sans le justifier.

décidera en grande partie « dans la zone grise entre l'inerte et l'animé¹⁵⁵⁶ » ? En refusant de manière conjointe le réductionnisme et le déterminisme, on ne peut expliquer l'abiogenèse, et rendre compte de l'apparition selon l'émergence diachronique des nouveautés évolutionnaires comme les sociétés, l'esprit, etc. La zone grise restera donc grise et il est impossible sur un tel fond doctrinal d'opérer une synthèse, car le refus de la réduction et du déterminisme permet de sceller l'autonomie des différents niveaux d'organisation de la matière en une sorte d'insularité, et non de provincialisme, qui autorise tout sauf l'intégration réussie des multiples sciences dans ce vaste ensemble qu'est l'évolution cosmique. Qui plus est, il nous semble que ses opinions sur la place de l'hypothèse sélective dans la théorie biologique de l'évolution, et à plus forte raison dans la grande synthèse qui se profile, sont inconsidérées :

J'avance la thèse radicale suivante : il n'existe pas à proprement parler de paradigme ou de programme de recherche darwinien ; seule existe la théorie de la sélection naturelle originellement proposée par Charles Darwin et depuis intégrée aux divers programmes de recherche transformistes souvent concurrents – parfois complémentaires – évoluant en parallèle depuis le xix^e siècle, notamment ceux fondés sur l'évolution cosmique (universelle), la biologie développementale, la thermodynamique, l'auto-organisation, etc. À l'exception des savants cherchant à développer la théorie de la sélection naturelle elle-même, l'essentiel de l'effort évolutionniste est tourné vers ces autres programmes de recherche au sein desquels l'intégration de la théorie sélective ne constitue qu'un élément parmi d'autres. Ainsi, le concept de la sélection naturelle ne constitue pas le noyau central autour duquel ces programmes de recherche sont élaborés¹⁵⁵⁷.

On peut toujours admettre que la sélection naturelle n'est pas le noyau central de tous ces programmes de recherche, car après tout elle apparaît uniquement de manière accessoire dans bon nombre d'entre eux, mais il est trompeur de la présenter comme un « élément parmi tant d'autres ». La raison en est que la théorie sélective peut établir un trait d'union entre les différentes classes de phénomènes qui ont été évoquées. On peut l'appliquer à l'évolution cosmique comme nous l'avons considéré avec Smolin¹⁵⁵⁸ que Delisle a d'ailleurs cité, mais aussi à la biologie du développement et l'auto-organisation, ce que nous avons suffisamment vérifié tout au long des précédentes sections. Enfin, on peut considérer avec Pross (2011, p. 1) qu'elle s'applique bien à la thermodynamique puisque l'évolution chimique abiogénétique et l'évolution biologique ne constituent en réalité qu'un seul et « unique processus physico-chimique » et il n'est d'ailleurs pas loin d'affirmer que la sélection étudiée par les biologistes est « une extension de la sélection cinétique en chimie » (Ibidem, p. 5). Nous y reviendrons au chapitre VII, mais pour l'heure il nous faut considérer que l'on peut invoquer la sélection

¹⁵⁵⁶ Ibidem, p 296-267 pour les deux citations précédentes.

¹⁵⁵⁷ Ibidem, p. 293.

¹⁵⁵⁸ Cf. section 2.2.3. Sur l'application du principe de sélection à l'échelle cosmique, avec une utilisation des ressources du darwinisme formel (i.e. l'équation de Price), mais aussi une discussion de sa portée pour la critique du principe anthropique et de l'*intelligent design*, voir Gardner et Conlon 2013 ; Gardner 2014.

naturelle à différentes échelles et supposer qu'elle agira partout où il y a de la vie, comme le fit Dawkins avec son hypothèse du darwinisme universel :

La théorie darwinienne de l'évolution par sélection naturelle est bien plus qu'une théorie locale rendant compte de l'existence et de la forme qu'a pris la vie sur Terre. C'est sans doute la seule théorie qui peut adéquatement expliquer les phénomènes que l'on associe avec la vie¹⁵⁵⁹.

En section 5.1, nous nous demandions s'il était judicieux de la part de Gayon d'accrocher bon gré mal gré la définition de la vie au processus sélectif. Pourtant, il semble que la NASA, par l'intermédiaire de son programme d'exobiologie, se soit clairement engagée dans cette voie : « la vie est un système auto-entretenu capable d'évolution darwinienne¹⁵⁶⁰. » Mais ils ne sont pas les seuls¹⁵⁶¹. Dans le cadre dessiné par l'évolution cosmique on peut même considérer la vie comme un « nouvel état de la matière » (Lechermeier 2015, p. 386), ou encore avec Jacob (1970, p. 344) que c'est « l'organisation qui évolue ». Quand Morange (2003, p. 234) admet que la découverte d'une vie extraterrestre est susceptible de produire une véritable révolution en biologie, nous affirmons qu'elle sera d'autant plus grande que cette vie venue d'ailleurs n'a pas évolué à un moment ou un autre sous la férule du mécanisme darwinien.

Contre les partisans d'une « troisième voie¹⁵⁶² » qui appellent à l'élaboration d'une nouvelle synthèse, mais qui risquent toujours de se désunir étant donné qu'ils sont animés par des intérêts divergents, vu qu'ils ne partagent véritablement qu'un dénominateur commun négatif, à savoir la critique de la Synthèse Moderne et du pouvoir de la sélection¹⁵⁶³, nous pensons que l'unification n'est possible qu'autour d'un mécanisme central qu'ils rejettent,

¹⁵⁵⁹ Dawkins 1983, p. 403. Sur le darwinisme universel, voir aussi Williams 1992, p. 8.

¹⁵⁶⁰ Joyce 1994, p. xi. Les positions de Joyce sont discutées dans la thèse de Kostyrka (2018) qui nous a permis de découvrir cette référence. Aussi, il faut dire que l'auteur ne revendique pas le crédit de cette définition, puisqu'elle résulte d'un consensus établi par 12 chercheurs. Sur ce point, voir cette interview de Gerald Joyce par Leslie Mullen : <https://www.space.com/22210-life-definition-gerald-joyce-interview.html>

¹⁵⁶¹ Voir notamment Mayr (1997b, p. 35) qui définit la vie par la capacité à évoluer, mais encore Pross (2011, p. 11) qui fournit une définition semblable à celle qu'utilise la NASA. Monod (1970, p. 152) apparaît comme une voix dissonante puisqu'il considère que l'évolution n'est pas une propriété des êtres vivants si l'on considère que changement vient de l'extérieur. C'est là une idée contestable dans la mesure où les êtres vivants viennent déjà de cet en dehors que constitue le domaine abiotique et qu'ils intègrent notamment par la reproduction sexuée et les mécanismes mutateurs des moyens d'évoluer en l'absence de perturbations exogènes.

¹⁵⁶² Voici quelques-uns des membres de cette troisième voie : J. Shapiro, D. Noble, E. Jablonka, E. Fox Keller, G.B. Müller, S.S. Newman, J. Odling-Smee, J. Dupré, S.F. Gilbert, D.M. Walsh, D. Raoult, É. Baptiste, A. Pross. La liste complète est disponible à l'adresse suivante : <https://www.thethirdwayofevolution.com/people>

¹⁵⁶³ Sur le manque d'unité et de contenu des critiques de la synthèse moderne venant de cette « troisième voie », nous recommandons la lecture de ces deux entrées de blog appartenant respectivement à Joe Felsenstein et Jerry Coyne : <https://pandasthumb.org/archives/2015/01/the-third-way-o.html>
<https://whyevolutionistrue.com/2015/01/30/a-third-way-of-evolution-i-think-not/>

De toute manière quand on considère la richesse de la synthèse moderne ou celle de l'ouvrage éponyme, il semble difficile de produire une véritable synthèse sans nourrir une ambition plus grande que la simple réévaluation de tel dogme, mécanisme, ou représentation de la vie. Aussi, nous pensons qu'une synthèse ne doit pas attendre pour se former, car le champ scientifique finit par s'homogénéiser et ce qui paraissait être des revendications fortes, ou les prodromes d'une révolution, s'estompent comme l'a compris Bourdieu 1976, p. 96.

mais surtout d'un projet commun positif qui agira comme un tuteur sur lequel pourra s'appuyer un programme de recherche digne de ce nom. Ce projet n'est rien d'autre que la prédiction de l'évolution dans le cadre d'une théorie de l'évolution cosmique. Malgré toutes les divergences doctrinales qui nous séparent de Jantsch, nous pensons que l'évolution cosmique représente non seulement la synthèse à venir, mais encore celle qu'il faut désirer :

Nous sommes actuellement à l'orée d'une grande synthèse. L'histoire naturelle, incluant celle de l'Homme, peut être comprise comme l'histoire de l'organisation de la matière et de l'énergie¹⁵⁶⁴.

Nous affirmons que cette synthèse ne pourra se constituer qu'en affrontant le problème de la prédiction de l'évolution. Il faudra toutefois surmonter deux difficultés. Premièrement, il conviendra de déterminer la place et la forme que doit prendre l'hypothèse de sélection dans le cadre de cette supersynthèse. Deuxièmement, il faut considérer que le problème de la prédiction se pose dans le cas général du devenir des formes de vie, et de manière particulière avec l'apparition d'une espèce qui a le pouvoir de prédire l'évolution, ce qui constitue une révolution pour les dogmes de la Synthèse Moderne. Par cette capacité, l'Homme peut défaire le hasard évolutionnaire qui déliait l'origine de la variation de sa future valeur adaptative ; il est capable d'inviter la finalité dans l'évolution. Ce sont là des pistes que nous explorerons.

¹⁵⁶⁴ Jantsch 1980, p. 307.

Conclusion de cette partie et passerelle vers la suivante

Parce qu'elle appose son empreinte sur toutes les tendances et qu'elle impose son influence à l'ensemble des mécanismes que l'on peut découvrir en biologie, la sélection naturelle s'annonce comme le point nodal pour notre tentative de prédire l'évolution. Cela étant dit, il faut également reconnaître que sa contextualité, comme le caractère hermétique des calculs, mais aussi des raisonnements qui sous-tendent la mesure de son action, resserrent les liens du nœud que l'on s'était donné de défaire, quand bien même les progrès récents de la biologie dessineraient avec davantage de précision les boucles qui le composent. En outre, il ressort clairement de cette seconde partie que la dynamique de l'évolution présente un « profil épistémologique¹⁵⁶⁵ » hybride, faisant intervenir d'une part des dimensions qui la rapprochent de la physique telles que le rythme du changement et la recombinaison des parties dans un système que viennent limiter des contraintes, et d'autre part des dimensions qui se rapportent plus à la biologie, comme la compétition, la spécialisation, etc. Cette considération s'applique à la sélection puisque la *fitness* exige une compatibilité avec le physicalisme pour être explicative, bien qu'elle exhibe une sorte d'irréductibilité en raison des notions distinctement biologiques que cette même tâche explicative nécessite. Il y a lieu de penser la sélection comme un entre-deux établissant un trait d'union entre le monde vivant et l'environnement, qu'il soit inanimé ou non. Or, nous affirmions qu'une authentique théorie prédictive de l'évolution doit se comprendre comme une synthèse entre les sciences biologiques et les autres sciences. Il nous incombe de repenser les rapports entre ces sciences afin de préparer l'avènement de cette synthèse, mais aussi de jeter quelques lumières sur cet obscur entre-deux qu'est la sélection. Voilà les objectifs que nous poursuivrons dans la troisième partie.

¹⁵⁶⁵ Nous reprenons là une expression de Gayon (1992, p. 351) qui l'appliqua à l'analyse du théorème de Fisher.

Troisième partie

De la nécessité des références faites en biologie à d'autres champs disciplinaires pour la prédiction de l'évolution

Introduction de cette partie

Les multiples références aux autres sciences que l'on découvre en biologie présentent principalement deux sens qui ont informé la structuration de cette partie. Elles expriment en premier lieu l'état de dépendance dans lequel se trouvent les sciences de l'évolution vis-à-vis d'autres champs disciplinaires pour comprendre l'histoire des organismes et peut-être prédire leur devenir. La nécessité de cette relation étant indiscutable, il reste que l'influence des processus non biologiques puisse toujours faire l'objet d'une sous-estimation ou d'une surestimation, mais il s'agit là d'inexactitudes que nous ne pourrions pas traiter complètement dans le cadre de cette thèse, car cela demanderait que l'on examine une quantité colossale de phénomènes, ainsi que leur pondération en fonction des doctrines et des auteurs, mais aussi des modèles employés. En revanche, nous allons effectivement passer en revue quelques phénomènes et principes des sciences de la nature qui influencent de manière décisive le fonctionnement comme l'histoire des êtres vivants afin d'en extraire une clé de lecture générale rendant compte du couplage qui s'opère entre les processus abiotiques et les systèmes biologiques, mais elle devra également épouser d'une manière ou d'une autre le langage des forces de l'évolution et tout particulièrement celui de la sélection, sans quoi elle ne saurait nous servir. Cette tâche constituera l'essentiel de notre chapitre VII. Après quoi, nous examinerons au chapitre VIII les références récurrentes que font les biologistes et les philosophes de la biologie aux concepts de la physique. À la différence des références qui font l'objet du chapitre VII, ces emprunts sont accessoires dans la mesure où ils ne renvoient pas uniquement à des processus agissant sur la biosphère. Avec Jean Gayon, on peut les appréhender comme des métaphores pour leur reconnaître les trois significations suivantes :

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 entité ou une nature commune entre deux choses. Si ce n'est pas le cas, son intérêt se limite à la rhétorique d'invention ou d'exposition¹⁵⁶⁶.

S'il est certain que les savants peuvent manipuler des références aux sciences physiques uniquement pour se faire comprendre de leurs lecteurs, ou parce qu'ils jugent que certaines d'entre elles sont porteuses d'un pouvoir d'attraction qui valorise leur propos, ne serait-ce qu'en raison du rapprochement qu'elles produisent entre les concepts de la biologie et ceux d'une science que l'on juge plus vénérable en lui prêtant d'incarner un idéal d'exactitude et de

¹⁵⁶⁶ Gayon 1992, p. 52-53.

rigueur, mais encore un pouvoir prédictif supérieur, il nous faut avouer que cette rhétorique d'exposition ne nous intéresse pas autant que le premier usage repéré par Jean Gayon et c'est pourquoi nous ne la discuterons qu'occasionnellement. En effet, il nous importe davantage de savoir si les métaphores sont légitimes en ce qu'elles traduisent un fait pour l'épistémologie, à savoir que les physiciens et les biologistes rencontrent parfois des problématiques similaires qui requièrent des solutions analogues, ce qui expliquerait que ces derniers empruntassent au catalogue de la physique les concepts et outils mathématiques qui leur semblent idoines. Du reste, qu'il existe « une nature commune » pour des objets qu'étudient ces deux disciplines ne saurait garantir la productivité de ces métaphores. Outre qu'elles puissent signer l'immaturité des sciences du vivant, on peut considérer qu'elles nuisent à la biologie dans la mesure où elles retarderaient l'élaboration de solutions qui prennent véritablement en compte les spécificités de cette discipline, et c'est pourquoi elles doivent être étudiées avec discernement. Qu'elles se révèlent trompeuses ou suboptimales en tant que solutions de fortune que l'on aurait transposées hâtivement, leur critique pourra toujours contribuer à l'amélioration d'une dynamique prédictive de l'évolution qui n'en est encore qu'à ses balbutiements.

Chapitre VII

De la dépendance que présente la théorie de l'évolution

Envers d'autres sciences de la nature

Pour expliquer et prédire la dynamique des systèmes biologiques

Introduction de ce chapitre

Dans ce septième chapitre, nous étudierons la dépendance que nous avons récemment mentionnée en l'abordant premièrement d'un point de vue universel par l'étude de l'influence des processus physiques fondamentaux sur les organismes, ce qui inclut la thermodynamique, et plus généralement les lois de la physique-chimie (cf. 7.1). Ce sera pour nous l'occasion d'interroger les conceptions énergétistes de la sélection naturelle qui la consacrent comme un processus fondamental en l'élevant au rang des principes de la thermodynamique. Cette perspective est décisive étant donné qu'elle offre à la sélection un rôle central dans l'économie d'une hypothétique théorie de l'évolution cosmique (cf. 6.2.2). Ensuite, nous l'examinerons d'un point de vue local qui se rapporte à l'histoire particulière de notre planète, bien que l'on puisse trouver ailleurs dans l'Univers des mondes qui présentent des similitudes avec le nôtre. Ce découpage, somme toute assez banal, n'est donc pas exempt de critiques. Quoiqu'il en soit, cette seconde section (cf. 7.2) traitera de l'influence sur la biosphère du passé, mais aussi celle du présent et du futur, des phénomènes astrophysiques proches – exceptée l'évolution de la constante solaire que nous avons choisi d'intégrer dans la sous-section sur le climat –, de la géologie et de la climatologie. Enfin, nous exploiterons les résultats de ces deux premières sections pour poser la quille d'une théorie des couplages entre les changements qui surviennent dans l'environnement physique et ceux qui se produisent conséquemment dans le monde vivant (cf. 7.3).

7.1. La dépendance considérée d'un point de vue universel : importance générale des lois de la physique-chimie

7.1.1. La thermodynamique et les conceptions énergétistes de la sélection

7.1.1.1. L'énergie et le métabolisme

Comme le considérait le chef de file de l'énergétisme, l'énergie est un concept qui doit étendre « sa domination à tous les domaines de la science¹⁵⁶⁷ » puisqu'il se confond selon lui avec le réel et ses manifestations sont impliquées causalement dans tous les phénomènes observables¹⁵⁶⁸. Cette proposition sera d'une certaine façon reprise par quelques grands noms de la biologie qui discernent dans l'énergie un principe unificateur pour la science¹⁵⁶⁹. De même, l'astrophysicien Eric Chaisson (2003, p. 91) conçoit que le flux énergétique par unité de masse représente la métrique physique à même de porter l'unification que requiert une théorie de l'évolution cosmique qu'il conçoit, rappelons-le, comme une grande synthèse¹⁵⁷⁰. Mais concentrons-nous sur la biologie. Il est évident que les résultats de la thermodynamique ont profité à cette science, que l'on pense à l'énergie libre de Gibbs¹⁵⁷¹ et son utilisation prédictive générale pour la spontanéité et l'équilibre des réactions chimiques ou encore son application aux composantes du métabolisme que sont l'anabolisme et le catabolisme¹⁵⁷². C'est encore l'étude du métabolisme qui permet de mettre en évidence certaines régularités du monde vivant, nous pensons notamment aux lois de puissance découvertes par Kleiber. Elles relient le métabolisme, mesuré indirectement par la quantité de chaleur dissipée, à la masse portée à la puissance $\frac{3}{4}$, et ce chez les vertébrés, mais elles sont assez vérifiées dans tout le monde animal¹⁵⁷³. Au XXI^e siècle, les travaux sur le métabolisme aboutirent à un résultat

¹⁵⁶⁷ Ostwald 1908, p. i.

¹⁵⁶⁸ « ...c'est dans l'énergie que s'incarne le réel. L'énergie est le réel dans un double sens. D'abord elle est le réel en ce qu'elle est *ce qui agit* ; quel que soit l'événement considéré, c'est indiquer sa cause que d'indiquer les énergies qui y prennent part. » Ibidem, p. v. Sur les conceptions d'Ostwald, voir Bensaude-Vincent 2004.

¹⁵⁶⁹ Howard Odum considère dans la préface de son ouvrage de 1971 que la perspective énergétiste représente bien un principe unificateur nous permettant de surmonter la complexité des systèmes biologiques. Pour sa part, Van Valen (1976a, p. 189) donne au contrôle de l'énergie d'être un « principe unificateur » pour la biologie. Il s'agirait d'un paradigme plus simple et univoque que la notion ambiguë d'information (Van Valen 1989, p. 10).

¹⁵⁷⁰ Comme Van Valen, Chaisson refuse ce rôle à l'information qu'il juge équivoque, mais aussi à l'entropie. Van Valen (1976a, p. 215) considère que c'est plutôt l'énergie libre qui importe, et non l'entropie, puisque c'est elle qui sert à effectuer un travail. La synthèse qu'appelle Chaisson (2003, p. 92) ne sera pas réductive et prédictive, puisqu'il admet que l'évolution cosmique est contingente. Voir aussi Chaisson 2004 ; 2006 ; 2010.

¹⁵⁷¹ Gibbs (1873) l'appelle l'énergie disponible (*available energy*) le terme d'énergie libre s'imposera plus tard.

¹⁵⁷² Une réaction ne nécessitant pas d'apport d'énergie est dite exergonique, c'est le cas du catabolisme qui fournit un travail. Les réactions endergoniques de l'anabolisme nécessitent un apport d'énergie.

¹⁵⁷³ Cf. Kleiber (1932) et tout particulièrement le célèbre graphique présent dans Kleiber 1947, p. 530. Elgin (2016, p. 130-132) discerne dans ces relations des lois distinctement biologiques, car bien qu'elles fassent intervenir des concepts non biologiques, comme l'énergie et la masse, elles sont mathématiques et s'appliquent à des entités biologiques. Pour McGhee (2011, p. 206), ces lois de puissance sont plutôt le « témoignage » de

intéressant. Il existe une très faible variation des valeurs moyennes du métabolisme basal rapportées à la masse, donc en W/kg, dans l'ensemble du vivant¹⁵⁷⁴. Ce serait le signe d'une quantité conservée, et peut-être un optimum qui participe du succès des êtres vivants (cf. Makarieva *et al.* 2008, p. 16998). Maintenant, si l'on s'intéresse au métabolisme total divisé par unité de masse, la situation est tout autre, car non seulement les animaux dissipent bien plus d'énergie que les plantes¹⁵⁷⁵, mais ils présentent une importance variable qui est notamment fonction de leur activité comme du fait d'être endotherme ou poïkilotherme (cf. Brown 2011). Par conséquent, les données sur le métabolisme nous autorisent des prédictions sur les possibles phénotypes que présenteront certains organismes et vice et versa, étant donné que l'on peut dériver des limitations énergétiques relatives à un mode de vie ce que Vermeij (2015) appelle des « incompatibilités fonctionnelles ». Par exemple, on ne trouvera pas de phytophages chez les oiseaux en raison de leur endothermie et des besoins énergétiques élevés que requiert le vol. De même, on ne trouvera pas de décomposeurs parmi les mammifères, ce qui peut s'expliquer en partie par leur homéothermie. L'association entre un ensemble de phénotypes et une dépense métabolique particulière doit donc se comprendre comme des contraintes dont la connaissance peut enrichir notre projet prédictif.

7.1.1.2. L'auto-organisation et l'entropie

Depuis les travaux préliminaires de Sadi Carnot (1824), l'entropie¹⁵⁷⁶ s'est imposée comme une grandeur centrale de la thermodynamique, mais encore pour ce que l'on appellera l'évolution cosmique, puisque sa prise en compte fut à l'origine de l'une des premières prédictions scientifiques sur le destin de notre monde et de la vie. En effet, le second principe de la thermodynamique prévoit que l'entropie de l'Univers ne puisse décroître, sa température va inexorablement s'homogénéiser et il ne sera plus possible de produire un travail, qu'il soit exploité par de simples êtres vivants ou d'autres plus complexes vivant en société, vu qu'il

contraintes venant de la physique-chimie, et il n'y aurait donc pas lieu de les penser comme « distinctement biologiques » comme Elgin avec la dichotomie de Beatty (1995) que nous avons déjà discutée en section 4.1.

¹⁵⁷⁴ Makarieva *et al.* (2008, p. 16994) donnent un intervalle de 0.3 à 9 W/kg, soit un facteur 30.

¹⁵⁷⁵ Voir par exemple Chaisson 2001b, p. 21. Les valeurs données sont celles de la densité de flux énergétique.

¹⁵⁷⁶ Pour la première apparition de cette notion, voir Clausius 1865, p. 390. Elle signifie alors « transformation ». Pour une étude de ses autres sens, voir Lalande (1898 ; 1930, p. 12) chez qui elle prend les sens d'involution et de dissolution, ou encore Thompson (1917, p. 11) qui rappelle qu'elle est synonyme d'évolution en grec.

existe « une tendance universelle à la dissipation d'énergie mécanique¹⁵⁷⁷ ». Néanmoins, il peut paraître douteux que l'entropie puisse servir de principe unificateur central pour l'évolution cosmique. Nous avons déjà évoqué dans une note précédente les réserves de Chaisson et de Van Valen à ce sujet, mais il est plus évident de rappeler que si l'on comprend l'entropie comme une grandeur signant une tendance universelle à la désorganisation, alors le monde organique apparaît comme une anomalie dans le cosmos puisque « la vie remonte la pente que la matière descend » (Bergson 1907, p. 167). La littérature savante a entériné l'idée que les êtres vivants se définissaient en opposition à l'entropie¹⁵⁷⁸ vu qu'ils cherchent à maintenir un niveau d'entropie bas, ce qui n'est possible qu'à la double condition d'élever l'entropie de leur milieu par la production de déchets et en recevant un apport conséquent d'énergie comme de matière¹⁵⁷⁹. Cependant, ce mode de fonctionnement n'est pas propre aux êtres vivants, puisqu'il caractérise plus généralement les structures dissipatives capables de s'auto-organiser, autrement dit de réduire leur entropie et donc gagner en complexité, et c'est pour cette raison que ces structures servent de modèles à la compréhension des organismes pour de nombreux savants et tout particulièrement des non-biologistes¹⁵⁸⁰. Précédemment, nous avons argumenté de l'insuffisance explicative du paradigme auto-organisationnel pour rendre compte de la richesse du vivant¹⁵⁸¹. Rappelons à toutes fins utiles que l'idée d'auto-organisation, quand bien même on en étirerait le principe pour qu'elle inclue l'hérédité, ne peut faire l'économie d'une forme de compétition entre les systèmes qui exhibent un ordre spontané puisqu'ils peuvent, notamment en se déplaçant, entrer en conflit pour une source d'énergie ou de matière. Bien entendu, on pourrait encore intégrer au forceps la sélection-compétition dans ce paradigme, mais il s'agirait là d'une subversion du sens que lui accorde communément la littérature en distinguant la sélection de l'auto-organisation¹⁵⁸². Par ailleurs,

¹⁵⁷⁷ Thomson [Lord Kelvin] 1852, p. 514. C'est d'ailleurs pour cette raison que Kelvin prévoit dans ce même article que la Terre sera un jour inhabitée par l'Homme (*unfit for man*) mais l'on comprend que cela s'applique à la vie dans son entièreté, à moins que des changements ne soient « accomplis, qui sont impossibles en vertu des lois auxquelles sont soumises les opérations connues qui se déroulent actuellement dans le monde matériel. »

¹⁵⁷⁸ On lit chez Sidis (1925, p. 50) que « la vie est un renversement de la seconde loi de la thermodynamique. » Pour Schrödinger (1944, chapitre VI) les êtres vivants se nourrissent « d'entropie négative », ce qui donnera le qualificatif de « néguentropique » chez Brillouin 1949. Avec Pross (2011), on peut définir la vie et la mort en fonction du chemin thermodynamique suivi : augmentation ou diminution de l'entropie.

¹⁵⁷⁹ Kauffman, en théoricien de l'auto-organisation et de ce qu'il appelle l'ordre gratuit (e.g. Kauffman 1993 ; 1995, chapitre 4) admet volontiers que l'ordre gratuit « n'est pas gratuit » (cf. Kauffman 2000).

¹⁵⁸⁰ Nous pensons par exemple à Kauffman que nous avons convoqué dans une note précédente, mais encore Prigogine *et al.* 1972 ; Jantsch 1980 ; Chaisson 2003 ; Rodier 2012, etc.

¹⁵⁸¹ Cf. section 6.2. On trouve une critique de l'explication par l'auto-organisation du vivant chez Morange 2011b, p. 133. Pour Jacob (1981, p. 75-76), les seuls processus biochimiques fondamentaux, et donc l'auto-organisation, n'expliquent pas la richesse du vivant, car ils sont présents chez tous les organismes.

¹⁵⁸² C'est notamment le cas dans les travaux de Kauffman (1993 ; 1995). Pour Burian et Richardson (1990, p. 268), on peut même considérer l'auto-organisation comme une hypothèse nulle pour la prédiction de l'évolution comme des particularités des organismes « en l'absence de sélection », ce qui va dans le sens de notre remarque.

le préfixe auto nous invite à penser l'auto-organisation comme un point de vue centré sur un lieu, une entité ou un type d'entité donné dont on saisit l'évolution sans postuler d'influences extérieures, tandis que le principe de la sélection, dont nous allons découvrir les versions énergétistes, commande leur intervention.

7.1.1.3. Les conceptions énergétistes de la sélection et leurs limites

Si l'énergie doit tenir lieu de principe unificateur pour l'évolution cosmique et que l'on pense le mécanisme darwinien inéliminable, alors il paraît nécessaire de le conformer à ce paradigme en proposant une traduction énergétiste de la sélection. Dans les lignes qui vont suivre, nous allons présenter les conceptions énergétistes de la sélection les plus exemplaires, puis nous examinerons leurs limites. Commençons par les travaux de Lotka. Considérant à la suite de Guilleminot, dont il reconnaît l'antériorité des travaux comme la similitude des propositions théoriques qu'ils entretiennent respectivement, l'insuffisance des deux premiers principes de la thermodynamique pour expliquer et prédire l'évolution¹⁵⁸³, le statisticien américain entend promouvoir la sélection naturelle au rang de troisième ou quatrième principe de la thermodynamique¹⁵⁸⁴. L'évolution par sélection naturelle doit désormais se comprendre comme une lutte pour la captation de l'énergie¹⁵⁸⁵ dont l'un des résultats est la persistance différentielle. Ainsi conçue, la sélection peut aisément transcender les frontières des sciences du vivant, ce que reconnaît implicitement Lotka (1922b, p. 152) en la rebaptisant de sorte qu'elle soit « dépouillée de ses implications biologiques » pour devenir un « principe de persistance des formes stables. » La conception qui résume la sélection à une lutte pour maximiser l'énergie absorbée sera entretenue par de nombreux auteurs après Lotka¹⁵⁸⁶, mais il

¹⁵⁸³ Cf. Lotka 1922b, p. 151-152. Pour Guilleminot (1919), il faut distinguer les chemins thermodynamiques offerts par la seconde loi et qu'il inclut dans ce qu'il appelle la « loi d'option vitale » (Ibidem, p. 118) de leurs conséquences sanctionnées par la sélection qui complète la deuxième loi (Ibidem, p. 166-168). Cette insuffisance des principes de la thermodynamique est repérée par Odum (1983a, p. 575), mais aussi Chaisson 2003, p. 94.

¹⁵⁸⁴ Tout dépend si l'on inclut le principe de Nernst. Cf. Lotka 1922b, p. 153.

¹⁵⁸⁵ Cf. Lotka 1922a, p. 147-148. Il avoue s'inspirer de Boltzmann, dont on se souviendra avec Bouveresse (1999) qu'il admirait Darwin. Sur les conceptions de Boltzmann relatives à la vie comme une lutte pour le contrôle de l'entropie, davantage que l'énergie, voir Boltzmann (1905), mais encore Schuster 2008.

¹⁵⁸⁶ Dans les écrits de Chaisson (2003, p. 97) on retrouve non seulement l'idée d'une sélection ayant pour enjeu le contrôle de l'énergie, mais aussi le fait qu'elle ne s'applique pas nécessairement aux organismes : « La sélection est un facteur dans le flux de ressources entrant et sortant de tous les systèmes ouverts, pas seulement des formes de vie. Les systèmes sont sélectionnés en fonction de leur capacité à utiliser l'énergie, et cette énergie – la capacité à effectuer un travail – est, si tant qu'il en existe, une « force » dans l'évolution. D'une manière générale, la sélection se produit dans le monde inanimé, fournissant souvent une étape formatrice dans la production de l'ordre. » Quant à Roddier (2012, p. 35), il identifie dans la droite ligne de Lotka la maximisation

nous semble que les noms d'Odum et de Van Valen éclipsent ces derniers. Le premier requalifia la sélection en une « loi générale de l'énergie » (Odum 1971, p. 32) qu'il associe à un principe de puissance maximale d'après lequel les entités en lutte doivent non seulement s'approprier plus d'énergie que leurs adversaires, mais aussi la transformer selon un rythme optimal, ni trop lent pour en conserver l'efficacité, ni trop rapide pour assurer la durabilité du processus¹⁵⁸⁷. Quant à Van Valen (1976a, p. 185), il admet également que le contrôle de ce qu'il nomme « énergie expansive », servant aussi bien au développement qu'à la reproduction et que l'on peut confondre avec la *fitness*, représente l'enjeu fondamental d'une sélection à propos de laquelle on peut formuler trois lois qui sont celles de Fisher et de Wright, auxquelles s'ajoute désormais la conception énergétiste de la sélection défendue par le théoricien de la reine rouge : « La sélection naturelle, à n'importe quel niveau ou échelle temporelle, maximise la quantité attendue d'énergie expansive » (Ibidem, p. 186). Comme on le voit avec la proposition précédente, mais encore celle de Lotka, cette reformulation de la sélection semble pouvoir s'appliquer à toutes les dimensions, que l'on pense à des intervalles temporels ou à des niveaux d'organisation de la matière. Qui plus est, elle nous donne de penser la sélection comme « davantage enracinée dans les lois de la physique que ne le pensent les partisans de l'autonomie de la biologie¹⁵⁸⁸ ». Dès lors, on peut admettre que l'énergie représente la ressource dans sa forme primordiale, ce qui confère à l'axiome de finitude des ressources (cf. section 5.3) une assise dans les lois de la physique.

On pourrait presque croire qu'il n'y a que des avantages à penser le processus darwinien en adoptant un point de vue énergétiste. On aurait là une clé de lecture universelle permettant l'épanouissement de cette synthèse qu'est l'évolution cosmique, mais encore un paramètre que l'on peut intégrer dans une simulation de l'évolution. Il nous donnerait de traduire dans le langage de la physique et de manière *a priori* non ambiguë la lutte pour l'existence comme il nous permettrait d'évaluer et de transcrire des couplages entre les transformations qui se produisent dans le monde inanimé et à l'intérieur des êtres vivants si l'on s'intéresse aux flux d'énergie. Bien qu'elle s'avère nécessaire, la réduction énergétiste de l'évolution par sélection naturelle ne va pas sans difficultés et emporte son lot de limites. De même que nous avons

de l'énergie captée à la troisième loi de la thermodynamique (en exceptant donc le principe de Nernst), c'est là une fondation pour expliquer la sélection, qui devient alors un principe physique (Ibidem, p. 65).

¹⁵⁸⁷ Cf. Odum 1971, p. 30-31. Voir aussi Odum et Pinkerton 1955 ; Odum 1983b. Il faut noter que pour Kauffman (2000), cherchant lui aussi un 4^{ème} principe de la thermodynamique, l'énergie doit être utilisée aussi rapidement que possible. Pour une présentation des thèses d'Odum sur le principe de puissance maximale, que l'on trouvait déjà chez Lotka (1945), et les lois qu'il comptait ajouter à cette 4^{ème} loi, voir Tilley 2004.

¹⁵⁸⁸ Nous citons là Weber et Depew (1986, p. 33) pour qui cet ancrage n'est pas synonyme de réduction de la sélection, ou encore de la biologie dans son entièreté, à des lois.

critiqué la pauvreté informationnelle de la *fitness*, on pourra avec Morange (2016, p. 333) souligner les dangers d'une analyse monodimensionnelle. Il serait plus prudent de considérer dans l'énergie un concept utile, mais qui ne peut à lui seul nous livrer de lumière sur les changements qualitatifs qui se produisent dans l'évolution, ne serait-ce qu'en raison de l'infinie diversité des manières de transformer et d'utiliser l'énergie (cf. Baldwin 1909, p. 86-88). La maximisation de l'énergie ne sera pertinente pour la prédiction qu'à condition de déterminer par avance pourquoi telle organisation serait plus compétente qu'une autre pour capter de l'énergie. En outre, il faudra préciser ce qui est fait de l'énergie absorbée et en quoi cela participe du succès d'une entité biologique. C'est là une perspective que Van Valen et Odum n'ont pas manqué de considérer. Pour Van Valen (1976a), l'énergie expansive peut être investie dans la reproduction ou le développement, ce qui fait que l'on retrouve les stratégies r/K. Pour le second (Odum 1971, p. 162-163), il ne faut pas identifier la sélection énergétiste et le principe du maximum à l'augmentation de la *fitness* reproductive, puisque celle-ci dépend de l'énergie entrante et se réduit de manière corollaire. Aussi, il faut intégrer dans cette maximisation la part d'énergie qui sera stockée. Tout comme pour la *fitness* reproductive, on part d'un critère simple que l'on est obligé de compliquer pour prendre en compte les bonnes échelles temporelles, mais aussi les fluctuations et les spécificités de l'environnement sélectif. Mais revenons à la seule comparaison de l'énergie captée. On ne voit pas en quoi la quasi-égalité de l'énergie expansive, celle qui sert pour la reproduction et le développement, entre l'espèce humaine et une espèce de palmier peut nous apprendre quoi que ce soit d'utile¹⁵⁸⁹. La sélection naturelle n'a de sens que pour des entités qui sont effectivement en compétition ou qui le seront un jour. Cependant, le cas de notre espèce est un peu particulier si l'on considère sa tendance à contrôler presque toutes les ressources de notre planète, ce qui fait qu'on pourra toujours admettre qu'elle est ou sera en compétition avec ce palmier.

Cette dernière remarque ravive la difficulté qu'il y avait à penser un niveau de sélection de manière univoque. S'il est trivial de dire que de deux organismes en compétition pour une proie, le chasseur ayant réussi à la capturer en vertu de sa constitution et non d'un heureux hasard aura maximisé une énergie que sa descendance pourra s'approprier dans des conditions similaires, il est parfois difficile de définir clairement des niveaux de sélection en s'appuyant sur le contrôle de l'énergie. Pour Leigh Van Valen (1976a, p. 183), il faut privilégier le groupe comme unité de sélection, bien qu'il ne puisse pas forcément être « précisément

¹⁵⁸⁹ Il s'agit de l'espèce *Euterpe globosa*, cf. Van Valen 1976a, p. 212.

délimité ». Néanmoins, il est clair qu'en présence de deux groupes, comme cela peut arriver dans notre espèce, la domination de l'un sur l'autre pourra être résumée par cette approche si tant est que la maximisation ne conduit pas à l'épuisement des ressources. Contre cette appréciation limpide, on remarquera que les thèses d'Odum amènent bien des difficultés étant donné que le principe du maximum s'entend comme une maximisation de la « puissance utile » (Odum 1983a, p. 100) qui ne profite pas uniquement à l'individu, ce n'est donc pas une utilisation « égoïste » puisqu'il faut contribuer à la puissance du « système » auquel on appartient (Odum 1983b, p. 77). Ici, deux remarques s'imposent. Premièrement, on ne saurait dire jusqu'où s'arrête ledit système. S'agit-il d'un groupe, d'une espèce, d'un écosystème ou de la biosphère tout entière ? Deuxièmement, on peut très bien affirmer que la sélection avec pour résultante la maximisation de l'énergie captée s'effectue dans les parties du système et bénéficie à l'ensemble, de même que l'on soutient à raison que la *fitness* d'un groupe est dépendante, si ce n'est réductible, à la *fitness* de ses parties. À ce propos, Odum (1983a, p. 262) soutient qu'un système est plus efficace s'il est composé de sous-parties utilisant l'énergie de manière différente, ce qui veut dire qu'ils ne canalisent pas un unique flux. Autrement dit, la maximisation globale du flux imposerait que l'on multiplie et différencie les structures dissipatives qui exploitent les dérivés du flux principal. Cette diversité peut bien sûr faire prospérer un ensemble quand on considère des sous-parties s'organisant par la division du travail de telle sorte qu'elles coopèrent à l'intérieur d'un organisme ou d'un groupe qui gagnera en efficacité, captant de ce fait plus d'énergie que ses compétiteurs jusqu'à les pousser à l'extinction. Dans cette logique, la diversité finirait par s'effondrer et la quantité de flux total serait tout de même maximisée¹⁵⁹⁰.

Il faut donc se demander ce qui limite la maximisation et ce qui préserve la diversité. À l'échelle des écosystèmes, les sous-parties pourront être incarnées par des espèces aux rôles écologiques différents. Ici, la régulation est assurée de deux manières : d'une part globale, par la quantité d'énergie entrant dans la biosphère¹⁵⁹¹, et d'autre part locale, par des relations asymétriques telles que le parasitisme, la prédation-consommation¹⁵⁹². Toujours est-il que la

¹⁵⁹⁰ Cela s'applique tout particulièrement à notre espèce. De manière plus générale, on peut supposer qu'une espèce généraliste plus efficace que ses compétiteurs, spécialisés ou non, entraînera une baisse de la biodiversité.

¹⁵⁹¹ Il s'agit principalement de l'énergie solaire dont la Terre reçoit 10^{17} W en moyenne, mais les plantes en utilisent moins d'un millième. En second lieu, vient l'énergie géothermique avec une puissance d'environ 10^{12} W qui est nécessaire aux flux géochimiques et alimente notamment quelques écosystèmes aphotiques.

¹⁵⁹² Cela correspond à un modèle de chaîne eltonienne : la richesse des écosystèmes est limitée par l'énergie du premier niveau d'origine abiotique, mais aussi des paramètres physico-chimiques. Pour les niveaux supérieurs, la sélection optimise les transferts d'énergie de sorte qu'un niveau n n'exploite pas la totalité du niveau $n-1$ dont il dépend. Sur ce sujet, voir Hutchinson (1959, p. 147) ou les travaux de Lindeman (1942) desquels on tira la règle des 10 % qui prévoit qu'en moyenne un dixième de l'énergie d'un niveau est transféré au niveau supérieur.

multitude de compétitions locales pour l'efficacité énergétique devrait mécaniquement engendrer une tendance résultante à la hausse pour la biosphère tout entière. C'est en somme un argument semblable à celui qui permettrait de rendre compte d'une tendance générale au progrès par l'action de la sélection (cf. section 4.2.1.1). Néanmoins, ce mouvement d'ensemble ne saurait qualifier uniquement la dynamique du vivant puisqu'il s'exprime à l'échelle cosmique comme le remarque Chaisson¹⁵⁹³ : on assiste à un accroissement corrélé de la complexité et de la densité de flux énergétique dans l'histoire de l'Univers qui s'accélère avec l'évolution biologique et redouble de vitesse depuis l'apparition de notre espèce et ses progrès technologiques (cf. Chaisson 2003, p. 100). À cela, nous voyons deux raisons. En premier lieu, nous invoquerions l'existence de structures et processus qui permettent l'accumulation d'informations (hérédité génétique, supports divers de la transmission culturelle) et en second lieu l'existence d'un lien fort entre l'intensité de la compétition et le rythme d'évolution (cf. 4.2.2.2 et 5.3). Pour sa part, Chaisson fait de cette double accélération une conséquence de la complexité en considérant qu'elle est une source d'instabilité structurale¹⁵⁹⁴. Quoi qu'il en soit, il existe bien une corrélation négative entre la densité de flux énergétique comme métrique de la complexité et la durée de vie des entités qui caractérisent les sept phases de l'évolution cosmique (Chaisson 2009b, p. 3277). Il s'agit là d'une difficulté pour la conception de Lotka qui fait écho à notre critique de la *fitness*-persistance (cf. section 5.4) : la sélection ne peut se comprendre comme « la persistance des formes stables » dans la mesure où la maximisation du flux énergétique requiert et produit du changement à l'intérieur d'un système pour être réalisée¹⁵⁹⁵. En conséquence, une théorie mature de l'évolution cosmique admettant l'énergie comme dimension centrale devrait être en mesure de traduire à la fois des formes selon le rythme auquel elles dissipent l'énergie et la transforment dans leurs parties, mais encore prévoir les possibilités de changement de ces formes en fonction de la variation du flux d'énergie qui les traverse. Autrement dit, l'horizon d'une conception énergétiste de la sélection qui ne se réduirait pas à n'être qu'un résumé aussi exact que trivial de l'histoire, tout comme pouvait l'être la *fitness* pour la sélection considérée d'un point de vue strictement biologique, c'est d'être complétée par une théorie du changement possible, c'est-à-dire de l'évolutivité.

¹⁵⁹³ Voir par exemple Chaisson 2001a ; 2001b, p. 21. Voici quelques valeurs de la densité de flux énergétique (*energy rate density* en erg/g/s) depuis Chaisson (2009b, p. 3277) pour les sept phases de l'évolution cosmique : galaxies : 0.5 ; étoiles dans la séquence principale : 2 ; planète : 75 ; plante : 900 ; animal : 20.000 ; cerveau humain : 150.000 ; sociétés modernes : 500.000. Pour d'autres vues sur une tendance à la complexification qui s'appuie sur une sélection maximisant l'efficacité énergétique, voir Wicken 1979 ; 1980 ; 1983.

¹⁵⁹⁴ Chaisson 2009a, p. 11, voir aussi Chaisson 2009b, p. 3272. Il s'agit mot pour mot de la même citation.

¹⁵⁹⁵ Nous connectons l'argument d'Odum sur la diversification à l'intérieur d'un système à celui de Chaisson sur l'instabilité des formes complexes qui relie la diversité des structures aux opportunités de changement.

Dans la section précédente, nous émettions quelques réserves sur l'utilisation du concept d'entropie pour intégrer le vivant dans le cadre de l'évolution cosmique, mais il n'est pas impossible qu'il nous livre quelques pistes pour réaliser la série d'objectifs que nous venons d'énumérer. En effet, si l'on se souvient de la complémentarité des notions d'évolutivité et de contraintes que nous avons examinées au chapitre VI, on remarquera que le discours sur l'entropie mobilise des idées similaires. Avec une entropie très basse, une organisation macroscopique est possible mais elle sera si stable qu'on puisse dire qu'elle manque d'évolutivité. Avec une entropie très haute, le nombre de micro-états possibles est élevé, car les entités du niveau microscopique présentent une forte indépendance les unes vis-à-vis des autres et donc de nombreux degrés de liberté. En somme, on peut dire qu'elles sont peu contraintes et on retrouve là l'idée d'une évolutivité comme potentiel de recombinaison des parties à l'intérieur d'un système. Malheureusement, une forte entropie est aussi incompatible avec la persistance d'une organisation macroscopique et la production d'un travail. À bien considérer les organisations biologiques, on remarquera qu'elles présentent à différentes échelles, aussi bien spatiales que temporelles, des niveaux d'entropie variés. Sans doute qu'une théorie de l'entropie multi-niveaux nous donnerait une transcription réductive des notions de contraintes et d'évolutivité, mais elle n'aurait elle-même de sens que si l'on peut la croiser avec une théorie sur les flux d'énergie et leur taux de variation, étant donné que ce sont ces deux paramètres qui pilotent les processus auto-organisationnels fondamentaux, ainsi que la compétition darwinienne considérée d'un point de vue thermodynamique. Nous ne disposons ni de l'une ni de l'autre, mais il apparaît qu'une simulation prédictive de l'évolution doit progresser dans cette direction. En attendant, le paradigme énergétiste servira la représentation unifiée des échanges entre la biosphère et le monde inanimé et vice et versa.

7.1.2. Les lois de la physique comme sources de contraintes, convergences et adaptations

Quand deux auteurs affirment dans la section lettre de *Science* que « les lois physiques façonnent la biologie¹⁵⁹⁶ », on peut se montrer perplexe face à cette évidence et passer son chemin, et ce d'autant plus qu'ils prennent pour cible les rares personnes niant la réalité de ce

¹⁵⁹⁶ Cf. Selvarajoo & Tomita 2013. Il s'agit de la traduction du titre de leur communication.

lieu commun¹⁵⁹⁷, alors que l'enjeu du débat porte davantage sur la bonne intégration de ces lois dans notre compréhension de l'évolution. Cependant, on pourra souscrire à leur appel en faveur d'une plus grande multidisciplinarité pour ce qui est de l'enseignement de la biologie dans le secondaire et le supérieur¹⁵⁹⁸, tant il est vrai que ces années critiques peuvent modeler dans l'esprit des étudiants une image faussée du rapport entre biologie et physique-chimie qui n'est pas représentative de la riche histoire qui les unit. Rappelons que des savants de tous horizons ont régulièrement montré que les phénomènes de la physique-chimie contraignent la forme et les particularités des organismes¹⁵⁹⁹. Cela dit, même des auteurs qui sont conscients de ces exemples comme de la nécessité d'intégrer les ressources explicatives venant de la physique-chimie au portfolio des biologistes, peuvent tenir des propos qui semblent démentir l'importance de ces ressources :

Dans un jeu, jouer selon les règles n'est pas pertinent pour gagner ou perdre. Ainsi être en vie, dans le sens de suivre les règles biochimiques qui définissent la vie peut ne pas être pertinent pour « gagner ou perdre » le jeu de l'évolution¹⁶⁰⁰.

Les lois invariables de la nature fixent les formes générales et les fonctions des organismes ; elles délimitent les cadres dans lesquels les dispositifs organiques doivent évoluer. Mais ces cadres sont si vastes relativement aux aspects qui nous intéressent ! Ils ne spécifient pas les plans d'organisation des arthropodes, des annélides, des mollusques et des vertébrés, mais, tout au plus, des organismes à symétries bilatérales avec des parties répétées¹⁶⁰¹.

Nous n'approfondissons pas notre compréhension de l'évolution par des références générales à une 'loi de la nature' à laquelle toute vie doit se plier¹⁶⁰².

On pourrait leur donner raison de deux manières. Premièrement, c'est bien parce que ces lois s'appliquent aussi bien au vivant qu'au non-vivant qu'elles se révéleront incapables de nous renseigner sur certaines spécificités des organismes comme le suggère la citation de Gould. Deuxièmement, si on les saisit comme des « cadres si vastes », alors elles pourront nous livrer essentiellement des prédictions négatives dont certaines pourront être traitées avec mépris.

¹⁵⁹⁷ « Parce qu'il y a encore des négateurs qui se demandent si de simples lois physiques opèrent dans les systèmes vivants, nous voulons souligner les nombreux exemples dans lesquels les lois de la physique ont été utilisées pour fournir des lumières sur les comportements complexes des organismes. » Ibidem, p. 646.

¹⁵⁹⁸ Ibidem, p. 646.

¹⁵⁹⁹ Citons Galilée (1638, deuxième journée, commentaire de la proposition VIII) sur le rapport entre force, taille des animaux et résistance de leurs os ; Haeckel (1866, L.I, ch. II) sur l'importance décisive des autres sciences de la nature en biologie ; Thompson (1917) qui conçoit l'influence des forces physiques comme des causes efficaces (cf. Gould 1971, p. 252) agissant sur la morphologie et les particularités des organismes ; Haldane (1926) qui traite du rapport surface/volume et de l'influence des « forces » physiques dont la gravité et la tension de surface pour rendre compte des performances et limitations des organismes ; Turing (1952) qui mobilise les modèles de réaction-diffusion pour expliquer la morphogenèse ; et enfin les travaux intégrant les contraintes biomécaniques en paléontologie (e.g. Raup et Michelson 1965 ; Raup 1966 ; Gould 1974).

¹⁶⁰⁰ Slobodkin 1964, p. 349-350.

¹⁶⁰¹ Gould 1989, p. 323.

¹⁶⁰² Levins et Lewontin 1985, p. 104.

Personne ne s'attend à lire dans les colonnes de *Science*, *Nature*, *PNAS* ou toute autre revue prestigieuse, les travaux d'un prophète de l'évolution qui nous annoncerait à grand renfort d'équations qu'aucun organisme n'atteindra dans l'avenir une célérité dépassant celle de la lumière ou n'enfreindra la première loi de la thermodynamique. Contre cette fantaisie, on objectera que la connaissance des lois physiques nous procure aussi des prédictions négatives plus contributives. Il serait d'ailleurs intéressant de savoir quelles sont les fonctions qui pourront être assurées par une structure biologique qui apparaîtra dans le futur. Or, la multiréalisation caractérise la relation structure-fonction de sorte qu'il semble impossible de répondre à cette question comme le suggéra Kauffman (2010) en arguant qu'aucun algorithme ne sera en mesure d'énumérer tous les usages d'un tournevis. S'il est ici hors de propos de gloser sur le caractère calculable d'une hypothétique suite de codes qui résoudrait le problème de la relation structure-fonction, nous ferons remarquer que la connaissance des lois de la physique-chimie nous donne de construire un programme qui indiquera ce qu'une structure ne peut réaliser. En outre, les contraintes venant de la physique-chimie limitent les formes qui peuvent être réalisées et la marge de manœuvre laissée à la sélection naturelle¹⁶⁰³. C'est pourquoi elles expliquent de nombreuses convergences dans le monde vivant (McGhee 2011, p. 249), mais aussi celles que l'on observe en comparant la similitude, si ce n'est la continuité, des produits de la nature à ceux enfantés par la technique (Ibidem 2011, p. 222). Un photorécepteur à l'image de la rétine ou encore un organe assurant la photosynthèse comme la feuille ressemblent grossièrement à un capteur CCD et une cellule photovoltaïque : toutes ces structures présentent une grande surface pour une faible épaisseur. Cette belle convergence s'explique par le fait qu'il n'existe pas une infinité d'organisations permettant d'intercepter efficacement une grande quantité de photons. De même, ce sont encore des contraintes physiques qui font que les ailes de nos avions présentent un aspect comparable aux organes analogues que portent les insectes, ptérosaures, chauves-souris, dermoptères, etc. Ici encore, il faut une grande surface et une faible épaisseur mais pour d'autres raisons : augmenter la portance et limiter la traînée. Aussi, l'on peut remarquer une convergence dans la distribution des poids des constructions humaines¹⁶⁰⁴ et des organismes : ce qui est immobile pourra être plus lourd que ce qui est mobile, et il en va de même pour ce qui se déplace dans les mers, ou

¹⁶⁰³ Huxley (1942, p. 494-496) remarque que les contraintes agissent comme des limites biomécaniques arrêtant les tendances que suivraient les êtres vivants. Quand ces contraintes sont prévalentes, « la sélection naturelle n'a pas de choix » comme le considère McGhee (2011, p. 205) pour des convergences moléculaires.

¹⁶⁰⁴ Nous pensons aux trains transportant du minerai et qui peuvent atteindre plusieurs dizaines de milliers de tonnes pour plus de 7 kilomètres, aux excavatrices de type Bagger 293 (14.000 tonnes), et dans les mers, à l'ancien Seawise Giant (Knock Nevis) avec ses quelques 600 mille tonnes pour 458 mètres. Bien sûr, on trouvera quelques géants mécaniques dans nos cieux, mais ils ne tiennent pas la comparaison : l'A380 ou l'Antonov 225 « Mriya » atteignent modestement quelques 300 tonnes à vide pour moins de 100 mètres.

sur terre, vis-à-vis des objets volants¹⁶⁰⁵. Pour rendre compte de cet état de fait, on invoquera la pesanteur et la pression d'Archimède, et l'on ne s'attendra nullement à voir l'évolution démentir cette régularité dans l'avenir du fait de la pérennité des contraintes physiques évoquées. Enfin, la présence d'un profil hydrodynamique se rencontre tant chez des torpilles et des sous-marins que des organismes aquatiques, et ce quelle que soit leur appartenance phylétique¹⁶⁰⁶. Que des espèces évoluent pour devenir des prédateurs marins, et l'on devine qu'elles éprouveront les mêmes pressions de sélection qu'ont subies des organismes semblables avec pour résultat l'acquisition d'un profil hydrodynamique.

En outre, les mêmes contraintes devraient opérer sur des planètes qui présentent quelques similarités avec la nôtre de telle sorte que l'on puisse prédire avec McGhee (2011, p. 272) qu'un hypothétique organisme marin nageant dans l'océan subglaciaire d'Europe, l'une des lunes de Jupiter, exhibera également une forme lui permettant de réduire la résistance qu'oppose l'eau à son mouvement. De manière plus générale, on s'attend à découvrir des convergences interplanétaires du fait des contraintes physiques¹⁶⁰⁷. C'est d'ailleurs toute la philosophie qui sous-tend les programmes de recherche de vie extraterrestre que de se concentrer sur des planètes qui présentent des similitudes avec la nôtre. On suppose que la vie ne peut se développer qu'en présence d'eau liquide sur des astres ni trop chauds, ni trop froids, appartenant à la zone habitable, dite « boucle d'or », de leur système solaire¹⁶⁰⁸. Quoiqu'il en soit, les mondes habités pourraient toujours présenter de remarquables différences avec la Terre, cela n'interdirait pas de prédire certaines spécificités des organismes qui les

¹⁶⁰⁵ Bien qu'il soit plus convaincant de donner la masse moyenne des animaux aquatiques, terrestres ou volants, nous nous contenterons ici de signaler quelques valeurs extrêmes. Pour les organismes immobiles, nous pouvons citer les *Armillaria ostoyae* pouvant dépasser plusieurs centaines de tonnes, si ce n'est davantage, et pour les arbres, les *Sequoiadendron giganteum* qui peuvent peser plus de 1000 tonnes. Pour les organismes mobiles et dans le présent, citons dans les mers la baleine bleue avec ses 170 tonnes ; sur les terres, l'éléphant d'Afrique (*Loxodonta cyclotis*) avec ses quelques 6 tonnes, et dans les airs, certaines Outardes qui peuvent atteindre une vingtaine de kilos (e.g. la grande Outarde, *Otis tarda* et l'Outarde kori, *Ardeotis kori*). On devrait retrouver la même gradation pour des espèces fossiles, à ceci près qu'aucune espèce aquatique n'a dépassé à notre connaissance la baleine bleue, et qu'il existe de très nombreux géants terrestres au Secondaire. Pour les poids records, citons *Otodus megalodon* avec ses 30 à 60 tonnes pour des tailles allant de 10 à 20 mètres. Sur terre, certains Sauropodes pesaient entre 50 et 100 tonnes et dans les airs, le ptérosaure *Quetzalcoatlus northropi* avec son envergure de 12 mètres est entouré d'incertitudes avec des poids allant de 70 à plus de 200 kg. Sur le caractère contraignant de la gravité en fonction des milieux de vie, voir Devillers et Tintant 1998, p. 98-99.

¹⁶⁰⁶ Il s'agit d'une convergence qui invite à considérer la ressemblance morphologique entre un requin, un dauphin et un ichtyosaure. Sur l'aspect fusiforme et l'hydrodynamisme, voir Conway Morris 2003, p. 133.

¹⁶⁰⁷ Cf. Losos 2017, dans l'introduction et dans la conclusion. Voir aussi Conway Morris (2003, p. 172) pour la discussion d'une convergence des systèmes optiques entre la Terre et une hypothétique planète : Threga IX.

¹⁶⁰⁸ Cf. Rampino et Caldeira 1994. Cette zone habitable dépend essentiellement du type d'étoiles présent dans le système solaire considéré (Ibidem, p. 105) et c'est bien cette considération qui a influencé les programmes de recherche de la vie extraterrestre, comme ceux du SETI (Ibidem, p. 106).

peuplent en vertu de l'universalité des contraintes que génèrent les lois de la physique¹⁶⁰⁹. Sur cette fondation, on peut même envisager avec George McGhee la constitution d'un tableau récapitulatif des formes de vie que l'on peut rencontrer sur Terre et ailleurs dans l'Univers¹⁶¹⁰. Il n'est d'ailleurs pas impossible que les formes de vie possibles aient la même base chimique, à savoir le carbone, étant donné que cet atome est capable de former de très nombreuses molécules dont les liaisons chimiques présentent un bon équilibre entre robustesse et flexibilité¹⁶¹¹. Autrement dit, le carbone peut participer à des configurations moléculaires à la fois stables et variées, mais ces configurations sont souples dans la mesure où elles ne nécessitent pas une importante énergie pour être rompues. On peut d'ailleurs s'aventurer à penser que le carbone représente la brique idéale pour bâtir le vivant si l'on admet que l'évolutivité, définie largement comme une capacité à produire des combinaisons qui pourront être défaits pour laisser place à de nouvelles, constitue une caractéristique essentielle de sa définition. Ce serait à cause de ce même pouvoir que la vie serait capable d'adaptation au niveau chimique, c'est-à-dire de changer vite de structures et d'en adopter de nouvelles en réponse aux modifications de l'environnement, ce qui nécessite une certaine labilité¹⁶¹².

Ainsi, notre connaissance de la physique-chimie nous offre un panel de prédictions qui demeurent hautement spéculatives pour le problème de l'exobiologie et quant à celles que l'on pourrait appliquer sur notre planète, il faut considérer leur insuffisance, comme nous le demandaient les auteurs dont nous avons produit quelques citations au début de cette section. Avec Slobodkin, nous considérons que ce n'est pas le fait de respecter les règles qui décide en temps normal du résultat dans ce grand « jeu » qu'est la vie. Cependant, il faut mentionner qu'il considère que le « joueur » exploitant mieux qu'un autre lesdites règles, risque moins de perdre (cf. Slobodkin 1964, p. 350). On pourrait ainsi anticiper par de savants calculs la supériorité d'un organisme pour la résolution d'un défi que pose l'environnement physique

¹⁶⁰⁹ Rensch (1959b, p. 77-79) envisagea les formes de vie que l'on trouverait sur une planète plus petite ou plus grande que la nôtre en raison des différences de gravitation, des UV, ou de l'épaisseur de l'atmosphère.

¹⁶¹⁰ Cf. McGhee (2011, p. 250 *sqq.*) pour le tableau des formes de vie possibles et impossibles. Les formes f3 qui peuvent exister ailleurs que sur Terre sont discutées en page 254.

¹⁶¹¹ Sur les avantages du carbone par rapport au silicium comme base du vivant, voir Conway Morris (2003, p. 23) notant que la liaison silice-oxygène est trop stable, tandis que la liaison silice-silice serait brisée en présence d'eau. Cependant, il n'est pas impossible que la silice puisse produire la même diversité d'associations que le carbone dans des environnements ou très froids ou très chauds. Sur le carbone comme base chimique universelle de la vie, voir McGhee (2011, p. 254-255), mais encore Gargaud et Lecointre 2013, chapitre 8.

¹⁶¹² Il est possible que la vie se défasse de sa base carbonée, comme l'envisage Bernal (1929, p. 57) avec une humanité devenue une forme éthérée communiquant par radiation. Dyson (1979, p. 453-454 ; 1988, p. 111-113) s'en inspira lorsqu'il considéra si la vie ou la conscience était affaire de matière ou de structure, et opta pour la seconde possibilité. L'exemple du carbone montre que les deux aspects de la question sont liés, mais l'on ne saurait affirmer si la combinaison d'autres briques structurales, et même plus simples, peut produire la structure complexe du vivant, comme Dyson le considéra avec des entités faites d'électrons, positrons et photons.

(e.g. se déplacer plus vite ou de manière plus économique, dans l'eau ou dans l'air, résister davantage à la pression ou aux radiations, etc.), mais cela ne saurait nous donner du même coup d'informations sur la *fitness* relative de cet organisme s'il existe pour un phénotype apportant un avantage vis-à-vis de ce même défi d'importants compromis adaptatifs. En l'absence de compromis, ou s'ils sont négligeables, l'avantage physique devrait l'emporter et nous permet de conférer à son porteur une plus grande *fitness* que ceux qui en sont dépourvus.

7.2. La dépendance considérée d'un point de vue local : la Terre et son histoire

Nous allons examiner l'influence des phénomènes célestes, mais aussi de la géologie et la climatologie sur l'évolution passée, pour en extraire des prédictions sur le futur de la vie.

7.2.1. Des prédictions que nous autorise notre connaissance des phénomènes célestes sur l'évolution des espèces

Depuis les premières hypothèses émises par Barringer (1860-1929) quant à l'origine extraterrestre du cratère qui devait porter son nom, jusqu'au travaux de McLaren¹⁶¹³, puis des Alvarez et de leurs collègues¹⁶¹⁴, l'idée que certaines extinctions pouvaient avoir une origine céleste a gagné du terrain au point de s'imprimer dans la conscience collective et d'intégrer les préoccupations de la communauté internationale¹⁶¹⁵. Les effets directs de la collision d'un corps céleste de grande taille avec la Terre sont absolument cataclysmiques : un impacteur d'une dizaine de kilomètres de diamètre, comme celui qui frappa la péninsule du Yucatán il y a 66 Ma, pourrait dissiper lors du choc une énergie de l'ordre de 10^{23-24} joules, soit 10^8 mégatonnes de TNT¹⁶¹⁶, ce qui représente plusieurs millions de fois l'énergie libérée par la

¹⁶¹³ Cf. McLaren 1970. Il s'agit d'un des premiers articles scientifiques impliquant un impact d'astéroïde pour expliquer une extinction de masse, et en l'occurrence celle du Dévonien. Toutefois, il faut noter que Maupertuis (1742) imaginait déjà que le passage proche d'une comète pouvait induire de grands bouleversements dans la faune et la flore de notre globe, et qu'un impact entraînerait des conséquences dévastatrices pour notre planète (modification de son inclinaison, si ce n'est une fragmentation), mais ici son imagination l'égare.

¹⁶¹⁴ Cf. Alvarez *et al.* 1980. Ils livrent des arguments décisifs pour l'hypothèse d'un impact lors de la crise K/T.

¹⁶¹⁵ Nous pensons aux travaux de l'UNOOSA, soit le bureau de l'ONU pour les affaires relatives à l'espace, et tout particulièrement la résolution 61/110, adoptée en 2006 par l'Assemblée générale des Nations unies.

¹⁶¹⁶ Cf. Alvarez *et al.* 1980, p. 1105 ; Rampino et Haggerty 1996, p. 443.

plus puissante arme atomique jamais testée¹⁶¹⁷. Aucun être vivant n'est en mesure de résister à la déflagration produite à laquelle s'ajoutent un puissant tremblement de terre d'une magnitude 10, une série de tsunamis dans le cas d'une collision avec l'eau, des incendies généralisés, un assombrissement global causant un hiver d'impact, la libération de substances toxiques dans l'atmosphère qui est fonction du substratum géologique heurté¹⁶¹⁸. Les dégâts sont planétaires et l'on peut penser intuitivement qu'un phénomène d'une telle puissance engendrera à coup sûr une extinction de masse qui se distinguera par sa non-sélectivité¹⁶¹⁹. Cependant, de nombreux savants ont démontré que les impacts connus étaient rarement associés à des événements d'extinction. En dehors de la crise K/T, ou de la Grande Coupure (-34 Ma) pour laquelle on peut raisonnablement impliquer les bolides qui frappèrent la baie de Chesapeake et Popigai, il semble que cette relation, bien que séduisante, ne soit pas suffisamment contrainte par les données venant de la géologie et de la paléontologie¹⁶²⁰. Il reste que les impacts peuvent toujours causer la disparition d'espèces endémiques et perturber grandement les écosystèmes limitrophes, si ce n'est mettre en danger notre civilisation. À l'heure actuelle, le recensement et la mise au point de méthodes contre les géocroiseurs dangereux progressent¹⁶²¹, tant et si bien que l'on puisse espérer que l'humanité soit un jour prémunie de cette menace, mais l'on ne peut en dire autant de la biosphère, à moins que l'on ne construise des systèmes qui la protègent durablement.

¹⁶¹⁷ Avec une puissance de 57 mégatonnes de TNT, la bombe Tsar libéra 10^{17} joules le 30 octobre 1961. Pour un arsenal mondial composé de plus de 10^4 armes d'une puissance moyenne d'environ cent kilotonnes de TNT, ce qui équivaut à quelques gigatonnes, soit plus de 10^{18} joules, on peut supposer que l'énergie cinétique de l'astéroïde de Chicxulub surpasse l'ensemble des bombes atomiques d'au moins un facteur 10.000.

¹⁶¹⁸ Pour les effets d'une collision, voir Luminet (2005), mais encore Bonnet et Woltjer 2008, p. 64-65. Alvarez *et al.* (1980, p. 1105) rapportent que ce sont quelques 2000 km^3 de roches qui ont été pulvérisées et projetées dans l'atmosphère. Quant à Rampino et Haggerty (1996, p. 444), ils présentent des effets des particules libérées dans l'atmosphère. À ce sujet, la plateforme continentale frappée par la météorite de Chicxulub aurait libéré des oxydes de soufre toxiques et qui ont pu induire un forçage radiatif négatif, ainsi que des pluies acides.

¹⁶¹⁹ Nous avons discuté des extinctions non sélectives, mais aussi des mécanismes par lesquels certaines espèces pourraient résister aux effets indirects d'un tel cataclysme (cf. 4.2.1.2). Cependant, on pourra faire l'hypothèse générale avec Jablonski (2005, p. 204) d'un lien entre la magnitude d'une extinction et sa non-sélectivité.

¹⁶²⁰ Nous faisons référence aux travaux de Bailer-Jones (2009) que nous mobilisons en section 2.3.2.2.5 contre l'hypothèse d'une cyclicité des extinctions de masse en lien avec des impacts. Cependant, l'auteur ne rejette en pas que des impacts puissent participer à la genèse de ces extinctions, mais critique leur suffisance. Keller (2005, p. 751) critique l'association entre extinctions de masse et impact d'astéroïdes en se fondant sur l'inadéquation entre les données de la paléontologie et le pourcentage d'espèces qui devraient s'éteindre et que prédit la *kill curve* de David Raup. Elle doute même que l'extinction K/T fut causée par l'astéroïde de Chicxulub en considérant que l'impact précède de 300 ka l'événement d'extinction. L'auteure semble donner plus de crédit à des causes d'origine géologique comme le volcanisme paroxystique de type LIP (larges provinces ignées). On pourra leur donner raison en considérant que les astroblièmes de Rochechouart-Chassenon (-207 Ma) et le cratère de Manicouagan (-214 Ma) précèdent de plusieurs millions d'années la crise de la fin du Trias. Aussi, aucun événement d'extinction d'ampleur n'est lié à l'astroblième du Nördlinger Ries (-14 Ma).

¹⁶²¹ Il s'agit pour l'instant de méthodes visant à dévier et non détruire les objets potentiellement dangereux. Sur ce sujet, voir par exemple Bonnet et Woltjer 2008, p. 83.

Cela étant dit, les astéroïdes et les comètes ne représentent pas le seul danger venu du ciel. Avec son article écrit en 1962, le paléontologue allemand Otto Schindewolf se fit le partisan d'un « néocatastrophisme¹⁶²² » en arguant que les changements mondiaux de faune et de flore pouvaient s'expliquer par une augmentation brutale du rayonnement cosmique. En effet, la libération paroxystique de rayonnements de haute énergie qui survient lors d'une Supernova ou une Hypernova pourrait, dans le cas d'une explosion relativement proche de la Terre¹⁶²³, affecter directement les êtres vivants en endommageant les molécules organiques et en décuplant le taux de mutation. Mais comme la majeure partie de ces rayons sera absorbée par l'atmosphère, c'est plutôt la production d'oxydes d'azote à même d'altérer le climat de la Terre¹⁶²⁴, et d'induire une déplétion de l'ozone stratosphérique avec pour conséquence une augmentation du rayonnement UV qu'il faut craindre¹⁶²⁵. Une supernova a récemment été avancée par Fields *et al.* (2020) pour rendre compte des extinctions de la fin du Dévonien ou encore Melott *et al.* (2004), avec cette fois-ci un sursaut gamma, pour l'extinction marine de l'Ordovicien. Cependant, il ne s'agit là que de spéculations pour lesquelles on manque cruellement de données¹⁶²⁶, et concernant le futur, il semble qu'il n'y ait pas ou peu d'étoiles à proximité présentant un danger pour notre planète¹⁶²⁷.

¹⁶²² C'est ainsi que l'on peut traduire le titre de son article (Schindewolf 1963), si l'on met de côté le point d'interrogation qui accompagne ce néologisme. Il supportait déjà une hypothèse similaire dans une précédente publication au titre moins évocateur (cf. Schindewolf 1954).

¹⁶²³ Une supernova ou un sursaut gamma qui surviendraient à moins de 100 années-lumière de la Terre seraient sans doute suffisants pour générer à eux seuls une extinction de masse. Pour des distances plus grandes, de tels événements pourraient rentrer en synergie avec d'autres phénomènes et contribuer à la catastrophe.

¹⁶²⁴ Comme le précisent Bonnet et Woltjer (2008, p. 61) un sursaut gamma peut induire la production de dioxyde d'azote dont l'effet opacifiant est à même de générer un important refroidissement climatique.

¹⁶²⁵ Néanmoins, il convient de noter que le rayonnement UV présente une action ambivalente sur la biosphère. En raison de son caractère mutagène, les premiers organismes ont été sélectionnés pour lui résister (cf. Sagan 1973 ; Margulis *et al.* 1976), mais c'est justement parce qu'il est mutagène que le rayonnement UV peut être considéré comme « une force positive de l'évolution » impliquée dans la diversification du vivant (Hessen 2008, p. 132-133), l'évolution moléculaire et peut-être l'apparition de la reproduction sexuée (cf. Rotschild 1999). Quoi qu'il en soit, l'apparition d'une proto-couche d'ozone a rapidement diminué les effets mutagènes des UV d'un facteur 100 au début du Protérozoïque (cf. Cockell et Horneck 2001).

¹⁶²⁶ L'explosion proche d'une supernova pourrait déposer dans les couches géologiques des isotopes comme le fer 60 (cf. Bonnet et Woltjer 2008, p. 60), le plutonium 244 et le samarium 146 (cf. Fields *et al.* 2020). Malheureusement, la désintégration de ces éléments fait qu'il n'en reste sans doute que des traces. À ce propos, Fields *et al.* (2020, p. 21010) avancent que leur détection aurait valeur de preuve irréfutable pour leur hypothèse de l'explosion d'une supernova proche (moins de 65 années-lumière) dont ils pensent qu'elle serait impliquée dans les extinctions de la transition Dévonien-Carbonifère.

¹⁶²⁷ L'étoile Wolf-Rayet WR104 pourrait déclencher un sursaut gamma, mais elle se trouve à grande distance de la Terre – plus de 8000 années-lumière – et son inclinaison ne semble pas particulièrement lui conférer une dangerosité notable pour notre planète. Quant à Antares, située à une distance de 550 années-lumière, et Bételgeuse, lointaine de 640 années-lumière, elles pourraient respectivement exploser d'ici moins de 10.000 et 100.000 ans, mais il est difficile de savoir quels dégâts elles seraient en mesure d'occasionner.

7.2.2. De l'importance primordiale de la géologie pour comprendre et prédire l'évolution

Parce que la Terre sert de scène ô combien mouvementée pour l'évolution biologique, et qu'on ne pourra jamais la confondre avec un simple décor ou un arrière-plan statique, il va sans dire que la connaissance de la géologie est déterminante pour comprendre l'histoire des organismes comme elle se révélera nécessaire pour espérer prédire leur avenir. Néanmoins, il nous faudra prendre garde au travers qui consiste à surestimer ou mésinterpréter l'influence des forces telluriques. À ce propos, l'histoire des sciences est pleine de curiosités que nous devons rejeter. Nous pensons notamment aux conceptions de Pierre Trémaux (1865). Le polygraphe français envisageait que l'évolution des espèces puisse s'entendre comme le résultat d'une accommodation au substratum géologique : plus un sol est d'âge récent, et plus les êtres qui vivent en surface seront perfectionnés¹⁶²⁸. Avec les propositions de Trémaux, on pourrait presque poser une équation entre la diversité des processus pédologiques et celle du vivant. Une telle conception, si elle ne se restreignait pas aux spécificités du sol et ne s'accompagnait pas de spéculations erronées, serait du reste tout à fait acceptable.

Or, c'est justement ce que porte la loi de radiation adaptative d'Osborn. Elle prévoit que plus une région est vaste et qu'elle exhibe d'hétérogénéité dans ses facteurs abiotiques (nature du sol, du climat, du relief, etc.), et plus elle pourra accueillir d'organismes variés¹⁶²⁹. Comme l'a compris Russell (1916, p. 363), cette théorie présente une affinité remarquable avec le principe de divergence darwinien. Rappelons que pour cet auteur, ce n'est pas seulement la diversité des paramètres physico-chimiques qui contrôle la divergence. Pour que celle-ci fonctionne à plein régime, il faut que des régions soient isolées les unes des autres (cf. Darwin 1859, p. 104). Or, nous disions avec Gould et Eldredge que la spéciation allopatrique pouvait être considérée comme la théorie centrale de la spéciation (cf. 6.1.2). Cette conception n'est pas neuve si l'on conçoit dans la droite ligne de MacArthur et Wilson (1967, p. 3) que l'insularité, entendue dans un sens large comme l'existence d'environnements séparés d'une quelconque manière, constitue un phénomène universel pour la biogéographie. Ainsi, c'est le nombre de barrières géographiques qui contraindrait le niveau de biodiversité en créant des

¹⁶²⁸ C'est la « loi de coïncidence du sol et des types » (Trémaux 1865, p. 11) qui prévoit un « parallélisme de la perfection du sol et celles des êtres. » (Ibidem, p. 7). Le lecteur intéressé par les thèses de cet auteur pourra lire une réception favorable de ces dernières chez Wilkins et Nelson (2008) qui n'hésitent pas à l'établir en précurseur de la théorie des équilibres ponctués. Pour une critique de cette appréciation, et plus largement des conceptions de Trémaux, voir Pelletier-Thibert 2012.

¹⁶²⁹ Cf. Osborn 1902, mais encore Osborn 1910, p. 23.

possibilités de spéciation¹⁶³⁰. À l'heure actuelle, la tectonique des plaques représente la théorie la plus puissante dont nous disposons pour rendre compte à la fois de la diversité des facteurs abiotiques locaux comme du morcellement de l'environnement en autant « d'îlots » sur lesquels pourront évoluer de manière divergente les organismes qui s'y installeront. À grande échelle, les cycles proposés par le géologue canadien Francis Wilson¹⁶³¹, impliquant la formation et le démantèlement de nombreux supercontinents au cours des temps géologiques, peuvent expliquer, ne serait-ce que partiellement, de nombreux phénomènes biologiques d'intérêt comme des spéciations, des migrations et des extinctions. Autrement dit, les processus tectoniques pilotent l'évolution de la biodiversité. On peut ainsi supposer que les épisodes de convergence s'accompagnent d'une diminution de la richesse spécifique en réduisant « l'insularité ». Ce faisant, des espèces autrefois séparées se trouvent désormais au contact les unes des autres et il en résultera l'extinction pour quelques-unes par le jeu de la compétition darwinienne. À ce sujet, la littérature fournit un exemple probant avec le grand échange interaméricain qui s'effectua selon différentes phases durant le Cénozoïque, avec une dernière étape lors de la fermeture de l'isthme de Panama, il y a 3 Ma¹⁶³². À l'opposé, les périodes de divergence tectonique comprenant la séquence *rifting*, déchirure continentale et océanisation, façonnent des barrières entre les populations et fractionnent leurs habitats, ce qui favorise les spéciations et donc l'accroissement de la biodiversité. On peut ainsi expliquer l'explosion de biodiversité de l'Ordovicien par la fragmentation du supercontinent nommé Pannotia¹⁶³³, mais encore la diversification du Mésozoïque par le démantèlement de la Pangée¹⁶³⁴. En outre, c'est la tectonique des plaques qui contrôle les variations eustatiques de premier ordre¹⁶³⁵. Or, il s'agit là d'un facteur crucial pour saisir l'évolution de la biodiversité étant donné que celle-ci est la plus importante sur les plateformes continentales et qu'il existe une corrélation remarquable entre les épisodes de régression durant lesquels le niveau marin

¹⁶³⁰ C'est notamment ce que soutient Ricklefs (1973, p. 717) en comparant la richesse spécifique des oiseaux de Colombie à celles du Congo et du Brésil.

¹⁶³¹ L'idée d'un « cycle de Wilson » transparaît dans différents travaux que ce savant a publiés au cours des années 60, mais le syntagme fut proposé par Dewey et Burke 1974, p. 57.

¹⁶³² Cependant, il est possible que cette fermeture se soit produite plus tôt au Miocène. Sur le grand échange interaméricain, voir par exemple Stehli et Webb 1985 ; Ridley 1996, p. 512 ; mais aussi Woodburne 2010.

¹⁶³³ Sur ce point, voir par exemple les travaux de Miller 1997 ; 2004, mais aussi Servais *et al.* 2009, et enfin Mángano *et al.* 2016. Rappelons pour mémoire que la Terre présentait alors de nombreux ensembles avec un très grand continent, le Gondwana, et des blocs de tailles plus modestes comme les paléocontinents Laurentia, Avalonia et Baltica qui étaient séparés par l'océan Iapétus et fusionneront durant l'orogénèse calédonienne.

¹⁶³⁴ Cf. Vavrek 2016. Le modèle utilisé par l'auteur prévoit un doublement de la biodiversité au Mésozoïque sur les continents du fait de la fragmentation, et ce en dépit de la réduction de la surface des continents de 24 %.

¹⁶³⁵ « Durant les périodes d'expansion océanique intense, la dorsale est très turgescente et l'augmentation de volume se traduit par une élévation moyen du niveau des mers et par une transgression sur les marges. Lors du ralentissement de l'expansion, le volume des dorsales diminue et le niveau marin baisse. » Pomerol *et al.* (1965[2005]), p. 153.

est au plus bas et les crises du vivant (cf. Gargaud et Lecointre 2013, p. 313-316). Suivant les raisonnements précédents, et toutes choses égales par ailleurs, nous sommes en droit de supposer que la formation du prochain supercontinent¹⁶³⁶, prévue dans quelques 250 Ma, s'accompagnera d'une réduction massive de la biodiversité. On peut même porter plus loin notre regard en considérant que la tectonique des plaques sera moins active dans l'avenir qu'elle ne l'a été dans le passé¹⁶³⁷, et ce jusqu'à son arrêt complet dans 1.45 Ga (Qiuming 2018), ce qui, suivant l'hypothèse générale que nous avons suivie tout au long de cette section, implique qu'elle agira moins comme un facteur extrinsèque favorisant l'augmentation de la biodiversité.

En outre, la géologie nous livre des lumières sur certaines extinctions de masse. À notre connaissance, Peter Vogt (1972) fut l'un des premiers savants ayant associé à ces crises du vivant le magmatisme intraplaque dû à des panaches mantelliques. Ces remontées de matière chaude sont la source d'un volcanisme paroxystique dont on connaît plusieurs manifestations. Citons notamment les supervolcans, comme la catastrophe de Toba¹⁶³⁸ et les éruptions du Yellowstone¹⁶³⁹, mais encore la formation de larges provinces ignées (LIP) comme les trapps de Columbia et du Deccan¹⁶⁴⁰, les plateaux océaniques des Caraïbes, des Kerguelen ou d'Ontong-Java¹⁶⁴¹. Ces événements agissent sur la biodiversité de plusieurs manières. D'une part, un supervolcan présente un indice d'explosivité volcanique maximal de 8 et peut produire de gigantesques nuées ardentes comme en témoigne la quantité massive d'ignimbrites qui se déposent après coup. C'est bien suffisant pour ravager de nombreux écosystèmes et provoquer l'extinction d'espèces présentant une répartition subcontinentale. D'autre part, ces épisodes de volcanisme cataclysmique libèrent dans l'atmosphère de nombreux gaz, et notamment des oxydes de soufre dont la toxicité est bien connue. D'un

¹⁶³⁶ Nous avons déjà évoqué les différents scénarios relatifs à sa formation. Cf. Nield 2009 ; Yoshida 2011, 2016 ; Ross *et al.* 2012 ; Davies *et al.* 2018.

¹⁶³⁷ Cela peut s'expliquer en grande partie par le fait que notre planète perde de son énergie interne. Selon Hervé Martin, le flux de chaleur interne était 4 fois supérieur à l'Archéen. Il existait alors une tectonique verticale qui n'a plus cours aujourd'hui avec de nombreuses microplaques de quelques centaines de kilomètres. Il est d'ailleurs possible que dans l'avenir le nombre de plaques tectoniques soit moins important et qu'elles soient plus grandes. Voici le lien permettant de voir la conférence d'Hervé Martin où sont présentées les considérations que nous venons d'exposer : <https://www.youtube.com/watch?v=5F694ZKN0ao&t=2s>
En outre, l'évaporation progressive des océans qui se produira dans un lointain avenir du fait de l'augmentation de la constante solaire devrait participer au ralentissement de la tectonique globale.

¹⁶³⁸ Il y a de cela 73.000 ans.

¹⁶³⁹ Il y a 640.000 ans et 2.200.000 ans.

¹⁶⁴⁰ Les trapps du plateau de Columbia datent du Miocène et du Pliocène. Quant aux trapps du Deccan, elles sont contemporaines de l'extinction K/T, ce qui fait qu'on peut les impliquer dans la disparition des dinosaures et d'autres groupes d'êtres vivants (Ammonites, Rudistes, etc.).

¹⁶⁴¹ Les plateaux océaniques des Caraïbes, des Kerguelen et d'Ontong-Java, sont respectivement datés à -88 Ma, -110 Ma, et -120 Ma.

point de vue climatique, ces éruptions peuvent produire un refroidissement global ou hiver volcanique, comme ce fut le cas lors de l'éruption du lac Toba¹⁶⁴². Mais c'est avant tout par le réchauffement climatique et l'eutrophisation des océans¹⁶⁴³ que les larges provinces ignées induisent la disparition de nombreuses espèces. Ce fut le cas pour les trapps d'Emeishan (-259 Ma) et de Sibérie (-251 Ma) qui produisirent la plus grande extinction du Phanérozoïque à la fin du Permien (Erwin 1993 ; 2006). Aucune représentation de l'enfer ne semble en mesure d'égaliser la réalité apocalyptique de cette époque : des laves se sont déposées sur plus de 2 millions de km² avec par endroits une épaisseur de 3 kilomètres. Les volcans qui en furent à l'origine dégazèrent plus de 30.000 gigatonnes de carbone dans l'atmosphère (Cui et Kump 2015), ce qui peut élucider les deux phases de réchauffement de +8 à +10 °C et +6 à +8 °C (Benton 2018). Il semble également que le maximum thermique de la transition Paléocène-Éocène (PETM) puisse s'expliquer par la mise en place de la province ignée de l'Atlantique nord¹⁶⁴⁴ (NAIP) qui a non seulement acidifié les océans, ce qui affecta considérablement les foraminifères, mais encore provoqué un important réchauffement par la libération d'une formidable quantité de CO₂ et la déstabilisation des clathrates de méthane (Bonnet et Woltjer 2008, p. 203). S'il est indéniable que des LIP sont impliquées dans de nombreux épisodes d'extinction, il reste que cette association est imparfaite, tout comme l'était celle avec les impacts de corps célestes. Wignall (2001) affirme d'ailleurs que cette relation « demeure énigmatique » dans la mesure où seulement 6 des 11 provinces qu'il a étudiées peuvent être reliées à des changements climatiques majeurs et des extinctions de masse¹⁶⁴⁵. Pour ce qui est de leur prédictibilité, la littérature se montre particulièrement silencieuse. On peut tout du moins leur prêter une pseudo-cyclicité puisqu'elles apparaissent tous les 20-30 Ma (Ernst 2021), mais nous sommes loin de posséder une théorie mature à leur sujet. De toute façon, ce qui se produit dans les profondeurs du manteau reste insuffisamment compris et il en va de même pour le noyau externe où les mouvements des alliages de fer-nickel génèrent la dynamo terrestre à l'origine du champ magnétique qui protège notre planète du vent solaire. Ici encore, on ne saurait prédire avec précision la future annulation-inversion de ce champ. Qui

¹⁶⁴² Le supervolcan du lac Toba aurait libéré environ un pétagramme d'aérosols sulfatés et causé de ce fait un refroidissement de -3 à -5 degrés pendant quelques années (cf. Rampino et Self 1992, p. 50).

¹⁶⁴³ L'eutrophisation peut s'expliquer par l'augmentation du CO₂ dans les océans et l'accélération de l'altération des roches consécutive au réchauffement global qui libère de nombreux minéraux à l'origine de l'accroissement de la productivité océanique et donc de l'anoxie.

¹⁶⁴⁴ C'est du moins ce qu'avancent Gutjahr *et al.* (2017) en se fondant sur des analyses isotopiques.

¹⁶⁴⁵ Par exemple, on ne connaît pas d'extinctions de masse associées aux trapps de Paraná-Etendeka qui se sont mis en place au début du Crétacé inférieur, il y a environ 130 Ma. Pour leur part, Gargaud et Lecointre (2013, p. 326) admettent que dix des douze principales LIP sont corrélées à des extinctions, et sur ces douze événements, seulement sept peuvent être rapportés à des anoxies dans les océans.

plus est, nous manquons de données claires pour affirmer avec certitude une connexion entre ces inversions et les crises du vivant¹⁶⁴⁶.

7.2.3. Les changements climatiques à l'intersection des sphères célestes avec celles de la biologie et de la géologie

Les changements climatiques sont contraints principalement par trois facteurs : l'état de la constante solaire qui évolue globalement de manière croissante sur le long terme, mais présente des variations fines à plus petite échelle ; la composition de l'atmosphère et l'effet de serre qui peuvent être altérés par des processus géologiques¹⁶⁴⁷, mais aussi biologiques et notamment la photosynthèse¹⁶⁴⁸ ; le mouvement de notre planète dans l'espace et plus spécialement les cycles décrits par Milutin Milanković¹⁶⁴⁹. Ainsi, la biosphère peut influencer le climat, et pour ce qui nous importe ici, l'inverse est également vrai. Déjà, Alfred Wallace (1870a) soutenait l'existence d'un couplage entre les changements climatiques et des bouleversements biologiques en se fondant sur les travaux de James Croll qui préfigurent ceux de Milanković¹⁶⁵⁰. Mais c'est davantage William Matthew qui argumenta de manière exemplaire la prépondérance des facteurs climatiques dans l'évolution biologique, puisqu'il déclara que « Le changement climatique séculaire a été un facteur important dans l'évolution

¹⁶⁴⁶ Raup (1985) note qu'il est raisonnable de supposer un tel lien, mais qu'il est mal documenté. Plus assertifs, Meert *et al.* (2016) associent les nombreuses inversions qui eurent lieu à la transition entre le Protérozoïque et le Phanérozoïque à des épisodes d'extinction et d'explosion de la biodiversité. En effet, un champ magnétique faible ne protège plus la Terre du vent solaire qui peut directement affecter les êtres vivants ou encore indirectement en abîmant la couche d'ozone. De même, Cooper *et al.* (2021) suggèrent un impact possible des excursions du champ magnétique pour rendre compte de l'extinction d'une partie de la mégafaune du Pléistocène supérieur, mais encore de l'Homme de Neandertal.

¹⁶⁴⁷ Comme nous l'avons vu dans le cas du volcanisme. Citons également l'altération des silicates et le dépôt de roches carbonatées qui constituent un important puits de carbone.

¹⁶⁴⁸ C'est d'ailleurs l'activité des organismes photosynthétiques qui explique largement deux événements climatiques remarquables : la glaciation huronienne (-2.4 à -2.1 Ga) associée à la grande oxydation, mais aussi la glaciation du Karoo (-360 à -260 Ma) pour laquelle on peut impliquer les premières formes arborescentes.

¹⁶⁴⁹ Ce qui inclut le changement de l'excentricité avec une période de 413 ka, la variation de l'obliquité de 21 à 24,5 degrés avec une période de 41 ka, la précession des équinoxes avec une période d'environ 25 ka. À ce sujet, voir par exemple Milanković 1930. Toujours en rapport avec le mouvement de notre planète, il a été avancé par Shaviv *et al.* (2014) que des changements climatiques pouvaient s'expliquer par les oscillations du système solaire vis-à-vis du plan galactique. Bien que l'auteur soit connu pour son climatocépticisme, il n'est pas déraisonnable de supposer qu'au cours d'une année galactique notre système traverse des nébuleuses interstellaires et d'autres structures qui absorberont une bonne partie du rayonnement solaire. À ce sujet, voir par exemple la théorie défendue par Kataoka *et al.* 2014.

¹⁶⁵⁰ Le lecteur intéressé trouvera un exposé du couplage entre le progrès des organismes et les « révolutions climatiques » chez Huxley (1942, chapitre X). Ce couplage est discuté par Holling (1973, p. 18-19), mais il peut être démenti par l'existence de populations résilientes face aux bouleversements climatiques.

des vertébrés terrestres et la principale cause connue de leur distribution actuelle¹⁶⁵¹. » Un tel discours s'applique aux plantes, car le précédent réchauffement climatique d'envergure, à la transition entre le Dryas et l'Holocène, fut à la fois bref et intense (+5 °C en moins de 50 ans) et produisit d'importantes modifications de la flore¹⁶⁵². Quant au changement climatique contemporain, il est raisonnable de penser qu'il va affecter non seulement la phénologie des plantes (Pau *et al.* 2011), et leur période de germination (Shefferson *et al.* 2017), mais encore leur distribution (Thuiller *et al.* 2008), et fait plus grave, il causera plus de pertes que de gain de biodiversité (Thuiller *et al.* 2011), sans toutefois mettre en péril la biosphère tout entière.

Le réchauffement, bien plus lointain et violent, qui précipitera la vie dans l'abîme ne pourra pas être produit par les rejets de CO₂ dus aux activités humaines, quand bien même on épuiserait la totalité des ressources fossiles¹⁶⁵³. Contre les prédictions désormais datées d'un Harold Jeffreys qui imaginait pour notre planète une fin glacée en raison de l'épuisement du Soleil¹⁶⁵⁴, nous savons désormais que l'élévation de la constante solaire, d'environ 10 % tous les milliards d'années, va condamner presque inéluctablement la biosphère¹⁶⁵⁵. Toute la difficulté consiste à déterminer quand surviendra le moment fatidique. Une estimation haute a été donnée par Unsöld (1967) : il considérait alors que la vie prendrait fin dans 3.5 Ga au moment où les océans se seront entièrement évaporés. Cependant, de nombreux travaux, prenant mieux en compte certaines rétroactions et la complexité des interactions entre la biosphère et la lithosphère, ont rapproché cette échéance. Pour Lovelock et Whitfield (1982), la biosphère devait s'éteindre précocement dans 100 Ma du fait de la famine des plantes C3, car c'est ce que laissait présager la tendance préoccupante à la baisse que présentait le taux de CO₂ avant la révolution industrielle. Cette prédiction a toutefois été critiquée par Caldeira et Kasting (1992) en ce qu'elle négligeait les particularités des plantes C4 qui leur permettent de

¹⁶⁵¹ Matthew 1939, p. 3. Le changement climatique actuel affectera les vertébrés de notre époque, en limitant parfois leur capacité de dispersion, comme c'est déjà le cas pour des espèces de lézards (cf. Massot *et al.* 2008).

¹⁶⁵² Cf. Birks et Birks 2008, p. 29. On observa alors une forte rapidité d'adaptation des plantes, avec cependant d'importantes disparités dans les taux d'évolution, ce qui pourrait donner des arguments aux optimistes vis-à-vis des conséquences du réchauffement climatique d'origine anthropique. Néanmoins, les auteurs se refusent à interpréter leurs résultats dans ce sens, et considèrent par ailleurs une amplitude de +6 à +10 °C pour le réchauffement à venir, soit une valeur que l'on ne retrouve pas dans les prédictions du GIEC (Pörtner *et al.* 2022, p. 56) qui envisage des risques d'extinction avec une « confiance élevée » allant de 9 % à 15 % des espèces pour des élévations de température de +1.5 à +5 °C.

¹⁶⁵³ Cf. Goldblatt et Watson 2012, p. 4208. Dans l'hypothétique scénario où l'on utiliserait toutes les réserves d'énergie fossile (Winkelmann *et al.* 2015), on obtiendrait un taux de CO₂ d'un peu moins de 5000 ppm et un forçage radiatif compris entre 15 et 20 W/m² (Foster *et al.* 2017), ce qui est inférieur aux 40 W/m² requis pour déclencher l'emballage fatal de l'effet de serre.

¹⁶⁵⁴ Cf. Jeffreys 1929, p. 72. Il aura évidemment raison si notre planète « survit » au Soleil devenu naine blanche.

¹⁶⁵⁵ Bien sûr, des techniques pourraient retarder ce terrible destin. Il peut s'agir de géo-ingénierie, de la mise en place de miroirs dans l'espace, ou, solution plus radicale, du déplacement de l'orbite de notre planète par des techniques diverses, à l'instar de la fronde gravitationnelle (cf. Goldblatt et Watson 2012, p. 4209-4210), mais d'autres méthodes pourraient être envisagées, comme des propulseurs d'une puissance inouïe.

survivre à des taux de CO₂ inférieurs, ainsi que l'intensité de l'altération des silicates. Pour ces deux auteurs, la fin doit survenir dans 800 Ma. Il est de fait ardu de déterminer dans quelle mesure les êtres vivants, par leur nombre et leur activité, vont réduire ou prolonger leur propre espérance de vie. Pour des partisans de l'hypothèse Gaïa¹⁶⁵⁶, tels que Lenton et Von Bloh (2001, p. 1716), la baisse de productivité des plantes devrait maintenir l'altération des silicates à un niveau bas, ce qui fait que le taux de CO₂ ne s'effondrera pas, avec pour conséquence une durée de vie maximale de la biosphère portée à 1.2 Ga¹⁶⁵⁷. Contre l'hypothèse Médée de Peter Ward (2009) qui consacre le caractère autodestructeur d'une vie qui finirait tôt ou tard par scier la branche sur laquelle elle est posée, on peut admettre que l'humanité, si tant est qu'elle limite les effets du réchauffement climatique, agit comme un serviteur de Gaïa par ses rejets de CO₂ qui assureraient la pérennité d'une bonne partie du monde organique¹⁶⁵⁸. Quoi qu'il en soit, et à moins d'envisager des bouleversements technologiques stupéfiants ou des formes de vie radicalement différentes, Gaïa ne pourra sauver ses enfants du sort que leur réserve Hélios¹⁶⁵⁹. L'augmentation de la constante solaire devrait entraîner la disparition des océans, et ce même avec un taux de CO₂ dérisoire de seulement 1 ppm (Rampino et Caldeira 1994, p. 108). Il se produira un emballement de l'effet de serre du fait de cette évaporation (cf. Goldblatt et Watson 2012). Selon Franck *et al.* (2005, p. 1673), cela conduirait à l'anéantissement des grands groupes d'organismes dans l'ordre inverse de leur apparition, avec en premier les multicellulaires complexes¹⁶⁶⁰ (+0.8 Ga), suivis

¹⁶⁵⁶ Pour le dire brièvement, il s'agit d'une hypothèse considérant que la Terre est comparable à un organisme ; elle serait le siège d'une forme d'homéostasie de telle sorte qu'il s'y produit une série d'auto-régulations permettant à la vie de proliférer et persister. Cette hypothèse a été développée dans de nombreuses publications par James Lovelock et Lynn Margulis (e.g. Lovelock et Margulis 1973 ; 1974 ; Lovelock 1979). La nature épistémologique de ce paradigme est analysée dans la thèse de Dutreuil 2016. Ce dernier (Dutreuil 2013) a d'ailleurs pleinement étudié le modèle Daisyworld conçu pour illustrer la pertinence des conceptions de Lovelock, et dans lequel la température d'une hypothétique planète est déterminée par l'irradiance solaire et la présence plus ou moins grande à un moment donné de pâquerettes claires et sombres qui modifient l'albédo. Cependant, il faut noter que même dans ce modèle le réchauffement produit par le Soleil finit par condamner la vie sur cette planète fleurie (cf. Lenton 1998, p. 441).

¹⁶⁵⁷ Il faut aussi prendre en compte l'activité tectonique et la croissance de la croûte continentale dont l'altération constitue un puits de CO₂, car cela pourrait favoriser la famine des plantes (cf. Franck *et al.* 2000).

¹⁶⁵⁸ C'est du moins ce que soutiennent Franck *et al.* 1998. Pour qu'ils aient raison, encore faut-il que les rejets de CO₂ par le volcanisme restent faibles dans l'avenir.

¹⁶⁵⁹ Cela dit, d'autres causes le pourront. Nous pensons à la déstabilisation de notre orbite par le passage proche d'une étoile naine entraînant la Terre dans un long vagabondage, ce qui offrirait à la vie de subsister longtemps à proximité des événements hydrothermaux sous la couche d'azote liquide qui se sera formée en surface (cf. Adams et Laughlin 1999, p. 50-51). Aussi, la déstabilisation peut survenir par le transit d'un trou noir qui pourrait alors capturer la Terre directement, ou induire un cataclysme inédit en rapprochant celle-ci du Soleil (Ibidem, p. 126-127). Ajoutons que la Terre peut en outre quitter son orbite en raison de l'instabilité de cette dernière. Dans cette perspective, une collision de notre monde avec l'une des planètes internes est possible dans environ 3.3 Ga (cf. Laskar et Gastineau 2009), mais notre planète sera vraisemblablement dépeuplée depuis fort longtemps.

¹⁶⁶⁰ À ce propos, Farnsworth *et al.* (2023) prédisent que parmi les multicellulaires complexes les mammifères terrestres s'éteindront probablement dans 250 Ma. Cela résulterait de la conjonction de plusieurs facteurs, à savoir : l'augmentation de la constante solaire (+2.5 %) ; un fort taux de CO₂ ; la formation de la Pangée Ultime.

par les eucaryotes (vers +1.3 Ga), et enfin les procaryotes extrêmophiles qui s'éteindront dans 1.6 milliards d'années.

7.3. Les couplages entre l'environnement physique et les systèmes biologiques comme déterminants fondamentaux des rythmes de l'évolution

En section 1.3.3.2, nous affirmions avec Michael Scriven (1959) que des prédictions hypothétiques étaient possibles en biologie, si tant est que l'on puisse établir des couplages entre les changements survenant dans l'environnement et ceux qui affectent les organismes. Ces couplages peuvent notamment influencer les forces évolutives, comme nous l'avons précédemment avancé pour le taux de mutation en lien avec le rayonnement cosmique¹⁶⁶¹ ou encore la tectonique des plaques pour les migrations et les extinctions. Cependant, les modalités de ce couplage sont pratiquement infinies et il nous serait profitable de posséder un paramètre central pour en faciliter l'intelligence. Au début de ce chapitre, nous donnions à l'énergie d'être la grandeur permettant de penser et d'unifier l'évolution cosmique. Nous allons donc logiquement suivre cette piste. La première observation qui s'impose est que le flux d'énergie sur Terre n'est pas constant et qu'il contraint les rythmes biologiques, avec en premier lieu le rythme circadien. C'est là un premier couplage tout à fait remarquable, puisqu'il explique l'origine ultime du sommeil et des périodes de moindre activité que l'on rencontre chez tous les organismes¹⁶⁶². Ainsi, la variation du flux d'énergie a laissé son empreinte sur le fonctionnement des êtres vivants, et l'on peut étendre ce raisonnement au procès de l'évolution. Jadis, Buffon considérait que les changements de température durant les différentes époques de la nature avaient déterminé l'organisation des formes de vie qui se sont succédé¹⁶⁶³. C'est une conception trop forte pour qu'on lui découvre une vitalité dans les écrits de nos contemporains, mais il n'est pas incorrect d'en percevoir un vague écho à travers l'hypothèse d'une « plus grande vitesse effective d'évolution » que défendit Rohde (1992) à

¹⁶⁶¹ Cette hypothèse était déjà formulée par Simpson (1944, p. 194) pour rendre compte de l'accélération des taux d'évolution à différents moments dans l'histoire de la vie. Cependant, les taux de mutation sont en eux-mêmes insuffisants pour expliquer la diversité des taux d'évolution (Dobzhansky 1937, p. 282).

¹⁶⁶² La conception qui établit le sommeil comme un moyen pour conserver de l'énergie est notamment défendue par Williams 1966, p. 268. Freiberg (2020) ajoute qu'il permet de consolider des apprentissages et d'effectuer des réparations. En outre, les rythmes circadiens créent des niches auxquelles les organismes sont contraints de s'adapter. On peut d'ailleurs prédire que dans l'avenir les organismes seront adaptés aux changements induits par la durée du jour qui gagne 2.4 millisecondes par siècle, mais ici encore, il est difficile d'extrapoler pour affirmer avec assurance qu'une journée durera 24.000 secondes de plus (soit 6h40) dans 1 Ga, car cela dépend des forces de marée, des mouvements dans le manteau et le noyau, etc.

¹⁶⁶³ Sur le déterminisme thermique postulé par Buffon, voir Hodge, in Gayon [dir.] 1992, p. 251-252.

la suite des travaux de Rensch¹⁶⁶⁴ sur le « gradient latitudinal de biodiversité » (LDG), soit l'existence d'une plus grande biodiversité aux latitudes basses qu'aux latitudes élevées. Ayant examiné et rejeté de nombreuses causes possibles pour cette observation¹⁶⁶⁵, l'auteur semble accrédi-ter l'idée que la vitesse de l'évolution, qui est corrélée à un temps de génération court, un taux de mutation élevé et une forte sélection (Ibidem, p. 524), puisse être correctement prédite par la plus grande quantité d'énergie qui alimente les écosystèmes présents à l'équateur et aux tropiques (Ibidem, p. 521-524). Pour soutenir cette position, on pourra mobiliser les travaux de Gillman et Wright (2014, p. 41) qui vérifièrent une corrélation entre le rythme de l'évolution, la température et la productivité des écosystèmes, mais encore ceux d'Allen *et al.* (2006). Leur modèle prévoit un écart d'un facteur 15 entre les taux d'évolution que l'on observe aux pôles vis-à-vis de l'équateur (Ibidem, p. 9130), ce dont on peut rendre raison par le fait que la température est corrélée au métabolisme, au taux de mutation et inversement au temps de génération. En outre, leur conception implique qu'une quantité particulière d'énergie doit traverser les organismes afin qu'il en résulte un changement évolutif d'intérêt, de la mutation à la formation d'une nouvelle espèce¹⁶⁶⁶.

Ainsi, nous pouvons soutenir l'existence d'un couplage de premier ordre entre les flux d'énergie et les rythmes de l'évolution¹⁶⁶⁷. Précédemment, nous invoquons en section 6.1.2 les travaux de Stenseth et Maynard Smith (1984) pour lesquels ces rythmes pouvaient se décliner selon deux grandes catégories, avec d'une part la stase (l'évolution est à l'arrêt, sauf

¹⁶⁶⁴ Cf. Rensch 1959b, chapitre V. Il y interroge les déterminants de la « vitesse absolue de l'évolution ».

¹⁶⁶⁵ Il critique les explications circulaires qui requièrent déjà une importante biodiversité, comme l'intensité de la compétition et de la prédation, l'hétérogénéité spatiale, mais encore la stabilité de l'environnement en lien avec la plus grande ancienneté des écosystèmes présents aux latitudes basses (cf. Rohde 1992, p. 516-519). Dobzhansky (1950, p. 219-220) reconnaît également que les écosystèmes tropicaux sont plus anciens et plus stables que les écosystèmes arctiques, mais il avance que les rudes conditions physiques qui y règnent conduisent à une forme de passivité ou d'opportunisme évolutif, comme à l'abandon de la reproduction sexuée et donc une réduction de la plasticité évolutif. Or, tout cela peut rendre compte d'une plus grande vitesse de l'évolution dans les tropiques.

¹⁶⁶⁶ Il est question de 10^{13} joules par gramme pour induire une substitution chez les primates et les foraminifères qui sont au cœur de cette étude, et d'une valeur dix milliards de fois plus grande pour induire la production d'une nouvelle « morpho-espèce » chez les foraminifères (cf. Allen *et al.* 2006, p. 9133). Le lecteur trouvera un soutien à la corrélation entre le taux de mutation et le métabolisme chez Martin et Palumbi (1992, p. 4090), mais aussi un contre-exemple dans le cas des oiseaux et du métabolisme basal en lisant Mooers et Harvey 1994, p. 348-349.

¹⁶⁶⁷ Un même couplage se découvre dans les travaux de Freeman Dyson (1979, p. 454 ; 1988, p. 109-111) avec son hypothèse d'échelle et le théorème central de l'écologie cosmique qui prévoit que « le taux de métabolisme mesuré d'un point de vue énergétique varie selon le carré de la température. » Il y a donc couplage entre le flux entrant et le métabolisme, mais encore le rythme d'une entité biologique. Dyson utilise cette hypothèse pour concevoir les particularités de la vie dans des phases tardives de l'univers où elle sera contrainte à la réduction de son métabolisme, car la densité de flux énergétique décroîtra. Cette conception sera reprise et exploitée par Adams et Laughlin (1999, p. xxx et 206) dans leur essai, ce qui leur permet de conjecturer une vie présentant un métabolisme très lent autour des naines blanches durant l'ère dégénérée, mais qui sera compensé par la longue durée de vie de ces étoiles (Ibidem, p. 96-97). Ils conçoivent une biologie qui s'alimentera dans l'ère suivante aux abords des trous noirs par le rayonnement d'Hawking (Ibidem, p. 146-147), mais ce seront des formes de vie très peu complexes si l'on utilise la dissipation de l'énergie comme mesure indirecte de la complexité.

en cas de changement dans l'environnement physique) et d'autre part la « condition reine rouge » (l'évolution présentant alors un rythme de variation quasiment uniforme). Pour ces auteurs (Ibidem, p. 877), il faut considérer qu'il « n'y a pas de connexion nécessaire entre les changements de l'environnement physique et les événements évolutifs. Si le contraire était vrai [...] nous nous attendrions à des explosions brusques [du taux d'évolution] avec les extinctions et les spéciations associées, causées par des changements majeurs dans l'environnement physique. » En outre, une succession de changements survenant dans l'environnement physique, à la fois légers et réguliers, peut produire l'apparence d'un mode d'évolution reine rouge¹⁶⁶⁸. La longue liste d'exemples que nous avons avancés tout au long de ce chapitre devrait rendre leur thèse proprement inaudible, mais il ne faut pas oublier non plus les cas dans lesquels de grands événements, d'origine céleste, géologique ou climatique, ne semblent pas avoir entraîné de bouleversements majeurs dans la biosphère, ce qui justifie leur rejet d'une « connexion nécessaire ». De là, il vient qu'une théorie prototypique des couplages, connectant de manière simple les rythmes de changement dans l'environnement abiotique et dans les systèmes biologiques, semble vouée à l'échec¹⁶⁶⁹. Il nous faut donc l'amender et pour ce faire nous entendons convier les travaux de Barnosky (1999 ; 2001, p. 172) qui opposa au modèle de la reine rouge dans lequel les interactions biotiques pilotent la dynamique évolutive, le modèle du bouffon de la Cour (*Court Jester*) qui décrit un monde gouverné par les changements survenant dans l'arrière-plan abiotique¹⁶⁷⁰. Ce dernier mode semble l'emporter lorsque l'on étudie l'évolution sur de grandes échelles temporelles, sauf si les changements d'origine abiotique sont de grande intensité (cf. Barnosky 2001, p. 182-183 ; Benton 2001, p. 732). Il convient donc de considérer qu'une hypothétique théorie des couplages est sensible à l'échelle spatio-temporelle envisagée, comme elle doit intégrer la puissance des phénomènes à même d'altérer le rythme de l'évolution biologique, ainsi que les capacités de réaction des espèces. Dans l'hypothèse d'un mode reine rouge dominant, on peut toujours atteindre une réduction du taux d'évolution qui tend vers la stase par saturation des écosystèmes¹⁶⁷¹. Ici, les extinctions de masse viennent accélérer l'évolution en libérant des

¹⁶⁶⁸ Ibidem, p. 878. Rappelons également que l'un des auteurs a soutenu qu'un écosystème dominé par des relations symétriques pouvait produire une stase (Nordbotten et Stenseth 2016, que nous avons cités en 6.1.2).

¹⁶⁶⁹ On peut d'ailleurs établir un jumelage entre cette considération et la critique du déterminisme géographique que déploya Febvre 1922.

¹⁶⁷⁰ Le lecteur intéressé découvrira un tableau comparatif de ces deux modèles chez Benton (2009, p. 729), mais encore un autre opposant le modèle reine rouge à un ensemble de conceptions portant sur les couplages plus ou moins forts entre les deux types de changement, abiotique et biotique, chez Barnosky 2001, p. 173.

¹⁶⁷¹ Cf. Raup et Levinton en section 4.2.1.2. L'extinction devenait alors une force « positive » de l'évolution.

places pour de nouvelles espèces¹⁶⁷². Le changement dans le milieu abiotique agit donc de deux manières : en imposant un tempo minimal à l'évolution (e.g. les flux énergétiques divers et leurs impacts sur le taux de mutation) et en perturbant le rythme que peut présenter l'évolution biologique (e.g. extinctions de masse et action sur la biodiversité par le jeu de la tectonique des plaques). Si le changement est négligeable ou très lent dans l'environnement abiotique, alors le rythme d'évolution des systèmes biologiques pourra demeurer nul ou quasi-constant en fonction des caractéristiques que présentent les écosystèmes¹⁶⁷³. Si la variation dans l'environnement abiotique n'est pas négligeable, alors cette dynamique contraindra mécaniquement le rythme des systèmes biologiques.

On pourrait ainsi postuler une sorte de principe d'inertie mettant en relation un système biologique et son environnement abiotique à la manière d'un mobile évoluant dans un référentiel. Nous retrouvons en quelque sorte la traduction du modèle de la reine rouge selon la relativité galiléenne que nous avons proposée en section 4.2.1.1. Cependant, cette analogie est inadéquate pour de nombreuses raisons. À la différence de la physique, on ne peut ici fonder une dynamique sur l'étude des vitesses dont la valeur dépend du référentiel dans lequel on les mesure puisque l'environnement abiotique et les systèmes biologiques ne peuvent être résumés par une simple variable qui spécifierait l'état de leur mouvement, étant donné qu'ils sont mieux appréhendés par une série de paramètres ayant tous des vitesses différentes et qui présentent bien souvent d'importantes oscillations. La dynamique des systèmes abiotiques et des systèmes biologiques se caractérise davantage par la répétition d'un ensemble d'états, à l'instar des valeurs du flux d'énergie ou des mouvements de matière, du temps de génération et des événements du cycle de vie. Il convient donc de reformuler notre principe d'inertie afin qu'il porte désormais sur les fréquences superposées d'une collection d'événements, la récurrence de structures et donc d'un motif, autrement dit un rythme. Dans cette perspective, la définition de la stase ne saurait poser de problème : il s'agit de la continuation d'un motif, incluant des échanges d'énergie, l'apparition, disparition et réapparition de formes, sans

¹⁶⁷² Pour Goldschmidt, les monstres prometteurs doivent profiter de grands changements qui vident les niches pour parvenir à prospérer (e.g. Goldschmidt 1933, p. 547 ; 1940, p. 395). De même, ce sont les changements climatiques d'envergure qui commandent l'accélération de l'évolution par le renouvellement des faunes selon Huxley 1942, p. 560. Enfin Gingerich (2001, p. 142) observe que la stase n'est pas dominante dans l'histoire de la vie, mais entrecoupée par des intervalles de changements rapides impulsés par la scène abiotique (e.g. la tectonique des plaques, chute d'astéroïdes). À ce propos, il a été avancé par Birger *et al.* (2008) que des impacts d'astéroïdes à l'Ordovicien auraient accéléré l'évolution en évitant de manière répétée certains écosystèmes.

¹⁶⁷³ Il peut s'agir des types d'interactions écologiques présents comme du niveau de saturation des écosystèmes. On retrouve ainsi la thèse de l'uniformitarisme que nous avons discutée dans la toute première section de cette thèse. En effet, un environnement géologique, caractérisé par des changements lents et réguliers, laisserait le champ libre à la compétition biotique, de sorte que l'on puisse affirmer que « La géologie autorise le progrès » comme l'écrit Gould (2002, p. 647) en commentant cette conception.

variation massive qui annoncerait la fin d'un des éléments constituant le motif. En revanche, il est moins aisé de penser un équivalent au mouvement uniforme avec une vitesse non nulle que considèrent les physiciens. Il pourra s'agir de la diminution ou l'augmentation de la fréquence d'un phénomène particulier, mais l'on ne saurait s'assurer qu'elles se produisent selon une vitesse constante. Cependant, une telle perspective rend difficilement perceptible la place que l'on doit accorder à des événements uniques. Quoi qu'il en soit, nous pouvons postuler qu'il existe un couplage et donc une inertie relationnelle dans le cas où des systèmes biologiques présentent des rythmes stables, mais qui diffèrent les uns vis-à-vis des autres en raison du rythme d'arrière-plan exhibé par leurs milieux abiotiques respectifs. Il y a également couplage lorsque la cyclicité des phénomènes biologiques est directement altérée par le changement du rythme dans la scène abiotique.

Un découplage survient lorsque l'un des domaines présente une variation dans son motif, dont on se souviendra qu'il est constitué par des flux d'énergie et des agencements récurrents de la matière, sans que l'on puisse la rapporter à une variation dans l'autre domaine. Comme nous le considérons avec les travaux de Barnosky et les commentaires qu'ils ont suscités, une telle approche requiert d'une part la détermination des échelles temporelles pertinentes pour définir les différents rythmes, et d'autre part des valeurs seuils, considérées notamment d'un point de vue énergétique, pour les événements rares qui peuvent induire un couplage. En outre, il faut préciser les conditions dans lesquelles se produit un découplage entre les fluctuations abiotiques et l'évolution biologique. Plus tôt dans cette thèse, nous remarquons que le fait pour une espèce d'être généraliste ou spécialiste, mais encore euryèce ou sténoèce, influençait fortement les taux d'évolution. Rappelons qu'un environnement imprédictible favorise les généralistes comme la diminution du rythme de l'évolution, tandis que c'est le contraire pour un environnement peu changeant. Aussi, des espèces plastiques pourraient faire preuve d'une meilleure capacité de réponse face aux variations abiotiques, mais elles seraient tout de même désavantagées dans la mesure où l'apprentissage, les effets maternels, et d'autres phénomènes associés à la plasticité, dépendent d'indices environnementaux qui peuvent se révéler désuets en cas de changements trop abrupts (Visser 2008). Il faut donc considérer de manière générale le rapport entre la vitesse du changement dans l'environnement abiotique et celui que peuvent présenter les espèces. La théorie du pistage de Burger et Lynch (1995, p. 162) prévoit qu'un changement dans l'environnement, biotique ou abiotique, se traduit par un déplacement plus ou moins rapide du pic adaptatif que les espèces peuvent pister s'il dispose d'une variance génétique

suffisante et d'un temps de génération relativement court. Tout changement brusque dans l'environnement abiotique excédant les capacités de réponse des espèces pourra les conduire à l'extinction : c'est la théorie du délai (*lag*) que nous avons exposée notamment au quatrième chapitre¹⁶⁷⁴. Cependant, il est aussi possible que ces changements ne produisent aucun effet notable s'ils sont à la fois brefs et irréguliers, mais insuffisants pour amener une population à disparaître comme le suggéra Sheldon (1996) en s'appropriant dans son article la fameuse formule d'Alphonse Karr : « plus ça change, plus c'est la même chose¹⁶⁷⁵. »

Pour conclure cette section, nous dirions que le rythme de l'évolution s'annonce comme une donnée capitale pour saisir les couplages que nous avons étudiés au cours de ce chapitre. Cela dit, nous n'avons fait qu'esquisser à grands traits une théorie à leur sujet puisqu'il aurait fallu discuter davantage de l'effet de ces couplages sur les différentes forces de l'évolution et tout particulièrement la sélection naturelle¹⁶⁷⁶. Quoiqu'il en soit, il nous a paru nécessaire de les aborder d'un point de vue dynamique puisque leur état dépend d'un rapport de forces entre des phénomènes qui doivent être étudiés selon des échelles spatio-temporelles appropriées. Aussi, l'inertie s'est imposée naturellement dans nos considérations pour traduire la relation entre un environnement abiotique ayant valeur de référentiel et l'évolution d'un système biologique. Voilà de bonnes raisons pour que l'on examine la pertinence des emprunts que font les biologistes aux concepts des physiciens, et c'est l'objet du chapitre VIII.

¹⁶⁷⁴ Cf. les travaux de Simpson 1953a ; Maynard Smith 1989, p. 241 ; Barnosky et Kraatz 2007, p. 531.

¹⁶⁷⁵ Sheldon (1990 ; 1996) pense que les espèces peuvent suivre un changement graduel dans l'environnement, et notamment abiotique, mais pas une série de variations erratiques dans des directions différentes.

¹⁶⁷⁶ À ce sujet, on peut tout du moins rappeler que le niveau de sélection et le mode de sélection seront affectés par des changements survenant dans l'environnement abiotique. Pour ce qui est du niveau de sélection, un changement rapide dans l'environnement devrait favoriser des régimes de sélection au niveau de l'espèce et au-delà (cf. la section 5.3 et les travaux de Lewontin 1970 ; Jablonski 1987 ; Williams 1992, p. 53-54 ; Gould 2002, chapitre VIII). Pour le mode de sélection, Gillman et Wright (2014, p. 44) argumentent qu'un changement rapide dans l'environnement permettra à des mutations d'être positives, ce qui favorisera une évolution directionnelle.

Chapitre VIII

Évaluation des références que font les théoriciens à la physique pour Concevoir la dynamique des systèmes biologiques

Introduction de ce chapitre

Dans ce chapitre, nous examinerons la valeur des références aux sciences physiques, non plus comme autant de lois et de phénomènes que doivent impérativement intégrer nos tentatives de prédictions afin d'être couronnées de succès, mais bien comme des modèles de scientificité dont les ressources servent de moules dans lesquels on s'autorise à verser celles de la biologie. L'idée maîtresse de ce chapitre est d'interroger les formulations analogues que l'on découvre en physique comme en biologie et qui sont autant de faits saillants pour l'épistémologie. Pour présenter les choses simplement, nous dirions que ces deux sciences ont pour but d'appréhender le réel en mouvement. Aussi, nous sommes naturellement portés à concevoir que la science physique, devançant historiquement la biologie dans l'affrontement de ce même problème, est riche d'une expérience pluriséculaire. À cela s'ajoute le prestige des applications comme des prédictions qu'a produites la physique et l'aura de rigueur qu'on lui prête communément. Il existe de fait une tension, plurielle quant à ses déterminants¹⁶⁷⁷, qui conduit les biologistes à puiser dans le répertoire de cette science les produits théoriques qui semblent s'appliquer aux phénomènes qu'ils envisagent. Si nous aurons à cœur de montrer que ces rapprochements sont parfois ineptes comme le considérait Bichat en son temps¹⁶⁷⁸, nous les considérerons utiles s'ils sont employés avec précaution. D'une certaine manière, nous suggérons que la biologie a besoin de s'externaliser pour affronter certains problèmes relatifs à la prédiction, mais nous ne pensons pas pour autant que cette discipline doive marcher à chaque instant dans les pas de la physique et copier servilement les manières de l'aîné des sciences. Il s'agit donc de reconnaître que les problèmes affrontés par la biologie ont été rencontrés par d'autres sciences avant elle, et qu'avec un peu de lucidité certains emprunts judicieux permettront peut-être de forger des modèles prédictifs généraux. Néanmoins, ce n'est pas le seul bénéfice que nous escomptons retirer d'un tel travail. Pour

¹⁶⁷⁷ Cf. la citation de Gayon dans l'introduction de la troisième partie.

¹⁶⁷⁸ Après avoir noté que les transferts de concepts et d'images seraient inversés si la physiologie s'était développée avant la physique, Bichat (1800, p. 58-59) s'oppose à la fécondité de ces références en considérant que la science du fonctionnement des êtres vivants n'est pas « la physique des animaux » et que les lois de la physique diffèrent bien trop de celles de la biologie, ce qui fait que ces références nuisent *in fine* aux progrès des sciences de la vie. Pour un commentaire de ce passage, nous renvoyons le lecteur à Huneman 1998.

faire advenir une théorie prédictive de l'évolution cosmique, la posture réductionniste que nous avons épousée demande que l'on adopte la physique comme « langue universelle de la science » pour reprendre les mots de Carnap (1931). Par conséquent, il conviendra de distinguer les références qui permettront de conjuguer les phénomènes étudiés par ces deux sciences dans le cadre d'une grammaire commune dont les morphèmes seraient les unités du système international et leurs dérivées, de celles que l'on pense servir l'intelligence du procès de l'évolution. Dans cette dernière catégorie, un tri supplémentaire s'imposera afin de départager les concepts qui remplissent cet objectif de ceux qui le contrarient. Nous devons alors affronter une forme de syncrétisme conceptuel dont la cohérence sera toujours douteuse étant donné qu'il pourrait conférer à la biologie de l'évolution l'apparence d'un patchwork bigarré cousu avec les théories du passé¹⁶⁷⁹. En conséquence, il faut s'engager dans cette analyse avec discernement pour éviter ce qui nous semble être les dangers récurrents de ce type de situation : l'accumulation hyper-éclectique de références et d'analogies¹⁶⁸⁰, la mathématisation forcée des phénomènes étudiés et la relégation des spécificités de la biologie évolutive au second plan¹⁶⁸¹.

En somme, nous considérons que ces références attractives sont en fait des armes à double tranchant. Si elles sont maniées avec dextérité, elles pourront faciliter la conception de modèles prédictifs généraux, à la fois transcritibles dans le langage de la physique, mais également en phase avec les particularités de la biologie. Toutefois, si nous échouons dans cette entreprise, nous nous enliserons dans l'évaluation contre-productive du mérite

¹⁶⁷⁹ Le caractère daté des emprunts que l'on fait dans une science à une autre, et tout particulièrement pour la biologie vis-à-vis de la physique, a été remarqué par Canguilhem, Koyré, etc. Cf. Morange 2000, p. 94.

¹⁶⁸⁰ Cela est visible chez d'Ao (2005) qui multiplie les références à la dynamique newtonienne, et la mécanique statistique avec l'équation de Fokker-Planck. Même des auteurs tels que Longo *et al.* (2013, § 13) qui perçoivent le danger d'une théorie biologie réduite qui deviendrait « une physique infiniment compliquée » où l'on amoncellerait les emprunts, font appel à de nombreuses ressources de la physique comme le lagrangien, la normalisation, et l'hamiltonien pour penser la dynamique de l'évolution. Un autre signe de l'éclectisme que nous avons mentionné est manifeste dans ce propos de Huneman (2013b, p. 10/46) qui considère que l'évolution peut se comprendre comme « une sorte de mécanique mixée avec un peu d'économie. » Voir aussi Huneman (2014, p. 168-169 ; Huneman 2013c) où il est question des références faites en génétique des populations à la physique, mais aussi à l'économie avec les travaux plus récents de Grafen (1999 ; 2002 ; 2014) sur le darwinisme formel et son utilisation de l'analogie de l'agent maximisateur qui fut au cœur de la thèse de Martens (2012).

¹⁶⁸¹ Mary Williams (1980) a produit une étude des similarités et des différences que l'on peut établir entre la physique et la théorie de l'évolution, mais elle considéra qu'à trop s'inspirer des théories de la physique, on perd de vue les éléments caractéristiques de la biologie (Williams 1982, p. 297). Ce même travers peut être lu dans l'utilisation de la relativité d'échelle pour la prédiction de l'évolution, et notamment le futur de notre espèce. Ces partisans utilisent des données sur l'histoire des espèces qu'ils tiennent pour des moments-clés afin de définir un temps critique qu'ils intègrent alors dans une loi log-périodique leur donnant de prédire la « prochaine époque critique » d'une lignée, telle qu'une extinction, ou une innovation majeure (e.g. Chaline *et al.* 1999 ; Grou *et al.* 2002). Mais les moments choisis témoignent d'un désintérêt flagrant pour la paléontologie comme le montre la critique de Buffetaut 1999. De même, Morange (2015) mit en doute la pertinence des méthodes inspirées par la relativité d'échelle pour l'étude de l'histoire récente et notamment celle des sciences.

différentiel que présente telle analogie vis-à-vis de telle autre, et toute cette investigation n'aura été qu'une suite de coups d'épée dans l'eau. Nous examinerons ce qui est légitimement transposable et fécond afin de produire quelques propositions servant à la prospective de l'évolution au chapitre IX. Pour ce faire, nous nous appuierons principalement sur l'esquisse d'une dynamique de l'évolution qui a pris corps en génétique des populations, la discipline centrale de la Synthèse Moderne¹⁶⁸² dans laquelle nous discernons pour la biologie de l'évolution la configuration initiale de sa matrice prédictive. C'est pourquoi il sera nécessaire de méditer la confluence sémantique que Dobzhansky (1937, p. 17-18) a ainsi formulée :

L'évolution est un processus de changement ou de mouvement. La description de tout mouvement peut être divisée en deux parties ; la statique, qui traite des forces produisant un mouvement et de l'équilibre de ces forces, et la dynamique, qui traite du mouvement lui-même et de l'action des forces qui le produisent. Suivant cette idée, nous discuterons, d'une part, les facteurs qui entraînent des changements dans la composition génétique des populations (statique évolutive), et d'autre part, les interactions de ces forces dans la formation et la désintégration des races et des espèces (dynamique évolutive).

Cependant, la présentation du naturaliste est critiquable dans la mesure où la statique qu'il décrit semble incorporer le mouvement, et qu'elle s'appliquerait à une forme de variation subalterne, car ne donnant pas lieu à l'apparition ou la disparition d'unités taxinomiques remarquables à l'exemple des races et des espèces. Cela dit, il nous semble qu'elle intègre les concepts sur lesquels nous devons porter nos efforts, à savoir le mouvement évolutionnaire et les situations d'équilibre d'une part, et d'autre part l'action des forces évolutionnaires, qu'elles opèrent seules ou de manière conjuguée.

Nous discuterons dans un premier temps (section 8.1) des vertus de l'interprétation dynamique de la théorie de l'évolution, ce qui inclura un travail sur le bien-fondé du langage des forces employé par des biologistes et des philosophes, mais encore des notions d'inertie et d'équilibre. Cette section débouchera sur une analyse des problèmes particuliers que pose la composition des forces pour cette science. Dans la section suivante (8.2), nous examinerons une conception antithétique de l'évolution qui tient l'interprétation dynamique pour fautive. Nous reconnâtrons alors que cette position, défendue notamment par des auteurs que l'on peut regrouper sous la bannière du statisticalisme dont nous ne manquerons pas de scruter les thèses, mobilise des références à la thermodynamique qu'il nous faudra également évaluer. Cette divergence d'appréciations appelle un dépassement que nous tenterons de proposer dans le dernier mouvement de ce chapitre (section 8.3) en considérant qu'elle est avant tout

¹⁶⁸² Cette centralité est soutenue par Lynch (2007, p. 370) qui pasticha la formule mémorable de Dobzhansky (1972) : « Rien n'a de sens en biologie de l'évolution, si ce n'est à la lumière de la génétique des populations. »

contrainte par des questions d'échelles auxquelles se rapporte la confusion récurrente entre le procès de l'évolution et la sélection naturelle que nous lirons chez certains protagonistes de ce conflit portant sur le bon usage des références à la physique.

8.1. Les références à la mécanique et l'interprétation dynamique de la théorie de l'évolution

Peut-être que la génétique des populations aurait pu se contenter de décrire l'évolution des fréquences allélique et génotypique dans un contexte particulier ; elle se serait alors résumée à n'être qu'une cinétique¹⁶⁸³ du mouvement évolutionnaire, préoccupée uniquement par la vitesse de fluctuation des particules héréditaires comme de leurs phénotypes associés, et à partir de laquelle on peut calculer le temps de fixation, mais encore d'élimination pour un allèle donné. Elle aurait néanmoins revêtu un caractère prédictif certain, comme le notait Jean Gayon¹⁶⁸⁴. Cependant, elle vint au monde à un moment où l'on discutait déjà abondamment des facteurs causaux pouvant rendre compte des variations susmentionnées. Dès lors, la transmutation de la cinématique des populations en une dynamique, soit une discipline qui pèse l'influence respective des forces à l'origine du changement observé sans se limiter à sa simple description, était inéluctable. Ce faisant, son pouvoir prédictif en ressortait décuplé, puisqu'il ne se restreignait plus à la simple extrapolation de tendances, s'ouvrant désormais à l'analyse prédictive d'une infinité de situations définies à l'instar de la mécanique par la conjonction des caractéristiques d'un mobile *lato sensu* et des forces qu'il subit, comme nous le suggère cette présentation que l'on doit également au philosophe français :

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 la 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 future¹⁶⁸⁵.

¹⁶⁸³ Dans ce qui suit, et considérant la similitude des définitions données par le CNRTL, comme d'autres dictionnaires, nous n'établirons pas de grande différence entre la cinétique et la cinématique. De même, nous emploierons indifféremment les mots mécanique et dynamique, bien que ce dernier terme puisse s'appliquer à des systèmes abstraits, ce qui n'est pas le cas du premier qui décrit exclusivement des systèmes matériels en se préoccupant non seulement de leur mouvement, mais encore des déformations qu'ils peuvent subir.

¹⁶⁸⁴ « [La génétique des populations] se donne comme une cinétique capable de prédire la vitesse avec laquelle un caractère se répand ou régresse dans une population sous l'action de la sélection. » Gayon 1992, p. 305.

¹⁶⁸⁵ Gayon 1992, p. 321. Il faisait alors référence à un article de Haldane (1954) que nous allons exploiter.

8.1.1. Le langage des forces évolutionnaires : d'un lieu commun à des impasses

8.1.1.1. La rhétorique des forces dans la littérature

Au chapitre IV, nous mobilisons la métaphore de la scène de théâtre pour indiquer que nos attentes sur l'évolution future dérivait de l'action renouvelée des mécanismes que l'on a déjà vu œuvrer. Elle nous a été inspirée par cette formule de Dobzhansky qui discerne dans ces mêmes mécanismes « les dénominateurs communs bien connus de nombreuses, si ce n'est de toutes, les histoires évolutionnaires¹⁶⁸⁶. » Or, nous disions dans l'introduction de ce chapitre¹⁶⁸⁷ que le généticien les présentait comme des forces, mais c'est à bien y regarder un lieu commun de la littérature. Bien qu'il éprouvât une certaine ambivalence à l'égard de cette analogie, George Gaylord Simpson déclara que la détermination des forces régentant la trame des histoires évolutionnaires dont nous entretenait Dobzhansky constitue le « problème des problèmes¹⁶⁸⁸ ». L'interprétation dynamique perdure dans les écrits de nos contemporains comme en témoignent les travaux de Lewis (1997, p. 412) qui pense la composition des forces évolutionnaires et la représente à l'aide d'un diagramme ; de Maudlin (2004, p. 431) discernant dans la biologie de l'évolution une théorie quasi-newtonienne ; de Stephens (2004 ; 2010) et Pence (2015) qui l'accueillent favorablement ; ou de Vellend (2016) concevant les dynamiques écologiques avec les mêmes forces qu'en génétique des populations ; quant à Walsh et Lynch (2018, p. 14), ils qualifient effectivement la sélection naturelle et d'autres mécanismes de forces. Même ceux qui ne sont pas entièrement acquis à cette perspective semblent lui reconnaître quelque valeur. C'est le cas de Levins et Lewontin qui considèrent d'une part son adéquation avec la théorie variationnelle qu'ils prêtent à Darwin¹⁶⁸⁹, mais qu'elle ne saurait s'appliquer d'autre part à la totalité du procès de l'évolution si l'on veut bien considérer l'existence d'un mode transformationnel complémentaire comme la nécessité de recevoir certains organismes en tant qu'agents et non de simples « sujets » du changement. Pour sa part, Brandon (2006, p. 334) juge que la comparaison entre la théorie de l'évolution et la mécanique newtonienne s'avère tout du moins « utile », ce que ne démentirait pas Depew

¹⁶⁸⁶ Cf. Dobzhansky 1937, p. 276. Les « dénominateurs communs » sont énumérés avant la citation que nous venons de produire, il s'agit des « mutations affectant des gènes, les changements chromosomiques, la restriction de la taille d'une population, la sélection naturelle, et l'apparition de mécanismes isolant [des populations] ».

¹⁶⁸⁷ Voir Dobzhansky 1937, p. 16-18, mais encore page 53.

¹⁶⁸⁸ Simpson 1949, p. 108. Pour l'ambivalence de l'auteur vis-à-vis de cette métaphore, nous renvoyons le lecteur à Simpson (1944, p. 303) où il exprime quelques réserves à son sujet, tout en affirmant ses vertus.

¹⁶⁸⁹ « La théorie variationnelle de Darwin est une théorie de l'organisme comme l'objet, et non le sujet des forces de l'évolution. » Levins et Lewontin 1985, p. 87.

pour qui le langage des forces peut nous prémunir d'employer des expressions préjudiciables à l'intelligence de l'évolution¹⁶⁹⁰.

Pour finir, il nous faut mentionner la position de Sober qui se distingue par l'attention toute particulière qu'il a porté à ce qui n'est pour d'autres qu'une manière de parler¹⁶⁹¹. Il admet que la théorie de l'évolution a bien développé une théorie des forces potentiellement prédictive (Sober 1984, p. 27) et conçoit que la physique comme la biologie rencontrent des problèmes communs non seulement en raison de la nature des phénomènes que ces sciences tentent de déchiffrer, mais encore par le recours, à l'en croire nécessaire, à une théorie des forces pour les surmonter¹⁶⁹². Nous allons maintenant présenter les branches de ce « feuillage luxuriant » (Sober 1984, p. 51) qui compose l'herbier des forces évolutionnaires couramment admises par les savants. Chez Ricki Lewis (2007, p. 292), on peut lire la liste suivante : croisements non aléatoires ; migration ; dérive génétique ; mutation et sélection naturelle, à quoi l'on peut ajouter la sélection sexuelle avec Gayon (1992, p. 335), le déséquilibre de liaison et la distorsion des résultats de la méiose¹⁶⁹³ avec Pence (2015), mais encore l'extinction (cf. 4.2.1.2). Nous n'allons pas dans les sections qui suivent discuter en profondeur des spécificités de chacun des facteurs précités, et nous nous contenterons d'indiquer aux moments opportuns leurs rapports aux autres forces comme à la taille des populations, afin de nous concentrer spécialement sur le cas de la sélection et de la dérive.

¹⁶⁹⁰ « Je suggère qu'une réponse à ce problème rhétorique a été de remettre en service la vieille idée des forces naturelles pour contrebalancer le trope du *design* [...]. Plutôt que de parler [des forces de l'évolution] comme des « agents », des « processus » ou des « facteurs » qui se combinent pour éloigner les populations de leur distribution d'équilibre par défaut (Hardy-Weinberg) des génotypes, comme l'ont fait leurs ancêtres intellectuels, il est maintenant à la mode de comparer ces facteurs à la façon dont les forces newtoniennes détournent la masse de son mouvement inertiel par défaut. » Depew 2013, p. 137.

¹⁶⁹¹ Nous pensons notamment à Lewens (2009, section 4) qui avoue sa sympathie pour cette trope, bien qu'elle lui semble *in fine* limitée, car elle porte en elle les germes d'une confusion entre des forces et des causes qu'il rejette explicitement et notamment lorsqu'il s'agit d'appliquer ce second concept à la sélection naturelle comme à la dérive. Cependant, on pourra lui objecter une conception des forces comme instances spéciales de la relation causale avec Bigelow *al.* 1988. Cela dit, nous mentionnerons aussi Hitchcock et Velasco (2014) qui admettent l'existence d'une analogie entre la théorie newtonienne et darwinienne que l'on ne peut prendre pour une identité, ou encore Gayon et Montévil (2017, p. 306) pour qui il ne s'agit là « que d'une métaphore » et rien de plus. La raison avancée par Gayon se rapporte à la non-réversibilité de certains facteurs évolutifs.

¹⁶⁹² Voir par exemple Sober 1984, p. 137 et 260-261.

¹⁶⁹³ La distorsion des résultats de la méiose (*meiotic drive*) correspond à la modification de la probabilité qu'un ou plusieurs allèles soient transmis en raison de la présence d'un ou plusieurs gènes. Le déséquilibre de liaison désigne une association forte entre certains allèles sur un même chromosome et ce quelle qu'en soit la cause (sélection sexuelle et naturelle, dérive, particularité du taux de recombinaison en lien avec la reproduction sexuée et les caractéristiques du génome, etc.). Il se mesure en comparant la probabilité d'avoir deux allèles ensemble au produit des probabilités portant sur ces deux allèles séparément.

8.1.1.2. La sélection comme force dans les interprétations des équations et théorèmes qui représentent son action

Dans cette section, nous allons principalement examiner les interprétations de l'équation de Wright et du théorème de Fisher qui s'appuient sur des références à la mécanique, puisque l'équation de Price sera discutée ultérieurement (cf. 8.1.3). Mais avant cela, il convient de considérer que même la formule la plus élémentaire de la sélection semble inviter ces mêmes références, comme on peut le lire dans cette citation de David et Samadi (2011, p. 31) :

Enfin, il convient de décrire mathématiquement le lien entre les changements et les facteurs à l'origine de des changements. Pour la mécanique newtonienne, la force est liée au mouvement de l'objet matériel par l'équation $F = mA$, où F mesure la force, m la masse d'un objet et A son accélération. La définition du concept de force est donnée implicitement par son rapport avec le concept d'accélération. Dans le cas de la théorie de l'évolution, l'action de la sélection naturelle (dans une population asexuée, et en l'absence de dérive pour simplifier) s'exprime par la relation :

$$\frac{dp}{dt} = \frac{p(W_A - W)}{W}$$

Où p est la fréquence du type A dans une population, dp/dt le changement de cette fréquence au cours du temps, W_A la valeur sélective associée au type A, et W une constante égale à la valeur sélective moyenne de la population.

Contre la présentation de ces auteurs, il faut remarquer que nous n'avons pas affaire ici à une accélération, mais seulement une vitesse instanciée par le terme de gauche et que l'on n'y trouvera pas explicitement de symbole figurant la masse inertielle. Autrement dit, la cinétique de l'évolution est fonction du produit de la fréquence initiale d'un allèle et de l'intensité de la sélection ici donnée par un taux de variation dont la valeur dépend de l'écart entre la *fitness* d'une entité et celle de la population. Intéressons-nous maintenant au théorème fondamental de la sélection naturelle puisque l'on peut partir de l'équation précédente pour le retrouver¹⁶⁹⁴. Voici comment Fisher nous l'introduit à la suite d'une longue démonstration :

Si donc l'élément de temps dt est positif, le changement total de fitness Wdt est également positif, et en effet le taux d'augmentation de *fitness* dû à tous les changements de fréquences des allèles est exactement égal à la variance génétique de la *fitness* W que la population présente. On peut donc énoncer le théorème fondamental de la sélection naturelle sous la forme suivante :

¹⁶⁹⁴ Cf. Edwards 1994, p. 444. Pour d'autres démonstrations courtes de ce théorème, avec de légères différences dans les formulations et les présupposés, voir par exemple Kimura 1958, p. 147-153 ; Price 1972b, p. 130-131 ; Martens 2012, p. 113-123. Le lecteur pourra également consulter Li (1967) pour y lire des précisions relatives à ses conditions d'application en temps continu comme en temps discret, mais encore Edwards 1967.

Le taux d'augmentation de la *fitness* de tout organisme à tout moment est égal à la variance génétique de sa *fitness* à tout moment¹⁶⁹⁵.

Ce par quoi il faut entendre que le taux d'accroissement de la *fitness* moyenne dans une population est égale à la variance de la *fitness* dans cette même population¹⁶⁹⁶. Le théorème présente de nombreuses restrictions relatives à ses conditions d'application, ce qui lui valut une pluie d'âpres critiques, et pour les auteurs qui en reconnurent la validité, ils ne purent s'empêcher d'exprimer leur déception vis-à-vis de ses nombreuses limitations¹⁶⁹⁷. En effet, la formule de Fisher ne vaut qu'en l'absence de panmixie ; sélection fréquence-dépendante ; dominance ; épistasie ; déséquilibre de liaison (Gayon 1992, p. 349). À entendre cette longue liste d'interdits, on pourrait croire qu'elle ne s'applique à aucune population de ce bas monde, tant et si bien que sa carrière épistémique doit logiquement se borner au rôle d'hypothèse irréaliste contre laquelle des situations bien concrètes sont jugées. Ce faisant, l'on manquerait le geste théorique esquissé par Fisher, cette « subversion du concept de sélection » repérée par Gayon (Ibidem, p. 350) qui porte tout entière sur la délimitation des unités de sélection, ici incarnées par les allèles formant un environnement les uns pour les autres auquel s'ajoute celui que nous invite à considérer le sens commun de ce mot. C'est ainsi que l'on peut voir à travers le fourvoisement manifeste d'un Fisher affirmant contre l'évidence que la *fitness* doit certainement croître puisqu'elle est exprimée par une variable, la variance, qui est supérieure ou égale à zéro. Une fois nos yeux décillés, il apparaît que « l'introuvable grandeur » (Ibidem, p. 349) n'est pas la *fitness* totale, mais bien une *fitness* partielle comme l'ont remarqué de nombreux commentateurs¹⁶⁹⁸. En effet, la *fitness* partielle, uniquement liée à l'évolution de la constitution génique de la population, doit augmenter, alors que la *fitness* totale diminuera si tant est que l'environnement puisse se détériorer, ce qui arrivera inéluctablement en raison de variations climatiques, ou à la faveur d'un gain de *fitness* chez les prédateurs comme les compétiteurs (cf. Fisher 1930, p. 41-42). Cette détérioration que Fisher écrit *D* vient limiter,

¹⁶⁹⁵ Fisher 1930, p. 35. On se souviendra que la variance a été forgée par Fisher (1918b, p. 213) qui s'en sert comme « d'une mesure de la variabilité » avec pour bénéfice l'additivité puisque « deux causes indépendantes de variabilité agissant de concert produisent une variance qui est la somme de leurs deux variances. »

¹⁶⁹⁶ Le théorème appelle une sorte de traduction, vu que ses différentes formulations sont entachées d'un « nombre étonnant d'obscurités, d'expressions malheureuses, d'erreurs typographiques, d'omissions portant sur des explications cruciales et de contradictions entre différents passages » comme l'a noté Price 1972b, p. 140.

¹⁶⁹⁷ Pour les critiques franches, citons notamment Lewontin (1970, p. 13) qui se montre ironique en le qualifiant de « théorème pas si fondamental » ; de même pour Walsh et Lynch (2018, p. 145 *sq.*) qui admettent qu'il n'est ni « très utile », « ni fondamental ». Du côté de ceux qui ne manquèrent pas de signaler leur désappointement, nous comptons Ewens (1989, p. 179) qui reconnaît son exactitude, mais le trouve « incomplet », ou encore Price (1972b, p. 139-140) déclarant que le théorème n'est « en rien trivial, inintéressant » et qu'il s'agirait même de ce que l'on a dit de « plus correct sur l'augmentation évolutionnaire de la *fitness* », mais bien qu'il soit « mathématiquement correct », il n'est « pas aussi important que [Fisher] l'espérait. »

¹⁶⁹⁸ Kimura 1958 ; Price 1972b, p. 133 ; Ewens 1989, p. 141 ; Gayon 1992 ; Frank et Slatkin 1992, p. 93 ; Edwards 1994 ; Crow 2002, p. 1316.

voire annuler, l'accroissement possible de la *fitness* totale d'une population représenté par le symbole dM , dans lequel M évoque le paramètre malthusien, et que l'on devrait logiquement escompter en vertu de la positivité de la variance en *fitness* W , et plus précisément de la variance génétique additive de la *fitness* vu que les relations d'épistasie et de dominance comptent comme des détériorations de l'environnement (Price 1972b, p. 131). Toujours est-il que Fisher (1930, p. 42) associe ces différents paramètres dans l'équation différentielle : « $dM/dt + M/C = W-D$ » où le terme C désigne selon nous l'inertie qui manquait à la formule donnée par Samadi et David, puisqu'il vient figurer « la facilité avec laquelle, en cas de gain de *fitness*, une population est autorisée à croître¹⁶⁹⁹ ». Ce n'est donc qu'en imaginant l'environnement figé, ou pour employer avec Frank et Slatkin une métaphore mécaniste qui semble tout indiquée, c'est-à-dire en se plaçant dans un « référentiel fixé¹⁷⁰⁰ » que l'on pourrait à bon droit qualifier d'inertiel ou de galiléen, que la *fitness* augmentera assurément.

Au détour de ce préliminaire sur le théorème fondamental nous avons pu rencontrer une référence discrète à la relativité galiléenne que nous avons déjà convoquée pour penser l'hypothèse de la reine rouge. Délaissons quelque temps cette résurgence et les perspectives qu'elle suscite pour considérer une interprétation du théorème qui tire parti des ressources de la mécanique, mais n'a pas été aussi commentée qu'une autre mobilisant les concepts de la thermodynamique et qui fut proposée par Fisher lui-même, ce qui explique sa plus grande notoriété¹⁷⁰¹. Pour la découvrir, il convient tout d'abord d'interroger ce que Gayon appelle le « profil épistémologique » du théorème pour reconnaître d'une part qu'il « n'exprime rien d'autre qu'une vitesse¹⁷⁰² » puisqu'on peut l'écrire $dW/dt = \text{Var}(W)$ ¹⁷⁰³ avec Lewontin qui note cette conséquence remarquable de son analyse dimensionnelle : la *fitness* a pour unité t^{-1} , c'est donc une fréquence liée au taux de reproduction et de mortalité des individus par unité de temps, et dans les écrits de Fisher le temps de génération. En outre, la variance peut être

¹⁶⁹⁹ Fisher 1930, p. 44. On trouve en page 45 des éléments relatifs à la détermination du paramètre C .

¹⁷⁰⁰ Cf. Frank et Slatkin 1993, p. 93. Les deux auteurs décomposent le changement évolutif comme il suit : $\Delta \bar{W} = (\bar{W}'|E - \bar{W}|E) + (\bar{W}'|E' - \bar{W}'|E)$. Le symbole prime vient signifier le changement de la *fitness* ou de l'environnement, ce qui fait que seul le terme de gauche correspond à l'évolution de la *fitness* partielle due à l'action de la sélection dans un milieu inchangé. Leur présentation diffère de la partition effectuée par Fisher avec le terme D , ou encore de Price (1972, p. 129) qui écrit « $dM = \partial_{NS}M + \partial_{EC}M$ » où NS et EC désignent l'évolution de la *fitness* partielle due à la sélection et au changement de l'environnement. Quoi qu'il en soit, cette partition reste critiquable étant donné la manière dont Fisher obscurcit la définition de l'environnement en la redoublant. En effet, les premiers termes des formules avancées par Frank et Slatkin, mais aussi Price, signalent également un environnement (les allèles les uns vis-à-vis des autres) que l'on ne saurait figer, car sinon l'on viderait de sa substance ce que Fisher entendait maladroitement démontrer et que d'autres ont clarifié pour lui.

¹⁷⁰¹ Cette interprétation sera discutée en section 8.2.

¹⁷⁰² Cette citation et celle qui précède proviennent toutes deux de Gayon 1992, p. 351.

¹⁷⁰³ Où Var signifie la variance. Cf. Lewontin 1970, p. 8. C'est à cette même page que Lewontin effectue l'analyse dimensionnelle et le commentaire dont il est question dans le corps du texte.

dûment comprise comme un « potentiel de variation génétique en *fitness* » (Gayon 1992, p. 347). Résumons-nous. Nous avons d'un côté de l'égalité un terme désignant une vitesse et de l'autre un élément signifiant une sorte de potentiel qui peut justement générer cette vitesse. Ainsi, nous pouvons percevoir l'existence d'un rapport souterrain entre le théorème de Fisher et le lagrangien L , soit la différence entre l'énergie cinétique et l'énergie potentielle¹⁷⁰⁴, et subséquemment son intégrale par rapport au temps qui nous donne une grandeur physique : l'action S . À notre connaissance, Kimura fut le premier savant frappé par cet éclair de l'esprit lorsqu'il déclara que la sélection naturelle, formalisée par le théorème fondamental de Fisher, répondait à un envers du principe de moindre action¹⁷⁰⁵, puisqu'il affirme, non sans avoir quelque peu remanié le théorème, que « Le théorème ci-dessus est quelque peu analogue au principe de moindre action en physique et peut être appelé le principe du maximum dans la théorie génétique de la sélection naturelle¹⁷⁰⁶. » D'autres auteurs ont remarqué la pertinence du lagrangien et ses formes dérivées pour la biologie et la dynamique évolutionnaire en ce qu'elle est pilotée par le mécanisme darwinien¹⁷⁰⁷. Néanmoins, c'est James Crow, un collègue et ami de Kimura, qui développa le mieux cette intuition à propos de laquelle on pouvait déjà lire des commentaires dans le célèbre manuel de génétique des populations qu'ils ont écrit en commun¹⁷⁰⁸. S'appuyant sur les déductions d'un savant russe¹⁷⁰⁹ qui rapproche explicitement la vitesse du changement des fréquences alléliques et l'énergie cinétique, la variance en *fitness* et l'énergie potentielle, Crow s'enthousiasme pour un résultat qui lui semble « presque magique » et s'autorise une familiarité en altérant l'expression populaire anglaise qui signifie en avoir pour son argent (*bang for your buck*) : « L'évolution nous offre le meilleur gain de valeur adaptative (*the biggest fitness bang*) pour un modeste coût en variance (*for the*

¹⁷⁰⁴ Que l'on écrit $L=Ec-Ep$, ou encore $T-V$.

¹⁷⁰⁵ En effet, la minimisation de l'action ne renvoie qu'à la transformation de l'énergie cinétique en énergie potentielle, car elle est maximisée dans le sens inverse qui est celui qui nous intéresse ici.

¹⁷⁰⁶ Kimura 1958, p. 160. Cependant, il convient de noter que dans l'article de Kimura l'amélioration apportée par l'action de la sélection ne porte pas sur le malthusien, mais sur la constitution génétique de la population qu'il rapporte à la variance génétique additive V_g (Ibidem, p. 164).

¹⁷⁰⁷ Citons notamment Odum (1983a, p. 118) qui rapproche son principe du maximum que nous avons entrevu au chapitre VII de l'hamiltonien qui s'obtient en appliquant la transformée de Legendre au lagrangien. Quant à Garay (2003, p. 458), il tente de conceptualiser la dynamique de l'évolution en mobilisant le principe de moindre action, mais la donnée centrale est ici la *fitness* marginale. Enfin, Longo *et al.* (2013, § 21) reconnaissent que l'application du lagrangien au vivant semble tracer une piste de recherche prometteuse, mais ils ne discutent ni de son rapport à la *fitness*, ni de la littérature disponible à ce sujet.

¹⁷⁰⁸ « ...le principe du maximum affirme dans sa forme la plus basique que la sélection naturelle agit de manière à maximiser le taux d'augmentation de la *fitness* moyenne de la population. Énoncé plus explicitement : avec une quantité donnée de variance génétique dans un court intervalle de temps, les fréquences des gènes changent de telle sorte que l'augmentation de la *fitness* moyenne de la population est maximisée. » Crow et Kimura (1970, p. 230), voir également p. 232 sur cet équivalent au principe de moindre action.

¹⁷⁰⁹ Il s'agit d'un article de Svirezhev daté de 1972. Cet article ne sera pas cité en bibliographie car il n'existe qu'en russe et nous n'avons pas pu en obtenir une copie complète que nous aurions ensuite fait traduire.

variance buck)¹⁷¹⁰. » On peut certes se montrer dubitatif devant cette interprétation du théorème de Fisher avec Edwards (1994, p. 462), mais il n'empêche que cette exégèse selon un principe de maximisation de l'action évolutionnaire ne peut manquer de nous interpeller pour ce qu'elle implique à propos de la sélection naturelle : elle serait comparable à une force conservative et la variance en *fitness* à une énergie potentielle. Si la deuxième comparaison semble intuitive, la première ne manque pas d'attiser la suspicion quant à sa validité.

On peut toutefois avancer qu'il s'agit là d'un hapax herméneutique que les seules particularités du théorème de Fisher étaient en mesure de susciter, et qui ne nous dit pas grand-chose sur la sélection naturelle considérée d'un point de vue dynamique. Pour nous assurer de cela, il sera nécessaire d'interroger une autre équation représentant son mode d'action. Pour ce faire, nous choisissons de nous tourner vers les travaux de Wright, non seulement en raison de leur importance théorique, mais aussi pour son opposition doctrinale à l'encontre des thèses de Fisher¹⁷¹¹, ce qui l'incita notamment à proposer la formule suivante que nous allons expliciter : $\Delta q = \frac{q(1-q)}{2\bar{w}} \times (\partial\bar{w}/\partial q)$ ¹⁷¹². Le terme Δq renvoie au changement évolutionnaire ; $q(1-q)$ correspond à la diversité génétique, mais c'est également la variance (Edwards 2000, p. 69 ; Orr 2009, p. 532) ; $(\partial\bar{w})/\partial q$ traduit l'évolution de la *fitness* moyenne \bar{w} selon la fréquence de l'allèle q , et nous donne ainsi la direction dans laquelle évolue le système. Comme le théorème de Fisher, l'équation proposée par Wright est affligée de nombreuses restrictions¹⁷¹³, et pis, elle semble incapable de modéliser les interactions entre les gènes, ainsi que le niveau de consanguinité, ce qui est paradoxal vu qu'il s'agit de paramètres essentiels dans la dynamique de l'évolution promue par ce savant (Ewens 1989, p. 178). Toutefois, ce n'est pas spécialement l'équation de Wright qui a suscité de nombreux commentaires, mais bien la représentation de l'évolution qu'elle est censée étayer. Il s'agit des paysages adaptatifs qui apparaissent pour la première fois sous la forme d'un schéma ressemblant à une carte topographique fort simplifiée¹⁷¹⁴. Rappelons que l'image produite par Wright évoque inmanquablement un champ physique avec des lignes de champ et ses

¹⁷¹⁰ Cf. Crow 1991, p. 219 pour cette citation et Crow (2002, p. 1315) pour la précédente.

¹⁷¹¹ Il a par exemple affirmé que le théorème de Fisher manquait non seulement d'intégrer des facteurs décisifs pour capturer adéquatement la dynamique de l'évolution, mais encore qu'il « mesure à peine la *tendance* à l'augmentation de la *fitness* que l'on doit à la sélection. » Wright 1935a, p. 258.

¹⁷¹² E.g. Wright (1937, p. 307 et 310 ; 1941, p. 166), mais on pourrait aussi la construire à partir des équations présentes dans Wright 1935a. Pour une présentation aussi courte qu'accessible de cette équation, voir notamment Edwards (2000, p. 68) ou encore Orr (2009, p. 533), mais enfin Lande (1975, p. 317) pour y découvrir une variante qui s'applique à l'évolution phénotypique, ce qui a pour double bénéfice d'intégrer l'héritabilité et d'être applicable à des fossiles pour lesquels on ne dispose pas de données fiables sur leur pool allélique.

¹⁷¹³ Le lecteur pourra les découvrir en consultant notamment Edwards 2000, p. 70.

¹⁷¹⁴ Cf. Wright 1932, p. 358. Pour mémoire, nous les avons déjà discutés brièvement en section 6.1.3.2.

vecteurs, des équipotentiels et leurs scalaires. C'est plus particulièrement la représentation de la gravité instaurée par la relativité générale qui nous vient à l'esprit, soit un plan quadrillé qui se déforme comme un tissu, présentant des creux plus ou moins profonds là où se trouveraient des entités plus ou moins massives et capables d'attirer à elles les objets en hauteur. Mais ici, nous avons quelque peu compliqué la présentation de cette métaphore : un simple bassin dans lequel pourrait rouler une bille placée sur l'un de ses rebords suffit amplement. Toutefois, ce ne serait là que le négatif de ce qu'avait réellement en vue Wright, comme le précise pour nous Jean Gayon :

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". Du 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 trajectoire¹⁷¹⁵.

Cette appréciation est assez courante dans la littérature¹⁷¹⁶, mais outre le fait qu'il semble difficile de l'associer étroitement à l'équation proposée par son auteur¹⁷¹⁷, il faut mentionner qu'elle trahit quelque peu les intentions de Wright qui n'entendait pas convoquer de référence aux théories physiques lorsqu'il formula sa métaphore, et qu'elle s'oppose frontalement à sa manière de concevoir l'évolution, que ce soit au niveau théorique par la valorisation de l'influence conjointe des mutations, migrations et de la dérive avec la théorie de l'équilibre changeant¹⁷¹⁸, ou sur le plan philosophique puisqu'il rejette le déterminisme. Quoi qu'il en soit, l'on percevra son affinité avec le théorème fondamental puisqu'une maximisation de la *fitness* implique dans les deux cas une diminution de la diversité exhibée par une population, ce qui est un danger, car arrivée au sommet d'un pic, elle peut s'y retrouver bloquée et démunie si les conditions environnementales venaient à changer, ce qui arrivera fatalement¹⁷¹⁹. Certes, l'on peut douter de l'existence de ces pics¹⁷²⁰ ou considérer que la

¹⁷¹⁵ Gayon 1992, p. 361. Voir également Gayon (1989, p. 670 *sqq.*) pour de plus amples développements.

¹⁷¹⁶ Nous en voulons pour preuve la manière dont Maynard Smith (1998, p. 7) introduit l'évolution dans son célèbre manuel de génétique : « La sélection naturelle est un processus analogue à l'escalade, dans lequel les meilleurs phénotypes sont atteints par une série d'étapes, chaque étape menant à un type plus adapté que le précédent. [...] Elle ne saurait fonctionner s'il n'y a pas de pic à gravir, c'est-à-dire s'il n'y a pas de série de marches intermédiaires menant à un sommet. » Voir aussi Ao (2005, p. 13-14) pour une interprétation de la fonction de Wright comme l'expression d'un potentiel semblable à ceux que l'on trouve en physique.

¹⁷¹⁷ Cf. Edwards (2000, p. 68-69) qui démontre que cette équation ne peut être confondue avec une fonction décrivant un potentiel, mais cela n'affecte pas la topologie des paysages qui reste critiquable pour d'autres motifs.

¹⁷¹⁸ *Shifting balance* en anglais. Pour une critique de la théorie, voir Coyne *et al.* 1997 ; Coyne *et al.* 2000.

¹⁷¹⁹ À ce propos, voir tout spécialement Wright 1935a, p. 263 ; Gayon et Montévil 2017, p. 315.

¹⁷²⁰ Voir par exemple les critiques exprimées par Fisher 1941 et Moran 1964.

métaphore des paysages adaptatifs n'a de sens que dans le cadre d'une conception accueillant une coalition de forces et qui se distingue par là même de celle qu'a promue Fisher¹⁷²¹, mais il demeure fascinant que la sélection naturelle, étudiée sous une forme dépouillée compte tenu des restrictions imposées par les formules que ces deux auteurs ont proposées, présente toujours la même signification dynamique : elle convertit une quantité de variation, mesurée par la variance de la *fitness* ou un autre indicateur de la diversité, en une augmentation de la *fitness* moyenne qui s'effectue selon une vitesse optimale. Ce résultat appelle quelques commentaires que nous allons présenter. Premièrement, il accrédite le bien-fondé de l'interprétation mécaniste. Deuxièmement, il résonne avec l'idée que la sélection naturelle entretient un rapport non trivial avec le rythme de l'évolution comme dimension fondamentale de sa dynamique, ce que nous considérons à de nombreuses reprises et récemment en section 7.3. Cela étant dit, on peut se demander en quoi ce mode d'action est spécifique de la sélection, car après tout, il est concevable que la dérive produise les mêmes effets en reconfigurant par hasard la constitution d'une population, et ce en l'espace d'une génération. Cette dernière remarque, ainsi que les objectifs généraux de ce chapitre, nous conduit à l'examiner en tant que force de l'évolution.

8.1.1.3. Une force incertaine : la dérive

Nous avons déjà eu l'occasion d'étudier la dérive à deux reprises. En section 2.3.1.3, nous la caractérisions comme un récipiendaire des multiples formes d'un hasard dont nous rejetons l'objectivation. Avec Huneman, nous en présentions deux variétés pour les opposer à la prédictibilité de la sélection naturelle (cf. section 5.4). Il nous faut maintenant en reprendre l'analyse pour juger si elle est digne de recevoir le qualificatif de force. Ces dimensions de la dérive sont déjà présentes en substance chez ceux qui élaborèrent les premières études à son

¹⁷²¹ Selon Wade et Goodnight (1998, p. 1538), la conception de Wright (e.g. 1982) s'applique davantage à des environnements changeants comme à la spéciation, vu que celle-ci est toujours favorisée par les forces de dispersion qu'intègre et promeut la théorie de l'équilibre changeant (e.g. dérive, migration), tandis que la topique de Fisher s'accorde préférentiellement à des environnements stables ou peu changeants dans lesquels on tente de « raffiner » des adaptations existantes comme l'illustre la métaphore du microscope employée par le généticien britannique : une bonne mise au point s'obtient mieux par de petits changements successifs qu'en effectuant de grands mouvements avec les vis macrométriques (cf. Fisher 1930, p. 40 ; Wade et Goodnight 1998, p. 1541). Elles présentent donc chacune des avantages en fonction du taux de changement dans l'environnement soit, dans la terminologie de cet essai, la valeur du couplage entre ce taux et celui d'une population. Sur les conceptions de Wright et sa personne, voir Crow 1988, et sur leurs différences avec celles de Fisher, voir Provine 1985 ; 1986.

sujet¹⁷²², mais Darwin (1859, p. 81) reconnaissait l'existence d'une forme de polymorphisme annonçant le neutralisme des auteurs du XX^e siècle. Toutefois, c'est bien Sewall Wright qui la baptisa et l'a présentée implicitement comme une force dans la mesure où elle produit un mouvement : elle accélère même l'évolution dans certaines conditions, et si l'on considère qu'elle s'oppose à la sélection en permettant aux espèces coincées sur un pic d'échapper à la réclusion adaptative, sa qualification dynamique n'en est que plus légitime puisque seule une force peut s'opposer à une autre force¹⁷²³. Néanmoins, elle n'est que rarement parée des attributs que l'on accole aux forces de l'ancienne mécanique et il est bien plus fréquent de la rapprocher des processus de la physique statistique, comme la diffusion des gaz (Ao 2005) ou encore le mouvement brownien (Pence 2015). Une autre manière de l'envisager en tant que force consiste à la saisir comme cause en souscrivant à une conception manipulationniste (e.g. Reisman et Forber 2005), pour ensuite amalgamer les causes et les forces. Si on peut la contrôler d'une quelconque manière, et ici en modifiant la taille des populations comme il nous est permis de le faire par l'évolution expérimentale (cf. 2.4.2.3), alors on peut la recevoir comme une authentique force. C'est une opinion discutable si l'on considère avec Huneman (2015b) « l'inscrutabilité métaphysique » de la dérive au niveau individuel, mais davantage son « opacité épistémique » au niveau populationnel qui lui confère une sorte d'intangibilité que l'on peut espérer dissiper en reconnaissant la « signature statistique de la dérive¹⁷²⁴ » qui dépend de la taille des populations. Néanmoins, on ne saurait chasser totalement cette opacité, mais seulement la réduire (Ibidem, p. 511 *sq.*), et vu qu'il n'existe pas en dehors des conditions expérimentales de critérium parfait pour affirmer sans risque de se tromper de sa présence à son absence en passant par son action plus ou moins grande, il semble raisonnable de lui dénier l'appellation de force, car une force dont on ne saurait dire avec certitude dans quelle mesure elle agit ne vaut guère mieux que les esprits d'Allan Kardec ou les influences subtiles qui remplissent le catalogue des pseudosciences.

¹⁷²² Il s'agit notamment de Brooks (1899) et Hagedoorn (cf. Hagedoorn et Hagedoorn 1921) si l'on en croit Dobzhansky (1937, p. 156) ou Gayon (1992, ch. IX). Popper (1978) reconnaît dans Wagner (1882) un précurseur de la dérive, puisqu'il a discuté de l'importance des petites populations isolées dans la dynamique évolutionnaire, mais encore de l'induction environnementale. Citons aussi Gulick (1905) pour ses travaux sur les caractères non adaptatifs de certains escargots et une proto-formulation de l'effet fondateur (cf. Wright 1932, p. 364 ; Beatty 1992, p. 274). Enfin, Yule (1924) a construit en suivant les considérations du botaniste John Christopher Willis un modèle d'évolution dans lequel les espèces apparaissent et disparaissent au hasard.

¹⁷²³ À notre connaissance, le terme apparaît pour la première fois chez Wright (1931, p. 106), mais son importance est exposée de manière plus franche dans cet article : Wright 1932, p. 360. Pour sa caractérisation implicite en tant que force parce qu'elle modifie les fréquences allélique et génotypique, et qu'elle peut accélérer l'évolution dans des petites populations avec une forte consanguinité, comme délivrer les prisonnières d'un pic afin qu'elles en gravissent un autre, voir Wright 1932, p. 360-362, 1935a, p. 265-266 ; Orr 2009, p. 535.

¹⁷²⁴ Cf. Huneman 2015b, p. 504. Voir tout particulièrement la figure 3.

Voilà donc une première critique portée à l'interprétation mécaniste de ce facteur pourtant bien réel. À cette dernière, on peut ajouter qu'elle n'est qu'un envers de la sélection naturelle, et même une « catégorie fourretout¹⁷²⁵ » dans laquelle on placera tout ce qui contrevient à la description usuelle des autres forces de l'évolution. Cependant, on notera que si l'hétérogénéité des processus qu'elle recouvre constituait un bon motif d'ostracisme, alors il faudrait également l'appliquer à la sélection et c'est pourquoi nous préférons envisager ici un angle d'attaque différent. Considérons avec Gayon et Montévil (2017, p. 306) dans quel cas il est loisible de parler de facteurs déterministiques, et par conséquent de forces :

...la notion de facteurs « déterministiques » en génétique des population est acceptable dans le sens où ces facteurs présentent un effet directionnel, et tendent à pousser les fréquences alléliques et génotypiques dans une direction particulière, à la hausse ou à la baisse. C'est le cas pour les mutations récurrentes, la sélection, la migration et les croisements non aléatoires.

D'où il vient que l'on doit s'interdire d'envisager la dérive comme une force puisqu'il lui manque la directionnalité distinguant aussi bien les forces de la physique que celles reconnues par les évolutionnistes. De fait, parler d'une force stochastique reviendrait à commettre un « oxymore¹⁷²⁶ ». Contre l'analogie avec les forces newtoniennes, Sober (1984, p. 116) fait valoir que « la dérive est une force présentant une magnitude, mais pas de direction », ce que l'on pourrait tempérer en lui attribuant un effet directionnel local qui se manifeste par la réduction de la diversité génétique¹⁷²⁷. Que faire ? Abandonner l'analogie avec les forces de but en blanc ou en exclure simplement la dérive sous prétexte qu'elle « n'a pas d'équivalent dans les axiomes de la théorie newtonienne¹⁷²⁸ » ; qu'elle en constitue le maillon faible ? Pourtant, à bien considérer les enseignements de la physique contemporaine, on y trouvera également une surprenante hétérogénéité avec des influences qui diffèrent selon des ordres de

¹⁷²⁵ Plutynski 2007, p. 165. Voir aussi Rosenberg (1994, p. 74) pour une considération similaire, ou encore Godfrey-Smith (2009, p. 60) qui la qualifie de « label informel ». En effet, nous disions dans les chapitres précédents qu'elle accueille aussi bien les accidents de l'histoire, de la mort individuel à l'extinction du groupe que l'on ne peut expliquer par la mauvaise constitution de ses membres, mais encore des processus génétiques, et enfin l'égalité des valeurs sélectives que l'on rapporte au neutralisme.

¹⁷²⁶ Pocheville 2011, p. 923. La contradiction n'est pas totale si l'on garde à l'esprit que la dérive est un terme parapluie en ce qu'elle mélange des phénomènes déterministes liés à des événements extrinsèques prédictibles comme le sont les accidents de l'histoire et d'autres probabilistes comme la dérive génétique en lien avec la taille des populations, mais il s'agit là d'une distinction imparfaitement dichotomique (cf. Bourrat 2015b, p. 47-48).

¹⁷²⁷ Sur ce sujet, voir Wright 1931, p. 111-112. Cependant, l'influence des forces sur la diversité dépend de l'échelle envisagée (cf. Conner et Hartl 2004, in Luque 2016c, p. 402). À l'échelle locale, c'est-à-dire à l'intérieur d'une sous-population, la dérive réduit la diversité, mais c'est le contraire à plus grande échelle et donc entre des sous-populations, et ce davantage pour des mutations dans un ordre aléatoire (cf. Mani et Clarke 1990). Dans le cas des migrations, on observe un effet inverse. Quant aux mutations et la sélection, les premières augmentent la diversité à quelque échelle que ce soit, bien que des exceptions soient concevables, et la dernière peut produire des résultats dans les deux sens aux deux échelles précédemment évoquées.

¹⁷²⁸ David et Samadi 2011, p. 32.

grandeur astronomiques par leur portée et leur intensité¹⁷²⁹, mais encore des phénomènes dont on doit admettre la stochasticité faute de mieux. Tout cela semble indiquer que l'on procède à un éclaircissement philosophique du concept de force.

8.1.1.4. Problèmes philosophiques relatifs à la définition d'une force et de sa mesure

Nous pourrions nous interroger sans cesse sur ce qu'est une force. Mais sans doute convient-il d'avorter dès maintenant cette tentative visant à clarifier le concept et sceller une fois pour toutes le fond de sa nature pour considérer avec Poincaré qu'il s'agit peut-être d'une « notion primitive, irréductible, indéfinissable¹⁷³⁰ », ce qui ne manquerait pas d'éreinter l'attrait de l'interprétation dynamique. Le concept étant ambigu, difficile à définir, on serait tenté de l'abandonner, comme Hertz en son temps¹⁷³¹, pour ramener tout à des quantités observables, telles que la masse et le mouvement, mais ce serait dénier le service épistémique qu'il nous rend en regroupant logiquement des phénomènes. C'est pourquoi il est préférable d'adopter une forme de pragmatisme en suivant cette recommandation de Poincaré :

Ce qui importe, ce n'est pas de savoir ce que c'est que la force, c'est de savoir la mesurer. Tout ce qui ne nous apprend pas à la mesurer est aussi inutile au mécanicien, que l'est, par exemple, la notion subjective de chaud et de froid au physicien qui étudie la chaleur¹⁷³².

Cette proposition a trouvé un écho chez les évolutionnistes qui associent strictement la force, ses effets, et donc sa mesure. Nous en voulons pour preuve cette remarque de Sober (1984, p. 31) : « Toutes les causes possibles de l'évolution peuvent être caractérisées par leurs 'effets de biais'. » Ou encore cette considération que nous tenons de David et Samadi (2011, p. 32) :

La définition de la valeur sélective est, comme dans le cas de la force, implicite : c'est la mesure qui prédit la propagation ou la régression d'un type d'individus dans une population, comme la force est la mesure qui prédit les mouvements d'un objet.

Enfin, Stephens (2004, p. 553) semble affirmer que la mesure permet de résoudre le problème que pose la conjugaison des sources de la *fitness* :

¹⁷²⁹ Les différences de magnitude entre les interactions fondamentales sont les suivantes : la force forte est 100 fois plus grande que l'électromagnétisme, 100.000 fois supérieure à l'interaction faible, et enfin 10^{38} fois supérieure à la gravitation. Pour ce qui est de leurs portées, elle est vraisemblablement infinie pour la gravitation et l'électromagnétisme, mais limitée à 10^{-15} mètres pour l'interaction forte et 10^{-17} mètres pour la seconde.

¹⁷³⁰ « L'idée de force est une notion primitive, irréductible, indéfinissable ; nous savons tous ce que c'est, nous en avons tous l'intuition directe. » Poincaré 1902, p. 129.

¹⁷³¹ Cf. Vorms 2009, p. 138 *sq.*

¹⁷³² Poincaré 1902, p. 129.

Matthen et Ariew (2002, 67) se demandent « Comment ces composants de la fitness s'additionnent-ils ? » comme s'il n'y avait pas de réponse à cela. En fait, c'est par l'observation empirique que l'on détermine comment ces composants « s'additionnent ».

Si la première citation de Sober nous semble refléter celle de Poincaré, les deux dernières déclarations, quant à elles, nous interpellent en ce qu'elles éludent les difficultés redoutables que pose le concept de *fitness* pour l'évaluation des forces évolutionnaires et pas simplement la sélection. Rappelons à l'encontre des premiers qu'il est nécessaire, comme l'atteste la littérature étudiée en section 5.4, de distinguer une *fitness* attendue de la *fitness* réalisée, mais encore ses formes relative et absolue ; et pour le second, qu'une telle observation se révélera insuffisante en tant qu'instrument prédictif si l'on considère la fluctuation corrélée des valeurs sélectives et de l'environnement, l'apparition de nouveaux caractères par les mutations, l'existence de compromis adaptatifs, etc. Finalement, nos précédentes remarques ne font que rappeler sous une forme déguisée ce que nous avons entrevu à différentes reprises : la contextualité de la sélection enracine son unité de mesure présomptive, à savoir la *fitness*, dans une conjoncture, ou, comme nous l'exprimions en partie II et plus récemment avec Frank et Slatkin, un référentiel dont il est toujours épineux de s'extraire. Ici, l'interprétation dynamique de la théorie de l'évolution peut encore nous servir puisque les physiciens ont été exposés à une même impasse : révéler l'action des forces par leurs effets nécessite d'établir un référentiel pour les mesurer. Les situations d'équilibre, et plus tard le principe d'inertie, première des lois du mouvement de Newton, nous permirent non pas d'expurger le caractère relatif de toute force agissante, mais d'arrimer celui-ci à une situation réelle ou idéale qui pouvait être à la fois traitée mathématiquement et généralisée. Cependant, il est possible que le cas de la physique ne soit pas si instructif, car notre exposé s'envasera tôt ou tard dans les mêmes apories philosophiques que l'on rencontra dans cette science : nous avons l'intuition que le problème de la force nécessite de résoudre séparément celui de l'inertie, alors que nous risquons de déchanter en écoutant le diagnostic d'un Mach (1883, p. 236-237) qui discernait dans la définition newtonienne de la force une tautologie, puisque l'inertie est effectivement contenue dans cette dernière¹⁷³³. Le savant allemand a peut-être raison, mais nous lui répondrons que ce n'est pas la même chose que de discourir en théorie sur l'inertie et de la définir en pratique, ce qu'il n'ignore pas, mais encore que l'inertie des évolutionnistes devrait être confrontée à celle de leurs confrères physiciens, car c'est l'un des mobiles de ce chapitre.

¹⁷³³ Au livre I des *Principia* (Newton 1687), on voit que la définition IV rapporte la force, ou *vis impressa*, au changement du corps qui la subit. Or, l'on ne peut penser cette variation sans présupposer un état de référence, et partant, une forme d'inertie.

8.1.2. De l'invariance en biologie : l'inertie et les situations d'équilibre

Hodge (1987, p. 248) refusait la comparaison entre la transformation des espèces et l'action successive de forces sur un corps, car le concept d'inertie fait défaut en biologie. Cette carence, nous l'avons ressentie à différentes reprises¹⁷³⁴, et symétriquement nous rencontrons ici et là des formules confuses qui pouvaient s'interpréter comme autant de candidats pour occuper cette place vacante dans l'organigramme de la théorie¹⁷³⁵. À dire vrai, il existe plutôt un polymorphisme de l'inertie en biologie, et de fait, cette science pâtit plus de ce manque d'unité que d'une véritable absence. Notre objectif est donc de révéler, si toutefois il existe, le dénominateur commun de ces formes d'inertie. Pour ce faire, nous entendons montrer que les biologistes portent une attention toute particulière aux situations d'équilibre et qu'elles entretiennent un rapport étroit avec la notion d'inertie. L'intérêt que nous avons signalé se manifeste dans les déclarations de nombreux auteurs¹⁷³⁶, mais nous aimerions nous concentrer spécialement sur celles de Haldane (1954) qui consacra à cette question un article au titre évocateur : « la statique de l'évolution¹⁷³⁷ ». Pour le généticien britannique, l'évolution est incontestablement un « processus dynamique », mais c'est « un processus inimaginablement lent », ce qu'il explique par l'« extrême faiblesse » des forces en présence ou le fait qu'elles « puissent être considérables, mais pratiquement à l'équilibre¹⁷³⁸. » Cette proposition résonne de manière éclatante avec une considération que nous avons exprimée à maintes reprises : le rythme de l'évolution doit se comprendre comme le résultat d'une conjonction particulière des forces évolutionnaires, mais aussi de la constitution des organismes.

¹⁷³⁴ C'était notamment le cas lorsque nous médions sur l'analogie proposée par David et Samadi entre la formule $dp/dt=p(w-\bar{w})/\bar{w}$ et le principe fondamental de la dynamique.

¹⁷³⁵ Récemment, il était question du paramètre C dans la deuxième version du théorème de Fisher.

¹⁷³⁶ Nous pensons notamment à Sober (1983). Il remarque dans une autre publication (Sober 1984, p. 141) que l'on construit des situations d'équilibre pour palier notre manque d'explication sur ce qui s'est produit dans le passé, ce que nous lierons au problème de la rétrodictibilité déjà évoqué dans cette thèse, mais également traité par Gayon et Montévil 2017. Citons également Godfrey-Smith (2009, p. 21) qui admet que l'évolution est un processus dominé par la figure du changement mais qui n'exclut pas son absence, et peut même l'expliquer par l'action de forces évolutionnaires comme la sélection, mais encore Gargaud et Lecointre (2013, p. 25) pour qui les sciences de l'évolution doivent expliquer l'absence de changement aussi bien que sa présence.

¹⁷³⁷ Nous l'avons découvert grâce à Gayon et Montévil (2017, p. 296-297) que nous tenons à remercier. Le lecteur trouvera aux pages indiquées une présentation synthétique de cet article et de l'intention de son auteur. Nous nous contenterons pour notre part d'en présenter ici un extrait qui a valeur de manifeste : « Dans le cadre de cet essai, je me propose de négliger l'évolution, comme il s'agit d'un processus inobservable dans le temps d'une vie, et considérer les processus qui l'amènent, à n'importe quel moment, dans une situation de quasi-équilibre. » Haldane 1954, p. 111.

¹⁷³⁸ Les précédents éléments entre guillemets proviennent tous de Haldane 1954, p. 109-110.

Venons-en à la question de l'inertie en biologie. La logique suivie dans ce chapitre pourrait suggérer que les homologues sont si profondes entre la physique et la biologie qu'elles en viennent à présenter l'isomorphisme suivant : les réflexions sur l'équilibre ont précédé, et même préparé, celles portant sur la notion d'inertie¹⁷³⁹. Pourtant, il n'en est rien et nous affirmons que la science du vivant a défini son objet à l'aide du concept d'inertie et qu'il a fallu l'essor de l'évolutionnisme et la physiologie pour que les méditations sur un analogue de l'équilibre s'y développent. Ce que nous affirmons sera d'autant plus manifeste après la courte histoire de ce concept et de son rapport à la pensée biologique que nous allons proposer. Une première définition de l'inerte, et indirectement de l'inertie, apparaît dans la *Physique* d'Aristote pour lequel « Tous les êtres naturels portent en eux-mêmes le principe de leur mouvement ou de leur repos [...] Il faut donc considérer la nature comme un principe et une cause de mouvement ou d'inertie¹⁷⁴⁰. » Par êtres naturels, il faut comprendre des entités qui ne sont pas les produits de la technique humaine. Ainsi, le prototype de l'inerte, de ce qui est incapable de produire par lui-même son propre mouvement, est incarné par la machine, comme l'affirme clairement Canguilhem dans cet extrait :

L'essentiel d'une machine c'est bien d'être une médiation ou, comme le disent les mécaniciens, un relais. Un mécanisme ne crée rien et c'est en quoi consiste son inertie (in-ars), mais il ne peut être construit que par l'art et c'est une ruse¹⁷⁴¹.

Cependant, il convient de remarquer que la définition aristotélicienne de l'inerte a été étendue des objets techniques aux entités naturelles non vivantes, tandis que la définition de son antonyme, l'animé, s'est symétriquement restreinte aux seuls êtres vivants, tant et si bien que l'on peut définir avec Kant le vivant par son antagonisme avec le concept d'inertie :

L'inertie de la matière ne signifie rien d'autre que son absence de vie, comme matière en tant que telle. La vie signifie le pouvoir d'une substance, de se déterminer à l'action à partir d'un principe intérieur à une substance finie se déterminant au changement, une substance matérielle se déterminant au mouvement ou au repos, comme changement de son état. Or, nous ne connaissons aucun autre principe intérieur d'une substance pour changer son état, que le désir, et en général pas d'autre activité interne que la pensée avec ce qui en dépend, le sentiment de plaisir et de peine, et l'appétit ou volonté. Mais ces principes de détermination et ces actions n'appartiennent pas aux déterminations de la matière comme matière. Donc la matière en tant que telle est sans vie. C'est ce

¹⁷³⁹ S'il est banal d'admettre que la mécanique a débuté par la statique, entendue comme une réflexion sur les conditions d'équilibre d'un corps soumis à des forces antagonistes, avec les travaux d'Archimède exposés dans *De l'équilibre des figures planes*, et bien plus tard ceux de Stévin (1586), cela ne signifie pas que l'on ne puisse trouver de prénotation de l'inertie avant l'avènement de la mécanique galiléenne et newtonienne au XVII^e siècle.

¹⁷⁴⁰ Nous citons ici la traduction de Jules Barthélémy-Saint-Hilaire, pages 39-40.

¹⁷⁴¹ Cf. Canguilhem (1962) dans la bibliographie. Il s'agit d'un extrait d'un texte intitulé « Aspects du vitalisme » qui a été originellement produit dans le cadre d'un cycle de cours donné au Collège de France en 1946-1947.

qu'annonce le principe d'inertie et rien d'autre. [...] Sur la loi d'inertie [...] repose entièrement la possibilité d'une science de la nature authentique¹⁷⁴².

Si l'on met de côté le caractère exceptionnel du vivant dans la précédente définition, on voit bien que le principe d'inertie revêt une importance capitale pour la formation du savoir scientifique puisqu'il permet de priver la matière de toute capacité à produire par elle-même, et non par l'entremise de causes extérieures, le « changement de son état¹⁷⁴³ ». Néanmoins, un corps en mouvement présente bien un changement de son état, et en l'occurrence de sa position. Conscient de ce problème et des difficultés posées par la définition aristotélicienne du mouvement, Galilée (1632) proposa de le penser comme relatif à celui d'autres objets, voire d'un observateur, ce que l'on traduit par l'idée de référentiel. Cette requalification du mouvement permit d'établir au rang de loi l'invariance de certaines quantités dans la nature et notamment la quantité de mouvement¹⁷⁴⁴. Après quoi, Newton précisera ce qu'il faut entendre par l'absence de changement, et donc l'inertie, en énonçant sa première loi du mouvement :

Tout corps persévère dans l'état de repos ou de mouvement uniforme en ligne droite dans lequel il se trouve, à moins que quelque force n'agisse sur lui, et ne le contraigne à changer d'état¹⁷⁴⁵.

À en croire les conceptions que nous venons d'exposer, la mise en évidence d'invariants constitue le soubassement ultime sur lequel la science moderne s'est élevée¹⁷⁴⁶. Parmi ces invariants se trouve le principe d'inertie auquel seuls les objets de la biologie semblaient pouvoir déroger. Néanmoins les idées de spontanéité, ou le sentiment intérieur de Lamarck, et encore le vitalisme, ne surent résister devant la progression des connaissances et l'application d'un strict déterminisme comme d'une explication mécaniste à ce domaine rebelle à l'empire du principe d'inertie. Ce changement de paradigme est tout à fait perceptible dans les écrits de Bernard (1865, p. 111) : « la matière vivante, pas plus que la matière brute, ne peut se donner l'activité et le mouvement par elle-même. » Certes, on peut toujours refuser la métaphore de

¹⁷⁴² Kant 1786, p. 131-132, voir aussi Kant 1790, § 73. Le lecteur intéressé pourra lire un commentaire de cette citation en consultant Huneman 2008a, p. 218-219.

¹⁷⁴³ En recevant cette acception, on peut discerner dans le concept spinoziste de *conatus* une notion parente de l'inertie (cf. Spinoza 1677, livre III, propositions IV et VI).

¹⁷⁴⁴ La conservation de la quantité de mouvement est discutée par Galilée (1638), quant à Descartes (1633, *Le Monde*, chapitre VII), il l'introduit comme l'une des premières « règles » ou lois de la nature instaurées par Dieu.

¹⁷⁴⁵ Newton 1687, livre I, première loi.

¹⁷⁴⁶ Contre cette appréciation emphatique, on pourra toujours considérer avec Mach (1883, p. 473) que « Toutes les idées de conservation ainsi que le concept de substance ont leur fondement véritable dans l'économie de la pensée. Une variation isolée, qui ne serait reliée à rien, sans point de comparaison fixe, est inconcevable et unimaginable. » Mais qu'on le suive ou que l'on considère avec Heidegger que la recherche d'invariants exprime un projet de la raison (Miquel 2006, p. 106-107), on sera forcé d'admettre sa centralité et sa fécondité dans beaucoup de domaines scientifiques (Gayon et Montévil 2017, p. 294), ainsi que le lien profond qui unit l'inertie et l'invariance sous translation temporelle des équations du mouvement (Longo et Montévil 2012a).

l'organisme-machine et souscrire à une conception agentielle du vivant¹⁷⁴⁷, mais il reste que d'un point de vue évolutif, il est plus raisonnable de considérer les populations et les clades comme les objets de forces qui les dépassent et les dirigent, quand bien même ils auraient en eux-mêmes un potentiel de variabilité que l'on s'autorise à décrire par ce même vocable. Il n'est donc point inepte d'appliquer, moyennant quelques précautions, l'inertie des physiciens au champ de l'évolution. Cela est d'autant plus avisé que l'on peut procéder à un jumelage entre la duplicité de l'inertie newtonienne, comme absence de mouvement et persévération du mouvement, et l'inertie évolutionnaire comme catégorie multiple dont Burt recommande le démantèlement afin qu'elle soit remplacée par la « stase évolutionnaire » et la « poussée évolutionnaire¹⁷⁴⁸ ». De cette prescription, nous tirons le premier volet de notre étude sur l'inertie évolutionnaire, puisque nous l'examinerons comme une résistance à laquelle nous opposerons la continuation du mouvement (section 8.1.2.1). Après quoi, nous profiterons du chevauchement conceptuel qui se dévoile en biologie entre les notions d'équilibre et d'inertie pour penser cet état comme le signe d'une absence de forces, mais encore le résultat de leur présence (cf. 8.1.2.2), nous dissociant en cela de l'usage qu'en font les physiciens.

8.1.2.1. L'inertie entre résistance au changement et persistance du mouvement

La dualité de l'inertie newtonienne devrait nous inciter à opposer la stase évolutionnaire et le mouvement évolutionnaire, si tant est qu'on puisse lui accorder une sorte d'uniformité. Mais à bien lire Isaac Newton, on découvrira que les corps tiennent en eux-mêmes une cause de leur inertie dont il nous faut dire quelques mots, quitte à ce que l'on abîme la dichotomie entre les appréciations cinématique et dynamique de l'inertie que nous nous donnions de suivre. En effet, la *vis insita*, ou encore la masse inertielle, explique tout à la fois la résistance d'une entité à un changement qui lui est imposé de l'extérieur que le fait qu'elle poursuive le

¹⁷⁴⁷ Pour une conception agentielle des organismes, voir par exemple Levins et Lewontin (1985), mais encore les conceptions de certains critiques de la synthèse moderne, dont des partisans de la troisième voie (cf. 6.2.2). Pour des éléments de critique de la métaphore organisme-machine, voir notamment les travaux de Nicholson 2018.

¹⁷⁴⁸ Cf. Burt 2001, p. 510, voir aussi les catégories dans le tableau page 515. Cependant, on ne pourra pas établir une correspondance parfaite entre les inerties de ces deux champs disciplinaires en suivant les propositions de Burt, puisqu'il inclut dans la « poussée évolutionnaire » une sorte « d'accélération évolutionnaire » intégrant notamment les radiations adaptatives et la multiplication des gènes égoïstes. Or, l'inertie newtonienne distingue catégoriquement le mouvement uniforme, que nous rapprochons de la poussée selon Burt, de l'accélération.

mouvement qui la caractérise¹⁷⁴⁹. Cette résistance, nous en avons déjà étudié des aspects en considérant les contraintes qui limitent les opportunités évolutives offertes à un type d'organisme donné¹⁷⁵⁰, mais encore le fait d'être généraliste d'un point de vue écologique. Aussi, nous notions aux chapitres VI et VII que la plasticité pouvait rendre compte d'une certaine forme d'inertie qui n'exclut pas l'apparition de modifications phénotypiques, alors même que l'environnement change. Cette propriété, nous l'associâmes à l'homéostasie génétique de Lerner (1954, p. 2) qui la définit précisément comme « la propriété d'une population d'équilibrer sa composition génétique et résister à des changements subis » et la rapproche du concept d'inertie génétique développé notamment par Darlington¹⁷⁵¹. Or, l'homéostasie génétique, nous le disions, s'applique à des populations mendéliennes qui pratiquent la reproduction sexuée, et l'on peut se demander dans quelle mesure celle-ci est à l'origine de l'autre forme d'inertie, c'est-à-dire la continuation d'un mouvement. Il ne fait nul doute que l'hérédité est le mécanisme par lequel se réalise l'invariance en biologie (cf. 4.2.3.1.1). Considérant cela et l'équilibre d'Hardy-Weinberg dont nous allons bientôt discuter, Gayon (1992, p. 303) fit ce commentaire fort instructif pour notre propos :

...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 devrait se maintenir une fois la cause de modification disparue.

Ici, il nous faut remarquer que si l'inertie des évolutionnistes est d'une certaine manière conservatrice comme l'est son homologue chez les physiciens, faisant que l'effet de la perturbation ne disparaît pas quand on retire la force qui l'a générée, elle s'écarte bien de celle-ci dans la mesure où il ne semble pas que le mouvement impulsé par une « circonstance quelconque » se prolonge indéfiniment dans la même direction, et cela explique qu'on ait souvent rapproché l'inertie en biologie des conceptions d'Aristote¹⁷⁵². Mais si l'on regarde le taux de recombinaison apporté par les mécanismes mis en jeu lors de la reproduction sexuée, ne peut-on point affirmer qu'une variété de mouvement évolutif persiste ? Il en va de

¹⁷⁴⁹ « La force qui réside dans la matière (*vis insita*) est le pouvoir qu'elle a de résister. C'est par cette force que tout corps persévère de lui-même dans son état actuel de repos ou de mouvement uniforme en ligne droite. » Newton 1687, livre I, définition III.

¹⁷⁵⁰ Cf. section 6.1.3.1. Rappelons qu'elles peuvent se rapporter au principe de corrélation (Simpson 1944, p. 257), comme des limites biomécaniques (Huxley 1942, p. 517), et qu'elles peuvent être de natures génétique et développementale (cf. Burt 2001, p. 513). Pour Ernst Mayr (1997b, p. 209-210), une stase ou encore un plan d'organisation dit gelé peut s'expliquer par une cohésion interne élevée et donc d'importantes contraintes.

¹⁷⁵¹ Cf. la dernière référence dans le corps du texte. Voir aussi Racovski (2018, p. 172) sur les thèses de Lerner.

¹⁷⁵² « Les changements dans une population sont directement motivés par des différences de *fitness*. Si ces différences cessent d'exister, les changements dans la population s'arrêtent immédiatement. En ce sens, la sélection en génétique des populations est plus proche d'une mécanique aristotélicienne mathématisée que de la mécanique classique. » Gayon et Montévil 2017, p. 321. Le lecteur pourra découvrir une considération similaire chez Edwards et Naeem 1993 ; Ao 2005 avec la « loi d'Aristote » ; Brandon 2006, p. 328.

même pour le taux de mutation si l'on considère qu'il est en partie inscrit dans le patrimoine génétique, avec des séquences plus susceptibles de varier que d'autres, les mécanismes mutateurs et les systèmes de réparation de l'ADN, la taille des génomes¹⁷⁵³, etc. Il faut donc considérer que l'inertie est présente de deux manières dans la constitution des organismes : par un jeu de contraintes structurales expliquant la résistance au changement évolutif, et par des spécificités qui, une fois qu'elles sont apparues, produisent en l'absence de bouleversements extérieurs de la variation selon un rythme quasi-continu. Cela dit, il reste délicat de séparer cette inertie de celle que nous qualifions de relationnelle (cf. section 7.3) en ce qu'elle résulte du couplage qui s'opère entre une population et son environnement. C'est tout à fait manifeste pour le taux de mutation¹⁷⁵⁴, l'évolutivité apportée par la reproduction sexuée, mais encore le concept d'homéostasie génétique (cf. Lerner 1954, p. 6).

Nous allons dorénavant reprendre notre étude de l'inertie comme poussée évolutive, mais à la différence de Burt, nous en excluons l'accélération évolutive et considérons seulement un analogue par le rythme de l'évolution du mouvement uniforme qu'envisage la mécanique. En cela, nous sommes légataire de la pensée de Simpson, car c'est par l'étude des taux d'évolution qu'il convient d'aborder la transformation des organismes. Pourtant, ce dernier n'a pas manqué d'exprimer ses réserves quant à l'utilisation des notions de force vive ou d'inertie en paléontologie¹⁷⁵⁵. Il est cependant prêt à reconnaître que l'orthogénèse de Wilhelm Haacke¹⁷⁵⁶, mais cela s'applique également aux théories de ses continuateurs plus ou moins orthodoxes¹⁷⁵⁷, constitue un cas d'évolution rectilinéaire, et même « un analogue de l'inertie » (Simpson 1944, p. 236). Nous avons déjà critiqué au

¹⁷⁵³ Cf. la loi de Drake (1991, p. 7163) qui postule une corrélation négative entre le taux de mutation par base et par cycle de réplication avec la taille des génomes. Voir Bradwell *et al.* (2013) pour une corroboration de cette loi et Lynch (2010) pour une critique de sa validité chez les multicellulaires. Si l'on prend en compte la taille des génomes, on découvre une faible variabilité du taux de mutation moyen de l'ordre de 0.03 par génome et par cycle de réplication. Chez les eucaryotes, ce taux atteint par génération des valeurs allant de 0.1 à 100.

¹⁷⁵⁴ Drake *et al.* (1998, p. 1680) affirment que le taux de mutation, qu'il soit faible ou élevé, est un produit de différentes forces, et en premier lieu de la sélection. À ce propos, Lynch (2010 ; 2016) soutient que la sélection est conservatrice dans la mesure où elle maintient souvent un taux de mutation bas, ce qui peut s'expliquer par l'adage selon lequel les mutations bénéfiques sont aussi difficiles à trouver qu'une « aiguille dans une botte de foin » (Dobzhansky 1962b, p. 138 et p. 288). Cette logique était celle de Fisher (1930, p. 40) avec sa courbe montrant une corrélation négative entre la magnitude du changement et la probabilité d'avoir un effet bénéfique.

¹⁷⁵⁵ « Il n'existe aucune probabilité théorique pour que le [mouvement évolutif] suive la première loi de Newton et aucun argument d'observation en faveur de l'hypothèse qu'il le fasse. » Simpson (1944, p. 235). Nous avons signalé dans une précédente note l'ambivalence de l'auteur à l'égard des références à la mécanique. Certes, il affirme qu'il ne s'agit là que d'une « métaphore imagée », mais il reste que tout son discours en est saturé, puisqu'il parle tantôt d'arrêt « par un obstacle externe » ; « de ces phénomènes de freinage » ; « de l'épuisement de l'énergie potentielle » (Ibidem, p. 235).

¹⁷⁵⁶ Rappelons que Wilhelm Haacke (1893) forgea le concept d'orthogénèse. Pour une introduction à la doctrine de cet auteur, voir par exemple Levit et Olsson 2006, p. 98-101, mais encore Gould 2002, chapitre V.

¹⁷⁵⁷ Nous comptons dans ce lignage intellectuel Eimer dont nous avons discuté les thèses au chapitre V, mais aussi Cope ; Hyatt ; Osborn ; Whitman, et même Croizat (cf. Grehan 1984).

chapitre VI la prédominance des facteurs internes que soutiennent ces « addicts de l'induction » (Ceccarelli, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 181). À leur décharge, il faut bien admettre que des contraintes peuvent canaliser un mouvement évolutif dans une direction. Néanmoins, il ne saurait perdurer sans le concours de la sélection, tant et si bien que les darwiniens, à l'instar de Simpson (1944, p. 236), ont préféré substituer l'orthosélection à l'orthogénèse pour élucider des *patterns* assimilables à du gradualisme phylétique¹⁷⁵⁸. Cette prédominance explicative du mécanisme darwinien est encore prégnante dans « les théorèmes sur l'inertie » qu'a énoncés Simpson (Ibidem, p. 276-277), mais l'on y trouve également une proposition qu'il nous semble utile de mentionner : l'inertie est un phénomène que l'on peut associer aux grandes populations. En effet, la taille des populations est inscrite dans l'énoncé du principe d'Hardy-Weinberg qui représente une loi de l'inertie que nous allons maintenant étudier.

8.1.2.2. L'inertie comme absence de forces et résultat de l'action d'une ou plusieurs forces

Le principe d'Hardy-Weinberg a été décrit de manière indépendante par un mathématicien (Hardy 1908) et un gynécologue (Weinberg 1908), mais l'on en découvrira une prénotion chez Yule¹⁷⁵⁹. Il postule qu'en l'absence de forces évolutives (mutation, migration, dérive, sélections naturelle et sexuelle, etc.) et pour des populations de taille infinie respectant certaines conditions¹⁷⁶⁰, les fréquences alléliques et génotypiques ne varient pas d'une génération à l'autre, de telle sorte que l'on peut pour un gène diallélique prédire la composition d'une population à l'aide de la formule : $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, où p et q sont des fréquences alléliques, p^2 et q^2 , les fréquences génotypiques des deux types d'homozygotes, et $2pq$, celle des hétérozygotes. L'équation précédente ne se vérifie que si l'on admet des conditions irréalistes qui rapprochent ce principe de l'inertie des physiciens, puisque dans un cas comme dans l'autre, la nature ne saurait nous montrer de populations de taille infinie habitant une sorte de tour d'ivoire où jamais aucune force ne les atteint, pas plus qu'elle ne nous donne de contempler des corps en mouvement rectiligne uniforme. Quoi qu'il en soit, cette loi eut pour mérite de soulager la jeune théorie darwinienne d'un problème qui la

¹⁷⁵⁸ Le lecteur découvrira quelques exemples en consultant le tableau présenté par Gingerich 1983b, p. 128.

¹⁷⁵⁹ Cf. Wright 1980, p. 827 ; 1982, p. 2.

¹⁷⁶⁰ Pas d'accouplement non aléatoire (hypothèse de panmixie), méiose non biaisée, pas de chevauchement des générations. Sur ses conditions d'application, voir Gayon 1992, p. 304.

rongeait¹⁷⁶¹, ce qui lui permit de se développer et d'offrir à la génétique des populations un équivalent à la première loi du mouvement. Voici d'ailleurs les déclarations de quelques savants établissant l'équilibre d'Hardy-Weinberg comme un analogue du principe d'inertie :

La situation "zéro force" est spécifiée par la loi d'Hardy-Weinberg [...]. Si aucune force de l'évolution n'agit, alors la fréquence des allèles [...] sera la même que celles des générations précédentes¹⁷⁶².

La loi de Hardy-Weinberg fournissait en réalité à la science causale de l'évolution quelque chose comme son principe d'inertie. [...] La loi de Hardy-Weinberg a donc bien les allures d'un principe d'inertie susceptible de fonder une mécanique de l'évolution¹⁷⁶³.

Pour la mécanique newtonienne, l'hypothèse nulle est le principe d'inertie. [...] Pour la théorie de l'évolution, c'est le principe de Hardy et Weinberg¹⁷⁶⁴ [...].

Méditons quelques instants sur le vocabulaire employé dans la dernière citation, puisqu'il est question d'hypothèse nulle, soit pour les statistiques l'hypothèse alternative à celle que l'on s'était donné de tester, et qui suppose que pour deux populations et un paramètre d'intérêt, il n'existe aucune relation entre les deux. Elle désigne donc une situation de référence, et pour notre discussion, une manière d'envisager l'évolution par défaut en l'absence de preuves quant à l'action de telle ou telle force évolutionnaire. Pour Burt (2001, p. 515), l'hypothèse d'Hardy-Weinberg est digne d'endosser ce rôle à l'échelle de la microévolution et, de manière équivalente, la stase évolutionnaire pour la macroévolution, car selon lui un modèle nul ne devrait pas inclure de changement¹⁷⁶⁵, ce que soutient également Luque (2016a). Contre ces auteurs, nous avancerons les positions de George Simpson (1953a, p. 331) qui envisage le changement évolutionnaire comme « la règle normale » ; « l'état de repos » ou le changement lent (bradytélie) « étant l'exception » car « une sorte de contrainte, ou de force, est requise pour qu'il se maintienne ». Dans ce même esprit, Brandon (2006, p. 325) argumente que la dérive doit être comprise comme une « position par défaut », ce qui est logique si l'on considère avec Huneman que les populations ont toujours une taille finie, faisant d'elle un processus inéluctable¹⁷⁶⁶. Brandon put développer sa position dans une publication avec Dan

¹⁷⁶¹ Nous faisons référence à la loi du retour et au concept d'hérédité ancestrale qui envisagent l'hérédité comme une force générant à l'instar d'un élastique une force de rappel, tirant les valeurs des caractères observables vers celles que présentaient les générations précédentes. Cette « loi » constitue l'un des points d'achoppement entre Darwin et Wallace à propos de la sélection artificielle, mais elle est prégnante dans la critique portée par Jenkins. Quant à l'hérédité ancestrale, elle vient de Galton. Sur ces questions, voir Gayon 1992, p. 98 et p. 303-304.

¹⁷⁶² Sober 1984, p. 31.

¹⁷⁶³ Gayon 1992, p. 303-304.

¹⁷⁶⁴ David et Samadi 2011, p. 29-30.

¹⁷⁶⁵ Cf. Burt 2001, p. 514. Toutefois, l'auteur nous semble ambigu dans la mesure où il parle tantôt d'absence de changement pour qualifier le modèle nul et la stase évolutionnaire, tantôt il signifie une absence de « force évolutionnaire résultante qui se traduirait par un changement ».

¹⁷⁶⁶ Cf. Huneman 2015a, section 2.3.2.2. On peut également accepter la dérive comme hypothèse nulle au niveau moléculaire avec Veuille (2000), et plus largement le changement, comme c'est le cas de David Hull qui a

McShea à l'occasion de laquelle ils formulèrent leur « théorie zéro force évolutionnaire » (ZEFL en anglais). Celle-ci prévoit que la dérive soit, pour ainsi dire, l'état normal des populations : « à la différence [de la première loi du mouvement de Newton], la ZEFL affirme que, dans l'évolution, on devrait s'attendre à du changement en l'absence de force. » (McShea et Brandon 2010, p. 6). Cependant, les auteurs incluent la variation dans leur hypothèse nulle et l'absence de « contraintes influençant la diversité et la complexité » avec pour conséquence que l'on doit observer une tendance moyenne à l'augmentation de ces deux paramètres dans l'évolution (Ibidem, p. 3). On ne sait trop quoi penser de leur théorie et d'ailleurs les auteurs sont dans le même embarras. Ils avouent qu'elle ne constitue pas une « nouvelle découverte » (Ibidem, p. 5) ; qu'elle a une « portée immense », mais « modeste », car il s'agit *in fine* de souligner l'incomplétude des explications sélectionnistes, et malgré cela ils ignorent si la ZEFL explique vraiment l'augmentation de la diversité et de la complexité, bien qu'elle le puisse, si tant est que l'on parvienne à estimer les magnitudes respectives de la sélection et de la dérive telle qu'ils l'ont définie (Ibidem, p. 133-134). Mais le peut-on vraiment avec une théorie dont l'opérationnalité n'est qu'à peine esquissée ? Leur conception de la dérive, qu'ils érigent en principe (Ibidem, p. 93), augmente toujours la diversité, ce qui est de leur propre aveu un résultat « paradoxal » dont ils rendent compte par la présence de contraintes (Ibidem, p. 104). Tout cela est étonnement confus. Non seulement ils incluent la variation et donc les mutations dans leur prétendue absence de force, mais ils négligent l'existence d'une inertie constitutionnelle vectrice de contraintes par le fait héréditaire qui est pourtant un axiome de la ZEFL. Or, les contraintes, mais aussi la sélection, font partie des mécanismes qui peuvent générer les tendances que leur théorie prédit (Ibidem, p. 4).

McShea et Brandon auraient dû se contenter d'affirmer l'impossibilité de la stase totale, et pas seulement morphologique, en invoquant l'inéliminabilité de la dérive et des mutations, ce qui fait d'elle une mauvaise hypothèse nulle, comme l'affirment Blomberg et Garland (2002, p. 900). Leur exposé se serait alors réduit à cette seule ligne dans laquelle on reconnaît le cachet de McShea : « la diversité est facile, mais la stase est difficile¹⁷⁶⁷. » Une autre raison expliquant que la stase ne puisse incarner une bonne position par défaut, tient en ceci qu'elle implique l'action de forces, et des facteurs intrinsèques liés à la constitution des organismes.

redéfinit les réplicateurs de sorte que l'on passe de cette première acception : « une entité qui transmet sa structure directement par la réplication » (Hull 1980, p. 318) à « une entité qui transmet sa structure largement intacte lors des réplication successives (Hull 1988, p. 408), ce que nous interprétons comme la transition d'une hypothèse nulle de type statique à une autre intégrant le changement.

¹⁷⁶⁷ McShea et Brandon 2010, p. 113. Nous disions dans le corps du texte que cette formule porte l'empreinte de McShea, car il déclara en substance que la complexité était difficile à obtenir, alors que la simplicité est dure à produire, et ce d'un point de vue développemental. Cf. McShea 2005, p. 155.

Blomberg et Garland évoquaient notamment une sélection puissante, et que l'on devine conservatrice, pour la produire. Ainsi, une variété d'inertie évolutionnaire, autrement dit de stase, peut être la conséquence d'une force, ce qu'il nous faut considérer. Toutefois, nous ne nous porterons pas d'emblée sur la version Gouldienne de ce concept, car nous souhaitons donner un éclairage à celles qui la précèdent. D'une certaine manière, la stase est présente dans l'œuvre darwinienne avec l'espèce F que montre l'unique diagramme de *L'Origine des espèces*, puisqu'elle ne varie pas¹⁷⁶⁸. La stase, ce sont aussi des espèces vivantes qui n'ont que peu divergé de leurs lointains ancêtres. Elles ont rendu perplexes les évolutionnistes et *gâté* les créationnistes¹⁷⁶⁹. Ces prétendus fossiles vivants sont appelés « espèces immortelles » par Simpson à la suite de Ruedemann. Il associe à ces cas « d'évolution arrêtée » (Simpson 1953a, p. 327) un rythme d'évolution lent (bradytélie), une forte valence écologique et donc une faible spécialisation, mais encore des facteurs extrinsèques qui se rapportent notamment à la stabilité de leur milieu de vie¹⁷⁷⁰. Venons-en maintenant à la stase selon Gould dont nous avons déjà examiné la théorie des équilibres ponctués à laquelle elle se rattache. Celle-ci peut endosser le rôle d'hypothèse nulle pour deux raisons. En premier lieu parce qu'elle évoque l'inertie par l'absence de changement, mais aussi parce que ses créateurs l'établissent comme un *pattern* dominant dans l'évolution eu égard à sa durée¹⁷⁷¹. Néanmoins, il est des raisons de douter qu'un tel état d'inertie existe dans la nature, ce que Gould (2002, p. 1073) reconnaît lui-même en admettant qu'il est faux de concevoir la stase comme une « stabilité de granite ». Mais comme cet état se définit par une constance des traits morpho-anatomiques qui n'exclut pas des variations au niveau moléculaire ou d'autres très légères au niveau anatomique, il nous paraît présenter suffisamment d'affinités avec le concept que nous interrogeons pour rechercher dans ses causes supposées quelques éléments pouvant enrichir notre conception de l'inertie évolutionnaire. Voici d'ailleurs la liste des causes de la stase avancées par Gould (2002, p. 1225 *sq.*) : la sélection stabilisante, la plasticité développementale et écologique, les contraintes développementales, la stratégie de migration, la nature des subdivisions dans les

¹⁷⁶⁸ Cf. Darwin 1859, chapitre IV, entre les pages 116 et 117. Voir aussi la page 551 de la cinquième édition de *L'Origine des espèces* (1869) où l'on peut lire une spéculation qui nous évoque les équilibres ponctués.

¹⁷⁶⁹ Voici quelques exemples depuis Losos *et al.* (2014, p. 247) : le sphénodon, les cycadophytes, les cafards, les limules. Pour une critique du concept d'espèces fossiles, voir cet article au titre évocateur : « Les fossiles vivants n'existent pas », et que l'on doit à De Ricqlès 1997.

¹⁷⁷⁰ Sur les espèces « mathusalems » et leurs caractéristiques, voir Simpson 1944, p. 214 *sqq.* et p. 225 ; Simpson 1949, p. 168 *sqq.* (où l'on peut lire l'expression entre guillemets) ; Simpson 1953a, p. 327 *sq.* Le lecteur pourra également découvrir des causes du « conservatisme évolutionnaire » chez Dobzhansky (1937, p. 283) : il s'agit de l'absence de défenses contre le danger ; une petite taille ; un cycle de vie court ; une grande fécondité.

¹⁷⁷¹ E.g. Gould et Eldredge 1993 ; Gould 2002. Bien qu'il existe des preuves de la réalité des équilibres ponctués, et donc de la stase, il faut aussi remarquer que certains exemples promus dans la littérature ne sont pas en réalité de bonnes illustrations de la théorie. C'est le cas des bryozoaires du genre *Metrarabdotos* (cf. Voje *et al.* 2020).

populations. Nous avons déjà discuté bon nombre de ces facteurs et choisissons ici de n'en commenter quelques-uns, mais pas selon l'ordre qui vient d'être exposé¹⁷⁷². Comme nous le notions avec Blomberg et Garland, c'est immédiatement une sélection naturelle conservatrice qui s'impose à l'esprit comme cause putative de la stase. Cette hypothèse séduisante, qui donne à la sélection normalisante ou stabilisante d'être un facteur d'inertie, a été privilégiée par de nombreux auteurs, dont certains précèdent Gould et Eldredge quand d'autres sont leurs contemporains¹⁷⁷³. Pourtant, quelques voix dissidentes remarquèrent qu'il est peu pertinent d'invoquer la sélection stabilisante si on doit la faire durer sur des millions d'années (Maynard Smith 1989, p. 242), alors que le cadre sélectif a peu de chances de rester inchangé. Cela fut également remarqué par Lieberman et Dudgeon (1996, p. 236) qui rejetèrent pour ce même motif la stabilité du réseau écologique et la sélection stabilisante comme explication principale de la stase, soit ce que nous reconnaissons comme une composante de l'inertie relationnelle au chapitre VII, pour privilégier un découpage des espèces en dèmes occupant différents écosystèmes et une absence de tendance résultante. Néanmoins, leur conclusion n'invalide pas la possibilité d'une stase locale dans de petites populations isolées. Cette courte étude nous aura permis de saisir qu'un état de stase, que nous comparions à l'inertie des physiciens d'un point de vue strictement cinématique, se rapproche davantage des situations d'équilibre pensées dans cette même discipline en ce qu'elles résultent souvent d'une anastomose de forces évolutionnaires, comme de nombreux auteurs l'ont considéré par le passé¹⁷⁷⁴. Dans cet ensemble, on compte un théoricien désormais oublié, le paléontologue autrichien Othenio Abel. Cherchant à établir une synthèse entre les travaux de Dollo sur l'irréversibilité de l'évolution, ceux de Rosa¹⁷⁷⁵, et plus largement des orthogénistes, il en vient à formuler sa loi d'inertie qui illustre la prégnance des références aux théories physiques de manière exemplaire. Selon lui, les organismes sont constamment soumis à différentes

¹⁷⁷² C'est le cas du lien entre plasticité et stase (cf. chapitres VI et VII). Ici, il convient de noter que dans la toute première publication sur les équilibres ponctués, Eldredge et Gould (1972, p. 114) en appellent à l'homéostasie génétique de Lerner pour rendre compte à la fois de la stase et de la difficulté à déclencher une spéciation. Toujours sur le lien entre plasticité et stase, le lecteur intéressé pourra également consulter Wake *et al.* (1983) que nous n'avons pas jusqu'alors convoqué dans notre exposé. En rapport avec les migrations, nous avons déjà noté à plusieurs reprises qu'elles pouvaient induire une sorte d'inertie par homogénéisation génétique (e.g. Wright 1931, p. 143). Il est pertinent de rappeler que ce mécanisme est aussi discuté par Mayr (1954) dans sa théorie des révolutions génétiques, ce que les concepteurs des équilibres ponctués ont également considéré (Eldredge et Gould 1972, p. 114), puisque l'homéostasie peut être surmontée dans des populations périphériques.

¹⁷⁷³ Cf. Haldane 1937a, p. 337 et 340 ; Lande 1975, p. 326 ; Lynch 1990 ; Kimura 1983, p. 327.

¹⁷⁷⁴ E.g. Sober (1984, p. 34) ; Haldane (1937a, p. 340 ; 1939) entre une mutation et sa contre-sélection ; Wright (1931, p. 158) qui conçoit « l'état d'équilibre » (*state of poise*) qui résulte d'influences antagonistes.

¹⁷⁷⁵ La loi de Rosa postule une connexion entre la réduction tendancielle de la variabilité et l'extinction. Elle a été énoncée par le paléontologue et spécialiste des invertébrés italien Daniele Rosa qui travailla notamment sur la réduction du nombre de segments thoraciques chez des trilobites de l'Ordovicien au Cambrien. Sur les travaux de Rosa, voir, outre l'article d'Abel dont il a été question, Depéret 1907, p. 244-245 ; Simpson 1944, p. 61-62.

forces auxquelles ils réagissent en évoluant dans la direction de moindre résistance (Abel 1932, p. 377). S'ils se montrent incapables de réagir aux changements de leur environnement, ou s'ils sont soumis à une sélection destructrice, et donc conservatrice, alors ils entreront dans un état d'inertie (Ibidem, p. 376). Nous n'interrogerons pas davantage les conceptions de cet auteur qui réclament une plus grande attention¹⁷⁷⁶, et nous nous en tiendrons à cette remarque conclusive : l'inertie des biologistes est bicéphale, avec une composante liée aux particularités d'une population considérée en elle-même et ce qu'elle transmet par l'hérédité, et une autre capturant le couplage dynamique entre une population et un environnement auquel nous associons l'intervention de la sélection. Dans notre terminologie, ces deux aspects s'appellent l'inertie constitutionnelle et l'inertie relationnelle. De toute évidence, ces deux catégories sont connectées et insuffisamment délimitées de sorte qu'elles ne peuvent pas encore nous servir d'un point de vue prédictif.

De ce qui précède, nous retenons que les discussions sur l'inertie requièrent que l'on pense la complémentarité entre un phénomène de dérive défini au sens large et la sélection, mais encore entre le mécanisme darwinien et le fait héréditaire. Cette dernière considération ne manque pas de nous remémorer les appréciations divergentes que nourrissaient Darwin et Weismann à propos des rôles respectifs de la sélection et de l'hérédité. Il y avait là toute la matière pour un formidable débat qui n'eut jamais lieu, mais nous comptons en dévoiler les tenants et aboutissants avec Gayon qui a su mieux que tout autre en exposer les éléments-clés. Pour bien les appréhender, nous commenterons cette citation de Gayon (1992, p. 50-51) :

...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, « particulière ».

Contre cette appréciation, il faut garder en mémoire que la plupart des modèles inertiels que nous rencontrâmes n'accordaient pas à l'inertie les attributs d'une force¹⁷⁷⁷. Mais attardons-nous davantage sur ses qualifications. Gayon rejette qu'elle soit une force de fixité, ce qui nous semble raisonnable, car c'est là une formule qui évoque une sorte de verrouillage rigide,

¹⁷⁷⁶ Mais le lecteur pourra trouver quelques compléments en consultant Levit et Olsson 2006, p. 107-108.

¹⁷⁷⁷ Il en fut ainsi pour la théorie de Brandon et McShea, ou encore les interprétations de l'équilibre d'Hardy-Weinberg, ce que nous confirme Sober (1984, p. 35) : « Mais il est important de réaliser que dans la théorie évolutionniste moderne, le mendélisme constitue l'arrière-plan (*background*) à partir duquel les forces évolutionnaires sont décrites. [...] Il n'est pas lui-même traité comme une force. »

interdisant purement le changement, et de fait incompatible avec les données d'observation connues du temps de Darwin et à plus forte raison celles acquises par ses successeurs. De manière opposée, l'établir comme une force de fixation fonctionne puisqu'il s'agit d'une appellation moins stricte, plus permissive, et qu'elle porte l'idée selon laquelle les caractères peuvent être hiérarchisés selon leur plus ou moins grande stabilité¹⁷⁷⁸. Ici, l'analogie avec le principe d'inertie se délite en ce qu'il signifie une forme d'ignorance du passé d'un système, comme des valeurs que l'on peut associer à son mouvement, si tant est qu'il ne varie pas. Il y a donc lieu de s'écarter de la proposition de Gayon afin de préférer l'analogie avec la force vive, ou encore le théorème des forces vives¹⁷⁷⁹. En effet, la force vive, ou énergie cinétique, intègre la résistance au changement par la masse, ainsi que la magnitude du changement que présente le système par la vitesse élevée au carré. Quant au théorème des forces vives, non seulement il associe l'énergie cinétique et l'énergie potentielle, mais il implique une sorte d'équilibre comme peut l'être l'hérédité considérée dans son double rapport à la constitution des organismes et le cadre sélectif. Or, c'est sur l'interprétation dynamique de cet équilibre que Weismann et Darwin divergent. Pour le premier, la sélection naturelle est bien le timonier à la manœuvre lors des phases d'évolution directionnelle, mais c'est également une force de maintien¹⁷⁸⁰. Autrement dit, elle est investie d'une prérogative conservatoire comme nous le notions au chapitre V. Quant à Darwin, il semble confier à l'hérédité la mission de porter le poids de cette charge, comme le suggère Gayon (1992, p. 159) : « la sélection n'agit que de manière intermittente et l'hérédité conserve en gros les acquis de la sélection. [...] de manière générale, l'hérédité conserve. » Si Jean Gayon dit vrai, alors Darwin, en tant que promoteur constant d'une sélection omniprésente (cf. section 5.1) est incohérent. Une autre hypothèse est possible. La précédente remarque ne s'applique pas tant à la sélection de Darwin, mais bien l'après Darwin, et plus particulièrement sa réception par le philosophe français dont on se souviendra qu'une méditation sur le caractère particulière de l'hérédité darwinienne l'amena à

¹⁷⁷⁸ Cela a été remarqué par Darwin, et ce en lien avec l'ancienneté des caractères. À ce sujet, lire Hodge (1987, p. 248) ou notre critique de la loi d'additivité terminale en section 6.1.3.1, mais encore cette considération de Miquel (2008, p. 114) caractérisant l'hérédité comme une force proportionnelle à la durée de transmission.

¹⁷⁷⁹ Il n'est cependant pas évident de dire ce que Gayon avait en tête quand il parlait de forces vives. D'ailleurs, la traduction anglaise du passage que nous avons cité ne parle ni du théorème des forces vives, ni de l'énergie cinétique, mais d'une grandeur proche : l'impulsion (*momentum* en anglais, cf. Gayon 1998a, p. 49).

¹⁷⁸⁰ Nous paraphrasons Gayon (1992, p. 160) qui écrit à propos des « structures et des instincts » qu'elle « est à tout moment la force qui les maintient. » Toutefois, on peut aussi considérer avec Shanahan (2011) que le corpus darwinien nous donne d'interpréter l'inertie phylogénétique comme le résultat de la sélection naturelle entendue comme la « loi supérieure » (cf. 5.1.2) qui intègre et supervise les processus héréditaires.

déclarer que les variations en constituent la véritable cible¹⁷⁸¹. Quoi qu'il en soit, on peut admettre que la nature discrète des bases moléculaires de l'hérédité est au cœur de ce débat. Que l'on parle de gemmules avec Darwin, des déterminants de Weismann, ou encore de gènes pour les modernes, et l'on conviendra que l'hérédité conserve, mais aussi qu'elle mélange. Ce que nous affirmons à propos de l'inertie constitutionnelle se vérifie : la reproduction sexuée confère à la perpétuation du mouvement évolutionnaire une ambivalence fondamentale. Or, cette dualité entretient un lien étroit avec la théorie de la dégénérescence de Weismann dont on se souviendra qu'il l'appelle panmixie (cf. 4.2.3.1.2). Un choix de mot étrange dont Gayon (1992, p. 158) n'a pas manqué de commenter la signification – c'est le croisement de tous avec tous –, comme de saisir son rapport à un affaiblissement, si ce n'est une « suspension » de la sélection. C'est ici que l'on peut élucider la divergence entre ces deux savants : pour Darwin, la dégénérescence comme réduction ou perte de caractère survient sous l'impulsion de la sélection, tandis qu'elle résulte chez Weismann de la conjonction entre deux ordres de phénomènes, avec d'un côté un mécanisme (la reproduction sexuée) qui peut à tout moment la déclencher en défaisant des associations entre particules héréditaires, et de l'autre côté un étiolement de l'emprise exercée par la sélection sur un caractère. Pour qu'il en soit ainsi, encore faut-il que la population présente une importante variabilité pour le trait qui s'apprête à décliner. De fait, la conception de Weismann nous invite à considérer l'état d'inertie comme le produit d'un potentiel de variation exprimé au niveau populationnel et la configuration d'un ensemble de forces sélectives réglée par la plus ou moins grande stabilité de l'environnement. La constance du cadre sélectif pour un phénotype engendre une sélection conservatrice, et dirions-nous normalisante, à même de produire la stase ou l'inertie selon le vocabulaire qu'on préférera employer. Cependant, l'atténuation ou l'abolition d'une pression de sélection ne saurait dévier à elle seule une population de la trajectoire évolutionnaire dans laquelle elle est engagée, si elle ne présente pas également de la variabilité pour ce caractère.

Ici, il y a lieu de remarquer que le débat Weismann-Darwin présente en germe les composantes-clés d'une grandeur essentielle de la théorie de l'évolution, à ceci près que l'on ne trouvera pas dans notre exposé des considérations sur la contribution de l'environnement dans l'expression d'un caractère héréditaire¹⁷⁸², mais uniquement relatives à son guidage évolutionnaire. Il s'agit de l'héritabilité que nous avons entraperçue en section 1.3.3.1 comme

¹⁷⁸¹ Cf. section 5.3. Cela dit, Gayon (Ibidem, p. 158-162) a bien mis en évidence l'ambiguïté de la doctrine darwinienne qu'il rapporte à son acceptation de l'hérédité de l'acquis et la loi d'usage, ce qui explique d'ailleurs que la conception de Weismann lui apparaisse plus « franche » (Ibidem, p. 161).

¹⁷⁸² Mais elles sont présentes chez Darwin avec la loi d'usage ou le rôle de la nutrition pour Weismann 1892.

une corrélation entre l'état d'une population d'une génération à l'autre et d'un environnement. À la lecture de Darrason, nous notons son caractère non explicatif d'un point de vue causal, mais encore que l'héritabilité semblât n'avoir de sens que localement. Cette notion est non seulement un ingrédient nécessaire pour définir, d'un double point de vue, à la fois quantitatif et qualitatif, la sélection naturelle¹⁷⁸³, mais c'est encore une grandeur capitale pour suivre la dynamique évolutionnaire¹⁷⁸⁴. En outre, elle incarne bien une quantification de l'inertie biologique en ceci qu'elle « peut être vue comme la force d'une 'mémoire' », puisqu'elle indique ce qui est retenu par une population d'une génération à l'autre¹⁷⁸⁵. Ainsi, elle permet « de quantifier la prédictibilité de transmettre un phénotype intéressant d'un point de vue biologique des parents à leur descendance. » Comme le rappelle l'auteur de cette dernière citation (Feldman 1992, p. 151), cette quantité apparaît distinctement chez Lush¹⁷⁸⁶ où elle désigne un rapport allant de zéro à un entre la variance génétique V_g au numérateur et la variance phénotypique V_p au dénominateur que l'on peut analyser comme la somme de la variance génétique et d'une variance environnementale (Ibidem, p. 152). Nous venons ainsi de présenter l'héritabilité au sens large H^2 , mais il en existe une autre version que l'on obtient en décomposant la variance génétique en trois éléments : la variance génétique additive V_a , la variance due aux effets de dominance V_d , et enfin celle qui se rapporte à l'épistasie V_i . En remplaçant la variance génétique par la variance génétique additive, on construit alors h^2 , soit l'héritabilité au sens étroit¹⁷⁸⁷. Cette dernière quantité est importante pour plusieurs raisons. Premièrement, elle est utile en tant qu'approximation satisfaisante de la variance génétique, et ce en dépit des critiques légitimes qu'elle put recevoir¹⁷⁸⁸. Deuxièmement, parce qu'elle spécifie un type d'inertie dans la mesure où une héritabilité forte est corrélée à la stabilité de

¹⁷⁸³ Voir la section 5.1.1, mais encore Losos *et al.* 2014, p. 248-249.

¹⁷⁸⁴ « [L'héritabilité] détermine dans quelle mesure [l'état] de la variation affectera la réponse de la sélection : si le trait est maigrement héritable, l'effet de la sélection après une génération sera atténuée, de telle sorte que l'orientation de la variation supplante le processus sélectif. Au contraire, si elle forte, alors la sélection pourra guider le processus ». Huneman, in Huneman et Walsh 2017, p. 96.

¹⁷⁸⁵ Cf. Huneman 2015a, section 2.1.1. C'est de cette référence dont provient la citation entre guillemets.

¹⁷⁸⁶ Lush (1937, p. 88) pour la 2nde édition que nous possédons, mais page 91 pour la 3^{ème} que cite Feldman 1992.

¹⁷⁸⁷ Ibidem, p. 154. Pour récapituler les différentes formules, on écrira $H^2 = V_g/V_p$, ou encore $H^2 = V_g/(V_g+V_p)$ pour l'héritabilité au sens large, et pour l'héritabilité au sens étroit : $H^2 = V_a/V_p$ avec $V_g = V_a+V_d+V_i$. Il faut noter que la présente notation diffère de Lush (1937, p. 87 *sqq.*) qui utilise σ^2 à la place de V , ainsi que les lettres H et G pour signifier respectivement la variance génétique et la variance génétique additive.

¹⁷⁸⁸ Outre celles que nous mentionnons avec Mme Darrason, il faut rappeler que ses modalités de mesure donnent des valeurs très différentes, qu'elle n'indique pas nécessairement le caractère héréditaire d'un phénotype comme c'est tantôt le cas quand elle prend une valeur nulle. Cela dit, de nombreux auteurs reconnaissent qu'elle capture assez bien la dynamique évolutionnaire, à l'exemple de Hill *et al.* 2008 ; Carré 2014, p. 100 ; ou encore Polderman *et al.* (2015) dans un article sur son applicabilité pour les études de jumeaux monozygotes. Enfin, notons que Crow admit sa pertinence dans l'une de ses dernières interventions faite le 3 novembre 2010 à l'Université du Wisconsin à Madison. Voici le lien de cette présentation :

<https://www.pbs.org/video/university-place-the-progress-of-genetics-from-the-1930s-to-today-ep-514/>

l'environnement¹⁷⁸⁹. Aussi, l'héritabilité étroite est liée à la nature particulière de l'hérédité et la reproduction sexuée par la variance génétique additive dont on se souviendra qu'elle était, en association avec la *fitness*, la grandeur centrale du théorème de Fisher. Ici, il faut remarquer qu'elle apparaît dans un autre modèle de la sélection que l'on doit à Lush. Nous parlons bien de l'équation de l'éleveur (*breeder's equation*) qui s'écrit $R=h^2S$ ¹⁷⁹⁰, où R désigne la réponse à la sélection et S le différentiel de sélection, soit la différence entre la valeur moyenne d'un trait dans la population sélectionnée et cette même valeur dans la population générale¹⁷⁹¹. On remarque sans peine que l'héritabilité module l'action de la sélection : si elle est égale à l'unité on obtiendra de la sélection la réponse maximale, mais si la variance environnementale est non nulle, alors celle-ci sera entravée à proportion de l'héritabilité étroite¹⁷⁹². Cette dernière considération nous donne de formuler un parallèle intéressant avec le théorème fondamental étant donné qu'une héritabilité égale à un recouvre une signification dynamique semblable à la fixation de l'environnement qui nous permettait de confondre la *fitness* totale avec la *fitness* partielle¹⁷⁹³. Or, nous disions que la variance chez Fisher commandait les taux d'évolution. Considérons à présent la situation avec une variance environnementale non nulle. La sélection va logiquement éroder la variance génétique additive de manière générale, mais encore celle liée à la *fitness* si tant est que le régime sélectif se maintient inchangé. Le taux d'évolution va s'effondrer, mais l'on observe que la diminution des différentes formes d'héritabilité – ce qui inclut l'héritabilité de la *fitness* – en ce qu'elles sont liées à la réduction de la variance additive, devraient atténuer davantage cet effondrement que ne le ferait la seule réduction de la variance¹⁷⁹⁴. Ainsi donc, il ne saurait y avoir de corrélation entre l'héritabilité et l'évolutivité en tant que capacité de réponse à la sélection de manière générale, comme le remarquent Hansen *et al.* (2011). D'un autre point de vue, l'évolutivité comme potentiel de recombinaison entre les parties est bien corrélée à l'héritabilité étroite, car cette forme d'évolutivité demande de la variance génétique additive

¹⁷⁸⁹ Voir par exemple Hansen *et al.* 2011, p. 261. Mais encore Lush (1937, p. 97) qui rappelle que dans des conditions d'élevage idéales, V_e approche de zéro, et par conséquent H^2 tend vers l'unité.

¹⁷⁹⁰ Nous redonnons l'écriture désormais traditionnelle de cette équation, mais le lecteur ne la trouvera pas sous cette forme chez Lush (1937, p. 161) qui n'utilise pas la lettre R .

¹⁷⁹¹ Sur le différentiel de sélection, voir l'exemple des cochons (Ibidem, p. 141).

¹⁷⁹² Lush (Ibidem, p. 143) considère le poids de la laine de mouton. Si l'agriculteur attend un gain de 2.86 livres, il l'obtiendra à condition que $h^2=1$, mais avec $h^2=0.5$, il n'aura que 1.43 livre supplémentaire.

¹⁷⁹³ Cf. section 8.1.1.2. Cependant, l'héritabilité prend plus en compte la composante spatiale de la variance environnementale, tandis que l'on considérerait surtout sa dimension temporelle avec Price, Frank et Slatkin, etc.

¹⁷⁹⁴ Cette considération nous a été inspirée par une remarque de Lush (1937, p. 146) : « Si héritabilité est faible le taux de progrès ne s'effondrera pas rapidement. Ce n'est pas souvent le cas, sauf lorsque la quantité de variance épistatique est importante, que le taux de progression diminue fortement après une génération ou deux. » À ce propos, Feldman (1992, p. 155) note que du fait de l'action de la sélection, h^2 ne saurait être constante. De manière plus significative d'un point de vue théorique, Walsh et Lynch (2018, p. 160) discernent dans la faible corrélation entre l'héritabilité et la *fitness* un corollaire du théorème fondamental.

pour fonctionner. Ces quelques remarques requièrent plus d'attention, mais il reste que nos dernières analyses nous renforcent dans notre hypothèse de travail : le rythme de l'évolution constitue la valeur-pivot autour de laquelle il convient d'ériger une dynamique prédictive. En outre, nos réflexions sur l'inertie nous ont fréquemment amené à la saisir comme le résultat d'un rapport de forces entendues au sens large, ce que nous allons davantage considérer dans la section suivante.

8.1.3. La force résultante et le problème de la composition des forces évolutionnaires

La question de la composition des forces et la thématique connexe de la force résultante se sont insinuées à différents moments de notre exposé. Au chapitre 3, nos réflexions sur l'émergentisme et la résultante en ont dessiné les contours, mettant à nu le caractère central de l'additivité. En section 5.4, nos développements sur la *fitness* nous obligèrent à la comprendre comme une grandeur composée. Enfin, nous affirmions à la fin de la section précédente que la conception dynamique de l'évolution imposait qu'on lui prête une attention particulière. À ce propos, les architectes de la Synthèse Moderne furent unanimes pour déclarer que l'évolution doit se comprendre comme le produit d'une assemblée d'influences¹⁷⁹⁵. La conception de Wright est habitée par cette conviction : « l'évolution dépend d'un certain équilibre (*balance*) entre ses différents facteurs¹⁷⁹⁶ ». Les mots employés sont loin d'être insignifiants. Quand le théoricien de la dérive déclare que l'évolution est une « résultante de second ordre¹⁷⁹⁷ », il fait *nolens volens* signe à la philosophie des sciences pour qu'elle s'empare de ce langage gorgé de sens. Sober (1984, p. 31) considère que la composition des forces revêt une importance décisive pour l'appréciation dynamique qu'il soutient, mais encore qu'avec une connaissance exhaustive « des valeurs de *fitness* et des autres forces évolutionnaires agissant sur une population, nous pourrions expliquer pourquoi elle a suivi la trajectoire évolutionnaire qui fut la sienne¹⁷⁹⁸. » Admettons que cela soit possible et que la nature n'ait « pas conspiré à notre rencontre, en nous empêchant d'accéder à certains paramètres nécessaires¹⁷⁹⁹ », il ne resterait

¹⁷⁹⁵ Nous pensons notamment à Dobzhansky 1937, p. 53-54, et 206. Aussi, il discute tout spécialement de l'équilibre (*balance*) entre les forces en page 280. Voir également Simpson 1944, p. 303.

¹⁷⁹⁶ Wright 1932, p. 365. Il faut noter que cet équilibre s'établit à différentes échelles. Sur la vie comme équilibre dynamique dans la doctrine de Wright, voir les commentaires de Miquel 1996, p. 240-241.

¹⁷⁹⁷ Wright 1935a, p. 258. Le premier ordre désigne les forces ou facteurs évolutionnaires.

¹⁷⁹⁸ Ibidem, p. 138.

¹⁷⁹⁹ Ibidem, p. 138. La conspiration dont il est question se rapporte au problème que pose la *fitness* réalisée comme indicateur de la véritable de la *fitness*.

plus qu'à combiner adroitement les différentes forces que Sober appelle des « lois-sources » pour modeler « une loi-conséquence » qu'il croit comparable au principe fondamental de la dynamique et la combinaison vectorielle qu'il implique¹⁸⁰⁰. Rappelons-le :

Les changements qui arrivent dans le mouvement sont proportionnels à la force motrice, et se font dans la ligne droite dans laquelle cette force a été imprimée. Si une force produit un mouvement quelconque, une force double de cette première produira un mouvement double, et une force triple un mouvement triple, soit qu'elle ait été imprimée en un seul coup, soit qu'elle l'ait été peu à peu et successivement, et ce mouvement, étant toujours déterminé du même côté que la force génératrice, sera ajouté au mouvement que le corps est supposé avoir déjà, s'il conspire avec lui ; ou en sera, retranché, s'il lui est contraire, ou bien sera retranché ou ajouté en partie, s'il lui est oblique ; et de ces deux mouvements il s'en formera un seul, dont la détermination sera composée des deux premières¹⁸⁰¹.

Bien que cet énoncé ne nous renseigne guère sur des forces particulières pouvant différer dans leur mode d'action et non dans la qualité de leurs effets, nous comprenons qu'il nous livre la forme générale de la composition des forces en mécanique classique. En somme, les forces peuvent ajouter ou retrancher au mouvement selon leur orientation – c'est la composition vectorielle que visualise le parallélogramme des forces –, la résultante peut ainsi être déduite de la direction comme de l'intensité des forces particulières qui s'appliquent sur le mobile considéré. En langage moderne, on écrira $\sum \vec{F} = m\vec{a}$. Pour le domaine qui nous concerne, la transposition de cette équation semble aisée, puisque des forces vont effectivement participer à l'accroissement de certaines fréquences alléliques et génotypiques, tandis que d'autres vont concourir à leur diminution. Il n'y aura pas de forces obliques dans notre analogie, mais qu'importe, puisqu'il existe des forces potentiellement contraires et dont l'intensité peut être connue par l'observation de leurs effets¹⁸⁰². Certes, nous devons encore intégrer le caractère probabiliste de certaines forces, mais nous serions en possession d'un modèle de prédictibilité dont l'énoncé résonne avec les descriptions usuelles de l'évolution par sélection. N'avons-nous pas parlé d'elle comme la force qui l'emporte (cf. 5.1), et admis qu'elle s'exprime après tant d'autres causes d'une variation qu'elle contrôle, ce qui justifie bien son titre de pouvoir dominant ? Quand on se souvient qu'elle agit par la vie et la mort d'une multitude engagée dans une lutte permanente, et qu'on se remémore cette fameuse métaphore darwinienne qui

¹⁸⁰⁰ Ibidem, p. 51 pour les considérations que nous venons d'exposer et les deux dernières citations.

¹⁸⁰¹ Newton 1687, p. 60.

¹⁸⁰² Pour la génétique des populations, les effets ne sont rien d'autres que les fréquences allélique et génotypique qui constituent « un espace paramétrique homogène » dans lequel on peut comparer l'influence des forces évolutives comme autant de « causes qualitativement hétérogènes » du changement. Nous empruntons le vocabulaire employé par Gayon (1992, p. 335) qui accorde à la génétique des populations le mérite suivant : elle nous donne « de réaliser des déductions *a priori* sur le poids de ces facteurs, et sur leur interaction. »

dépeint « la face de la nature¹⁸⁰³ » que « frappent mille coins tranchants », ne peut-on point confondre la sélection avec une loi qui compile des forces ? N'avons-nous pas en section 3.1 décrit la sélection naturelle et la *fitness* comme une propriété survenante, le produit d'une coalition de causes que l'on pourra qualifier d'émergent ou encore de résultant ? Rappelons, si besoin était, que Lewes considère la seconde loi comme le paradigme d'une résultante qui se signale par l'additivité des causes. Ainsi, l'on ne sera pas surpris que le mot resurgisse à la fin de cette déclaration de Gayon qui fait siens les propos de Sober :

Comme l'a très justement noté Elliott Sober, le principe de sélection naturelle a plutôt le statut de ce que les physiciens appellent une « loi-conséquence ». [...] La sélection naturelle n'a pas de « champ d'action », elle est toujours une force *résultante*¹⁸⁰⁴.

Mais ici deux questions s'imposent, dont voici la première. Est-ce bien judicieux de prêter à la sélection naturelle l'additivité qui distingue la loi-conséquence des physiciens ? Il y a certes des arguments en faveur d'une réponse positive, mais également pour la négation, et nous ne saurions trancher en l'état cette question¹⁸⁰⁵. C'est pourquoi nous allons nous porter sur la seconde. Sommes-nous en droit d'identifier la sélection à la force résultante, alors que dans le catalogue des forces évolutionnaires (mutation, migration, dérive, etc.) se trouve également la sélection ? Si l'on reprend la terminologie adoptée par Sober et Gayon, on sera forcé d'admettre que la sélection est tantôt une loi-source, tantôt une loi-conséquence ; qu'on peut la saisir comme une force particulière ou la force résultante. Ce problème étant posé, il nous faut le résoudre, sans quoi nous serons incapable d'obtenir la loi de composition susceptible de parachever la dynamique évolutionnaire. Notre première option est d'admettre que la littérature tend à confondre la sélection avec la force résultante justement parce que les biologistes sont portés plus ou moins consciemment à voir en elle la force dominante et qu'il s'agit là d'une synecdoque aussi naturelle pour cette discipline que ne l'est l'habitus poussant les physiciens à placer la gravité au pôle des forces de la nature en haut duquel elle gouvernerait seule la marche des éléments. Cependant, la génétique des populations la traite davantage comme une loi-source dont les effets viennent se cumuler ou se soustraire à ceux d'autres influences. En effet, dans le cas élémentaire où seules deux forces sont présentes,

¹⁸⁰³ Nous faisons référence à la métaphore des *wedges*. Cf. Darwin 1859, p. 67, traduction personnelle.

¹⁸⁰⁴ Gayon 1992, p. 420. Voici d'ailleurs une autre déclaration qui signe la sympathie de Gayon à l'endroit de Sober et ses conceptions : « De même que le principe fondamental de la dynamique ($F = ma$), surplombe l'ensemble des phénomènes du mouvement dans la mécanique classique, sans se préoccuper de la nature des forces ni de la forme des masses auxquelles il s'applique, le principe de sélection naturelle surplombe l'ensemble de la dynamique de l'histoire de la vie. L'un et l'autre principes sont, comme disent les physiciens des 'lois conséquences'. » Gayon 2005a, p. 9-10 de la version consultable en ligne citée en bibliographie.

¹⁸⁰⁵ Pour l'additivité, nous ferions valoir sa cumulativité, et le fait qu'elle agit par des événements dénombrables, soit la vie et la mort des organismes. Contre l'additivité, nous invoquerions l'intrication des niveaux de sélection, les rétroactions qui s'établissent à l'intérieur des systèmes biologiques et en connexion avec leur environnement.

avec d'un côté la migration ou encore la mutation et de l'autre la sélection, la génétique des populations traite cette dernière avec les égards dus à un pouvoir dominant uniquement si les coefficients de sélection sont supérieurs aux taux de mutation et de migration. Ce faisant, elle prive la sélection de l'exceptionnalité que semblait lui conférer le texte darwinien pour la ramener dans le concert des forces évolutionnaires où elle n'est plus qu'une voix parmi tant d'autres. En arrachant la sélection à cet état de grâce, il demeure possible de la combiner avec d'autres influences pour découvrir la véritable résultante qui n'est rien d'autre que l'évolution. Nous sommes désormais aux prises avec une série de difficultés remarquables, car les forces évolutionnaires se combinent selon une infinité de configurations qu'il serait préférable de subsumer au chausse-pied dans une équation ressemblant de quelque façon à la seconde loi.

Au début de la section 8.1.1.2, nous citons David et Samadi qui rapprochaient explicitement la sélection du principe fondamental de la dynamique, mais la comparaison s'arrêtait là, car elle était la seule force agissante dans leur analogie. Avec Price (1972b, p. 132-133), on peut également concevoir le théorème fondamental comme un rapport de force si l'on traite l'environnement en tant que tel dans son expression complète qui intègre le facteur D évoqué dans la section précédemment citée. Cette extension du théorème de Fisher ne peut incarner un véritable équivalent de la deuxième loi puisqu'elle restreint la sélection au niveau génique et qu'elle l'oppose de manière dichotomique à un environnement qui ne sait que la contrarier et ne peut de ce fait héberger de manière opératoire le reste des forces évolutionnaires capables de produire les mêmes effets si l'on s'en tient aux seuls changements de fréquence. Il faut donc porter ailleurs notre regard, mais pas si loin. En effet, ce même Price a produit une équation qui fournit « une justification formelle de la métaphore des 'forces'¹⁸⁰⁶ » en nous donnant de les fusionner comme de décomposer leur résultante, tant et si bien que Luque (2016b) la compare explicitement à la seconde loi de la dynamique. Voilà qui justifie qu'on l'étudie dans les lignes suivantes. Cette équation apparaît pour la première fois dans une version qui s'applique aux allèles (Price 1970, p. 520). Cet article sera suivi d'une publication dans laquelle elle fera l'objet de développements complémentaires, ainsi que d'une version à même de représenter la sélection multi-niveaux (Price 1972a, p. 485 *sqq.*). Voici son écriture la plus courante, ici donnée par Samir Okasha dans un ouvrage consacré à l'étude philosophique de la sélection multi-niveaux et dans lequel elle occupe une place centrale : $\bar{w}\Delta\bar{z} = \text{Cov}(w_i, z_i) + E(w_i, \Delta z_i)$ ¹⁸⁰⁷. Explicitons maintenant la signification de

¹⁸⁰⁶ Okasha 2006, p. 33. Voir aussi p. 28 sur la décomposition des forces et son soutien à la métaphore.

¹⁸⁰⁷ Avant de la disséquer, il nous faut remarquer que Robertson a proposé avant Price une équation fort similaire dans un article portant sur la sélection artificielle et plus précisément les gains que l'on peut obtenir d'un

ses membres. Pour ce faire, nous nous appuyerons sur les travaux d'Okasha (2006, p. 23 *sqq.*). Il faut noter que le terme \bar{w} est un facteur de normalisation, que le terme de gauche désigne la variation d'une génération à l'autre de la valeur moyenne d'un caractère z . Le terme central prétend mesurer l'intensité de la sélection par la covariance, et donc la force d'association entre des valeurs de z et des valeurs de *fitness*. Quant au terme de droite, il désigne un biais de transmission pondéré par la *fitness*, ce qui correspond à la possibilité que les enfants présentent des valeurs différentes que les parents pour le caractère z . Si le biais est nul, on retrouve l'état du caractère présent chez les parents à l'identique chez leurs enfants¹⁸⁰⁸. Cette présentation générale étant effectuée, nous pouvons dès lors considérer en quoi l'équation de Price peut tenir lieu d'analogie à la seconde loi. Premièrement, il faut noter avec Okasha (Ibidem, p. 38-39) que le terme de droite peut s'opposer à la direction impulsée par la sélection et qu'il peut incarner différents phénomènes d'intérêt évolutionnaire comme l'héritabilité, mais encore des forces de l'évolution (dérive, mutation). En outre, si l'on conçoit la sélection multi-niveaux en s'appuyant sur la métaphore d'un ensemble de forces antagonistes comme le font précisément de nombreux auteurs¹⁸⁰⁹, alors on pourra admettre que l'équation de Price, en ce qu'elle peut indiquer par la covariance la sélection au niveau considéré et par le terme de droite celle qui se produit au niveau inférieur, est un outil adapté pour la modéliser, comme le démontre Okasha dans son ouvrage.

Examinons à présent les critiques que l'on peut adresser à cette équation dont certains prétendent qu'elle puisse devenir le navire amiral de la dynamique évolutionnaire. Cependant, il est plus raisonnable d'affirmer qu'elle constitue « le début d'une algèbre de l'évolution » formalisant la pensée de Darwin et Wallace, comme le soutient Rice¹⁸¹⁰. Soit, mais il faut considérer qu'elle la dépasse, étant donné sa capacité à représenter des modes de transmission et des niveaux de sélection ignorés par ces deux auteurs. Cette polyvalence fut remarquée par Walsh et Lynch (2018, p. 145) qui soulignèrent son exactitude en tant que théorème formel,

abattage sélectif du bétail, de sorte que l'on peut parler de l'équation de Robertson-Price pour la qualifier (cf. Walsh et Lynch 2018, p. 145 ; Orr 2009, p. 534). En effet, l'article de Robertson (1966) présente une équation qui associe le « gain génétique » à la covariance entre un caractère et le taux de survie de ses porteurs.

¹⁸⁰⁸ C'est la conséquence du terme Δz_i qui effectue la différence entre la valeur z'_i du caractère chez les enfants et la valeur z_i de leurs géniteurs. Aussi, l'on peut multiplier ce différentiel par la *fitness* pour bien prendre en compte certaines valeurs extrêmes (et notamment nulles) dans le biais de transmission.

¹⁸⁰⁹ Nous pensons au modèle du tir à la corde de Reeve et Hölldobler (2007) qui décrit la dynamique de deux sélections superposées, intragroupe et intergroupe. Pour plus d'informations sur ce modèle, voir Martens 2012, p. 516 *sqq.* Aussi, nous citerions Wilson et Wilson (2007, p. 330) qui établissent un parallèle entre la seconde loi et la sélection multi-niveaux : « Le changement évolutif total dans une population peut être considéré comme un vecteur final produit de deux composantes vectorielles, la sélection intra- et intergroupes, qui pointent souvent dans des directions différentes. » D'autres références à la mécanique sont présentes en pages 330-331 et 335.

¹⁸¹⁰ Rice 2004, p. 3-4. C'est de là qu'est extraite la précédente citation.

ce à quoi souscrit également Okasha en la qualifiant de « tautologie mathématique¹⁸¹¹ ». Quoiqu'il en soit, l'équation de Price est capable de couvrir une vaste gamme de situations dont certaines ne sont pas prises en charge par le théorème fondamental, et de fait, on peut dire qu'elle est « plus fondamentale¹⁸¹² » que ce dernier. Néanmoins, on peut passer de l'une à l'autre en remplaçant z par w et en considérant un biais de transmission nul (cf. Martens 2012, p. 131). Ici, il faut remarquer que l'objet de la sélection dans le théorème fondamental est directement la *fitness* et qu'il modélise ce que Sober appelait la sélection-de (cf. 5.2), tandis que l'équation de Price semble davantage se porter sur la sélection-pour par l'entremise du trait z . Cela dit, on peut observer une covariance entre un caractère et la *fitness* en raison d'une sélection indirecte, ce qu'Okasha n'a pas manqué de relever¹⁸¹³. Mais ce n'est pas son unique limitation. Parce qu'elle admet la moyenne \bar{z} comme point focal, l'équation de Price risque de manquer les effets d'une sélection normalisante qui réduirait la variance tout en conservant inchangée la moyenne¹⁸¹⁴. De même, le théorème ne distingue pas de lui-même entre une évolution à l'arrêt ($\Delta\bar{z}=0$) et une sélection divergente dont les deux composantes directionnelles s'annulent, quoiqu'on puisse contourner cette difficulté en partitionnant la variance. Ce dernier problème semble indiquer que le théorème ne reconnaît pas *a priori* les cibles sur lesquelles s'exerce la sélection naturelle, pas plus que son mode s'il est autre que directionnel. Ces spécificités de la dynamique évolutionnaire doivent lui être imposées. Un autre angle mort de cette équation réside dans l'absence de paramètres relatifs à la taille et la densité des populations dont nous avons vu qu'elles étaient en mesure de contraindre cette dynamique et briser des tendances¹⁸¹⁵. De plus, la taille des populations module l'intensité de la dérive. Or, cette dernière n'apparaît pas clairement dans l'équation de Price, et il revient au lecteur le soin de la placer où lui conviendra¹⁸¹⁶, ce qui engendrera fatalement quelques

¹⁸¹¹ Okasha 2006, p. 24. De manière similaire, Huneman (2014, p. 170) affirme que les théorèmes de Price et Fisher expriment « de mêmes vérités analytiques », mais « de différentes manières ».

¹⁸¹² Orr 2009, p. 534. Pour lui, le théorème de Price est premier et Fisher second, c'est donc un cas spécial.

¹⁸¹³ Okasha (2006, p. 19) note que la covariance entre trait et la *fitness* est une condition nécessaire pour démontrer la réalité d'un processus sélectif à un niveau donné, mais que l'on peut avoir de la covariance pour d'autres raisons. Plus loin dans ce même ouvrage, il considère l'éventail des raisons pour lesquelles l'équation de Price n'indique pas la bonne causalité et notamment en cas de sélection indirecte du trait (Ibidem, p. 25 sq.). En outre, il admet son insuffisance pour discriminer les sous-produits d'une sélection agissant à un niveau donné (Ibidem, p. 98). Ce point résonne avec une remarque de Williams (1992, p. 38) pour qui la sélection produit de l'adaptation à un niveau sauf si elle est contrecarrée par d'autres processus, ou de la sélection à un autre niveau.

¹⁸¹⁴ Mais Okasha (2006, p. 25) démontre que l'on peut modifier l'équation pour triompher de cette difficulté.

¹⁸¹⁵ La question de l'extrapolation des tendances évolutionnaires nous oblige à commenter ici la myopie prédictive de cette équation. Pour prédire d'une génération à l'autre, il faut connaître la valeur z' du caractère chez les enfants ou l'estimer par avance, ce qui est problématique. Enfin, on sera forcé d'admettre soit la constance des valeurs sélectives, soit de les changer de manière *ad hoc* pour prédire au-delà d'une génération.

¹⁸¹⁶ Par exemple, Okasha (2006, p. 32) la place à gauche en ajoutant un terme pour distinguer la *fitness* attendue de la *fitness* réalisée, tandis que Price (1970, p. 520) la place à droite dans le biais de transmission. Outre l'artificialité de la solution d'Okasha, le lecteur pourra lui reprocher de n'avoir pas cité cette référence dans sa

ambiguïtés conceptuelles, mais encore pour le calcul. En conclusion, nous dirions que le théorème de Price présente autant de sources d'équivoques que de points aveugles. Ces faiblesses, conjuguées à celles que nous discutâmes, éreintent le crédit que l'on pouvait porter à l'interprétation dynamique de la théorie de l'évolution, mais au-delà de cela, elles livrent des arguments aux partisans d'une interprétation acausale, purement statistique, de l'évolution par sélection. Par conséquent, nous devons l'interroger.

8.2. Une théorie de l'évolution sans forces ? La thermodynamique et le statisticalisme

En section 2.3.1.3, nous citons Weldon affirmant de l'évolution qu'elle est un problème statistique, ce que de nombreux biologistes ont par la suite approuvé¹⁸¹⁷. Dans cette courte section, nous entendons exposer la prégnance des références à la physique statistique, et notamment la thermodynamique, dans le discours de certains théoriciens (cf. 8.2.1). Cela nous permettra d'introduire les conceptions de savants qui privilégient ce type de références et rejettent symétriquement celles de la mécanique classique. Nous remarquerons alors que ces mêmes personnes nourrissent une appréciation de l'évolution dans laquelle la sélection et la dérive sont forcloses en tant que forces, ou même de causes, du changement évolutionnaire. C'est là une position pour le moins hétérodoxe qu'il nous faudra circonvenir afin de percevoir ce qu'il y a de vicié dans l'interprétation dynamique, et ce qu'ils peuvent nous enseigner sur la théorie de l'évolution comme la physionomie de son pouvoir prédictif (cf. 8.2.2).

bibliographie, alors même que son ouvrage est en grande partie consacré à l'étude philosophique de l'équation de Price. À ce propos, il ne cite pas non plus les travaux de Robertson. Cela étant dit, il faut dire que l'héritabilité souffre d'une même ambiguïté en ce qu'elle amalgame des composantes (les variances environnementale et génétique additive) qui peuvent affecter les deux membres de l'équation selon le niveau de sélection considéré.

¹⁸¹⁷ Pour Wright (1931, p. 100), toute théorie de l'évolution doit être fondée sur les statistiques et le mendélisme. Quant à Dobzhansky (1937, p. 79), il fait écho à la proposition de Weldon en indiquant que l'action de la sélection est bien un problème statistique. Enfin, Williams (1966, p. 257) débordera ces positions modérées en soutenant que les statistiques sont de manière générale suffisantes pour décrire une population ; les nouveaux concepts n'étant à son avis que rarement nécessaires.

8.2.1. Influence des schèmes de la physique statistique et de la thermodynamique sur les conceptions des biologistes et théoriciens

À en croire Weber et Depew (1996, p. 29), c'est la jonction du mendélisme avec le darwinisme qui déclassa l'interprétation de l'évolution selon la dynamique newtonienne pour opérer un glissement vers une « dynamique boltzmanienne » plus apte à la représenter. Si l'on peut rejeter la réalité d'une transition aussi nette dans l'ordre des influences théoriques pour considérer l'existence d'un éclectisme des références, il reste que l'essor de la génétique a bien chassé l'individu du domaine central de l'ontologie biologique pour y installer les populations. Cela transparaît dans cette déclaration de Jacob (1970, p. 215) :

Pour [Darwin], comme pour Boltzmann et Gibbs, ce n'est pas sur des individus qu'agissent les lois de la nature, mais sur de grandes populations. Quelles que soient les irrégularités qui se manifestent dans le comportement de chaque unité, l'importance des nombres en jeu finit par imposer une régularité à l'ensemble.

Sur ce point, Jacob n'est pas un individu isolé, et compte de nombreux alliés de circonstance, à l'instar de Mary Williams. Celle-ci considère que la structure de la théorie de l'évolution est semblable aux théories physiques portant sur la cinétique des gaz, puisque dans les deux cas on observe que l'approche populationnelle, et de fait stochastique, prend le pas sur une perspective déterministe centrée sur les organismes individuels (cf. Williams 1973, p. 529). Cette philosophie scientifique animait également Fisher à propos duquel Gayon écrit ceci :

La physique culminait pour [Ronald A. Fisher] 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 avec ce nuage de gènes que constitue une population, mais nous pouvons en connaître avec une parfaite exactitude le résultat statistique¹⁸¹⁸.

Ainsi, les formulations convergentes entre la physique statistique et la biologie de l'évolution s'expliqueraient par une même contrainte, celle exercée par le grand nombre d'objets que manipulent ces deux disciplines, avec d'un côté des atomes ou des molécules, et de l'autre des individus et des populations. Quand Fisher reconnaît lors de son intervention à la prestigieuse *Croonian Lecture* que « le traitement d'une population de vitesses est plus significatif que le traitement d'une population de particules¹⁸¹⁹ », nous comprenons que cela se vérifie pour une collection de *fitness* dans un groupe d'organismes dont la variance représenterait l'élément

¹⁸¹⁸ Gayon 1992, p. 362.

¹⁸¹⁹ Fisher 1953. Nous empruntons sa traduction à Gayon (1992, p. 352) qui ne cite pas de page en particulier, mais l'extrait indiqué se trouve à la page 515 de la référence précédente.

significatif¹⁸²⁰. Mais ces parallélismes ne se limitent point à l'adoption d'une conception particulière de la science ou d'instruments mathématiques qui ne serait en définitive que la réaction idoine au règne des quantités avec lesquelles se doivent de composer les savants. En effet, ils s'accompagnent d'emprunts et de références interdisciplinaires, dont l'une d'entre elles mérite toute notre attention. Écoutons donc Fisher puisqu'il la formula :

On remarquera que le théorème fondamental démontré ci-dessus présente quelques ressemblances remarquables avec la seconde loi de la thermodynamique. L'une et l'autre sont des propriétés de populations, ou d'agrégats, vraies quelle que soit la nature qui les compose ; les deux sont des lois statistiques ; chacune nécessite l'augmentation constante d'une quantité mesurable, dans un cas l'entropie d'un système physique et dans l'autre la *fitness*, mesurée par m , d'une population biologique¹⁸²¹.

Pour Depew (2013, p. 127), Fisher n'avait nullement l'intention de « réduire la biologie à la physique », et désirait « rendre le darwinisme plus respectable qu'il ne l'était auparavant. » Mais quand on écoute la manière dont ce dernier affirme l'importance de la seconde loi de la thermodynamique qu'Eddington entendait promouvoir au premier rang des lois de la nature, et qu'il souhaite à son théorème un destin comparable en biologie (Fisher 1930, p. 36-37), on est tenté d'imaginer qu'il y a dans cette comparaison plus qu'un simple effet d'exposition. Certes, de nombreux auteurs ont commenté l'analogie que l'on peut établir entre la sélection et l'entropie¹⁸²², mais il y a selon nous une homologie profonde entre ces deux termes : la diversité commande le taux d'évolution des systèmes et lorsqu'elle est épuisée, l'évolution, qu'elle soit thermodynamique ou biologique, doit s'arrêter. Or, la diversité est une notion dépendante de l'échelle et nous avons l'intuition que cette considération se révélera cruciale pour appréhender la pensée des statisticiens (cf. 8.2.2), mais encore ses faiblesses (cf. 8.3).

8.2.2. La critique de la conception dynamique de l'évolution par les tenants du statisticalisme

Nous allons maintenant découvrir la doctrine des contempteurs de l'interprétation dynamique : le statisticalisme. Comme son nom l'indique, elle donne aux statistiques de supporter le poids des explications, mais encore des prédictions, que l'on produit avec les dispositifs conceptuels et calculatoires de la Synthèse Moderne. Aussi, et conformément à ce que nous avançons dans la section précédente, l'on ne sera pas surpris que ses adeptes manient et valorisent des références à la physique statistique pour défendre leurs positions. Ce

¹⁸²⁰ Nous tenons cette interprétation de David Depew 2013, p. 126-127.

¹⁸²¹ Fisher 1930, p. 36

¹⁸²² Nous pensons à Jacob (1970) qui connecte l'entropie, la sélection, à la question de l'irréversibilité du temps.

jumelage avec la thermodynamique serait même l'un des « piliers¹⁸²³ » du statisticalisme dont l'existence est précisément justifiée par les raisons que nous venons d'indiquer dans la section précédente. Pour Walsh *et al.* (2002, p. 462-464), le rapprochement avec la théorie des gaz se justifie par l'intérêt supérieur que l'on accorde à des propriétés « au niveau populationnel » et notamment des moyennes. Une opinion à laquelle souscrivent Matthen et Ariew (2002, p. 79-80) en déclarant qu'il « est utile de considérer des parallèles avec la thermodynamique. » En effet, ces fers de lance du statisticalisme considèrent que les propriétés-clés de cette discipline comme la température surviennent, elles sont donc multiréalisables, et qu'il en va de même pour la sélection naturelle et la *fitness*. Dans cette même veine, Walsh (2007, p. 285-288) a pris grand soin de défendre l'analogie entre l'entropie et la variance en *fitness* d'une tentative de dissociation de ces concepts par Bouchard et Rosenberg (2004). Ces derniers ne nient pas que l'entropie soit un concept émergent et donc irréductible, mais ils doutent que l'on puisse en dire autant d'une *fitness* que l'on peut déterminer par les « propriétés des composants d'un ensemble » comme le sont des organismes dans une population¹⁸²⁴.

Ainsi, l'étude des références à la thermodynamique nous a permis de fixer un invariant discursif qui signale l'appartenance au statisticalisme, mais elle a pour autre vertu de suggérer leur conviction quant au caractère irréductible, en lien avec la multiréalisabilité, des propriétés quantifiables que présentent les populations, qu'elles soient organiques ou chimiques. C'est un élément doctrinal sur lequel nous reviendrons, car il nous faut au préalable découvrir un autre point de ralliement pour les partisans du statisticalisme. Il s'agit du rejet constant et argumenté de l'interprétation dynamique dont nous allons maintenant témoigner. Considérant certaines des difficultés que nous rencontrâmes dans les sections précédentes, Matthen et Ariew (2002, p. 60) récusent l'appréciation dynamique en avançant que l'on ne peut définir en biologie une inertie pareille à celle que postule la physique newtonienne. À ce premier motif de rejet s'ajoute l'impossibilité d'additionner l'action des forces évolutionnaires, et plus particulièrement les valeurs de *fitness* en tant que mesure des forces sélectives (Ibidem, p. 68). Suivant cette opinion, il ne saurait exister en biologie d'équivalent à la seconde loi permettant d'articuler la diversité des processus autour d'une opération et d'une grandeur commune permettant d'établir de manière univoque le résultat de leurs actions conjuguées. Cependant, on pourrait presque croire que le problème de la composition des forces est pour ainsi dire

¹⁸²³ Walsh 2007, p. 285.

¹⁸²⁴ Cf. Bouchard et Rosenberg 2004, p. 704. Sur cette analogie, voir Desmond (2016, p. 155) qui considéra dans sa thèse que le fait que des phénomènes physiques soit non fondamentaux comme peut l'être l'entropie ne doit pas être utilisé comme un argument pour faire de la sélection un épiphénomène non causal.

secondaire, car on ne peut connaître leurs valeurs *a priori*, et tout particulièrement en ce qui concerne la *fitness* (cf. Matthen et Ariew 2009, p. 217). C'est une difficulté que nous avons considérée en de nombreuses occasions : l'analyse de la constitution des organismes et du barème sélectif imposé par l'environnement nous permettra de la surmonter partiellement en hiérarchisant par avance des valeurs sélectives, mais nous n'obtiendrons pas pour autant des valeurs précises, car il faut aussi intégrer de nombreux autres paramètres (e.g. la dérive au sens large), étant donné qu'ils affectent la *fitness* réalisée en tant qu'indicateur de la *fitness* attendue. Partant de là, ils considèrent que la métaphore des forces est fautive en raison de l'étroite interdépendance que présentent les forces évolutives (Ibidem, p. 218). Or, pour qu'il soit substantiel, le langage des forces requiert que « les magnitudes relatives des différents facteurs causaux puissent en principe être décomposées. » (Okasha 2006, p. 28). Pourtant, et contre l'avis d'Okasha, nous avons fait remarquer que la chose restait malaisée pour la sélection et la dérive, quand bien même on utiliserait une formule à même d'incarner la loi de composition, telle que l'équation de Price (cf. 8.1.3). Or, les statisticiens ne voient pas dans la dérive une force spéciale que l'on peut clairement distinguer des autres¹⁸²⁵. Mais ils ne sont pas les seuls. Peter Godfrey-Smith (2009, p. 60 *sq.*) avoue s'écarter de la position orthodoxe, celle qui sépare clairement la sélection de la dérive, en considérant cette dernière comme la conjonction de paramètres intrinsèques qu'il décrit par le terme *S*, et d'autres extrinsèques qu'il symbolise par la lettre *C* signifiant la continuité comme la stabilité de l'environnement. Il existerait donc en fonction des valeurs présentées par ces deux éléments un continuum allant d'une dérive forte à une dérive faible. Par conséquent, on ne peut jamais l'exclure. Clatterbuck *et al.* (2013) aboutirent à une conclusion similaire mais par d'autres chemins. En interrogeant la question du neutralisme qui n'est, rappelons-le, qu'une source de la dérive, ils conclurent à l'inexistence d'un critère parfait pour déterminer l'étendue de sa contribution dans la dynamique évolutive (Ibidem, p. 581). Même le rapport *Ns* qui est couramment utilisé à cet effet ne saurait convenir¹⁸²⁶, car il n'est qu'une « règle pratique » (*rule of thumb*), certes utile pour la modélisation, mais incapable de nous livrer des inférences causales sur un passé à propos duquel on ne peut établir « dans les faits » (*matter of fact*) si une force l'emporta sur l'autre. Malheureusement leur critique prudente de l'insuffisance du rapport *Ns*, comme de son caractère « arbitraire¹⁸²⁷ », est quelque peu renversée par un pessimisme épistémique à propos de ces deux forces et l'antiréalisme que laisse deviner le

¹⁸²⁵ À ce sujet, il convient de lire Sterpetti, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 52-55.

¹⁸²⁶ Le terme *N* désigne la taille de la population et *s* le coefficient de sélection. Si $Ns \gg 1$, alors la dérive devrait être négligeable par rapport à la sélection, mais l'inverse sera vrai pour $Ns \ll 1$.

¹⁸²⁷ Clatterbuck *et al.* 2013, p. 590-591 pour cette citation et les deux précédentes.

titre de leur article : « La sélection ne domine jamais la dérive, et vice et versa ». À notre sens, il s'agit d'une position inconciliable avec les pratiques et les objectifs en matière d'explication des évolutionnistes, mais encore ce que nous montre l'évolution en action, qu'elle se produise en grand dans la nature ou en petit dans un laboratoire.

Mais revenons aux statisticalistes. Ils ne limitent pas leur critique aux deux difficultés susmentionnées que l'on pourrait croire surmontables en reconceptualisant l'inertie ou en admettant que la loi de composition n'est pas, à la différence du principe fondamental, simplement additive. En effet, ils tentent de saper les fondations de l'analogie mécaniste en déclarant que des facteurs évolutionnaires tels que la « sélection et la dérive ne sont pas des forces agissant sur des populations¹⁸²⁸. » On peut tout de même leur accorder que la dérive dans sa composante intrinsèque (e.g. la méiose) n'est point comparable à ces « forces agissant de l'extérieur sur les populations¹⁸²⁹ » comme le sont leurs homologues en physique. Le cas de la sélection est plus délicat. Non seulement parce que notre représentation de son action est contaminée par la métaphore des forces – e.g. les *pressions* de sélection –, mais aussi parce que la distinction entre les organismes et leur environnement semble constitutive de la pensée biologique. Néanmoins, ces arguments ne sauraient ébranler la conviction des statisticalistes. Pour Matthen et Ariew (2009, p. 222), la sélection n'est pas une force, ce n'est qu'une « abstraction » ou une « vérité mathématique » qui s'applique à n'importe quel ensemble et ce quelle qu'en soit la nature. Par conséquent, elle « n'est même pas un phénomène biologique. » Même si nous avons admis que la sélection naturelle pouvait être plus large que la vie, en ce qu'elle s'applique à des programmes, des entités chimiques et d'autres non biologiques ou qu'elle s'entende comme un résumé de l'histoire et donc une abstraction, nous ne lui avons ni refusé d'incarner des processus concrets, ni d'être une cause. Telle n'est pas la position des statisticalistes. Leur sélection est un pur concept statistique, un fantôme dans la nature, mais bien présent dans l'appareil théorique où à défaut d'y posséder un pouvoir causal, elle tient tout de même un rôle explicatif. Notre métaphore exceptée, cette caractérisation est bien en phase avec ce qui passe pour les deux propositions fondamentales du statisticalisme :

S1. Les explications qui invoquent la sélection et la dérive ne citent que les propriétés statistiques des populations. S2. La sélection et la dérive ne sont pas des causes du changement à l'intérieur des populations ; ce ne sont que de simples effets statistiques¹⁸³⁰.

¹⁸²⁸ Walsh *et al.* 2002, p. 453. Voir également Matthen et Ariew 2002, p. 61.

¹⁸²⁹ Nous citons là Huneman (2013a, p. 605) qui donne raison aux statisticalistes sur ce point.

¹⁸³⁰ Walsh 2007, p. 283.

Ce rôle explicatif n'est pas surprenant si l'on se souvient de la critique de Matthen et Ariew (2002, p. 67-68) sur la nécessité de l'outil statistique pour pallier l'impossible mesure des valeurs de *fitness* et la combinaison de ses sources. Toujours est-il que le rapport entre les processus évolutionnaires, les statistiques ou encore les probabilités, avec la conception de la causalité défendue par les statisticalistes, demande des éclaircissements. Pour ce faire, nous commencerons par reproduire cette déclaration de Walsh *et al.* (2002, p. 453) qui nous semble capitale pour saisir le fond de leur pensée :

La sélection et la dérive [...] sont des propriétés statistiques résultant d'un assemblage d'événements 'épreuves' : naissances, décès et reproduction. Les seules forces véritables qui se produisent dans l'évolution sont celles qui se déroulent au niveau des individus (ou à niveau plus bas) et aucune d'entre elles (et aucun agrégat de celles-ci) ne peut être identifiée à la sélection ou à la dérive.

En lisant cela, on pourrait être tenté de croire avec Philippe Huneman que les statisticalistes nourrissent une sorte de monisme à propos de la causalité qui l'enracine à un niveau local¹⁸³¹. Cette conception est notamment soutenue à l'aide d'un argument dit de modularité (*sure thing principle*) de Pearl (2000). Il énonce en substance que :

...si à l'intérieur d'une population un processus augmente la probabilité d'un résultat, alors ce processus devrait avoir le même effet dans toutes les sous-populations pour être compté comme une authentique action causale¹⁸³².

Cependant Huneman (2013a, p. 611) note que l'adoption de ce principe impliquerait que l'on abandonne de nombreuses ressources explicatives en biologie de l'évolution, mais encore faut-il qu'il soit pertinent. Grant Ramsey (2013, p. 589) n'est pas de cet avis. Pour lui, la modification des valeurs de *fitness* que l'on obtient en changeant l'échelle de référence, ou encore le fait que la dérive puisse être forte dans une sous-population, mais faible dans la population générale, ne saurait porter de coup fatal à l'interprétation causale de la *fitness*, et partant de la sélection. De manière corollaire, on ne saurait extrapoler d'une échelle à une autre la magnitude de la sélection et de la dérive¹⁸³³. Autrement dit, ces forces dérogent d'une certaine façon à la linéarité et l'additivité, alors même que cette dernière opération est au cœur du modèle de loi de composition que nous livre la physique newtonienne. Pour Matthen et Ariew (2002), il n'est d'ailleurs pas davantage possible d'extrapoler le rôle du hasard, et donc de la dérive, d'une échelle à une autre, que de lui attribuer une contribution précise dans une séquence évolutionnaire. Comme bien souvent dans les écrits des statisticalistes, une réflexion

¹⁸³¹ Huneman 2013a, p. 607. Il faut alors référence à l'article de Matthen et Ariew (2009), mais sans indiquer de page. Selon nous, l'extrait-clé se trouve en page 213 où les auteurs affirment le caractère local de la relation causale et rejette comme contre-productives les références à la non-localité en physique quantique.

¹⁸³² Huneman 2013a, p. 610. Voir aussi Ramsey (2013, p. 589) pour une présentation à peu près identique.

¹⁸³³ Ramsey (2013, p. 598 *sq.*) rapporte cette limitation à la taille de la population, le niveau de sélection, etc.

sur le jeu de pile ou face vient soutenir leur argumentaire¹⁸³⁴. De manière plus prosaïque, ce changement d'échelle est en outre contrarié par le fait que l'on ne saurait parler de dérive au niveau individuel. Considérant la position éliminativiste de Rosenberg à propos d'une dérive qu'il conçoit comme le fruit de notre ignorance des causes (cf. 2.3.1.3), ils affirment ceci :

Il a raison pour ce qui est de la reconstruction historique des scénarios évolutifs.
Mais il a tort quand il parle de la *théorie de l'évolution* en ce qu'elle fait abstraction des causes individuelles¹⁸³⁵.

Leur raisonnement est sensé si l'on admet que la dérive n'existe pas à l'échelle individuelle étant donné qu'elle est, selon les appréciations que nous avons présentées en section 8.1.1.3, une « catégorie fourre-tout » ou un envers de nos attentes à propos de la sélection. Selon la première acception, on ne peut point opérer de changement d'échelle en raison de son hétérogénéité, tandis que la deuxième nous demande de considérer qu'elle est associée à une sélection dont l'action dépend justement de l'échelle envisagée. Cela dit, il semble difficile de nier la réalité de la sélection à l'échelle individuelle, à moins de considérer trivialement qu'un processus de tri s'effectue nécessairement entre au moins deux entités, ce qui irait dans le sens de leur argument puisque l'on rencontrerait alors un processus dont la mesure dépend de l'échelle, quoiqu'ils excluent qu'on puisse attribuer une dimension causale à ce type de phénomène¹⁸³⁶. Toutefois, c'est non seulement le texte darwinien qui nous invite à penser la sélection au niveau individuel, en ce qu'elle agit par la vie et la mort, mais encore les leurs, puisque d'après Walsh, Lewens et Ariew, le processus darwinien se rapporte aux « épreuves de la vie¹⁸³⁷ » qui incluent la naissance et la mort. On peut affirmer que tel organisme est mort par un prédateur ou encore des rigueurs d'un environnement contre lesquels il était démuni, tandis qu'un autre est né et a survécu parce que lui-même ou ses parents ne l'étaient pas.

La chose est évidente et sa conséquence l'est également : les statisticalistes sont forcés d'opérer un dédoublement de la *fitness* comme nous le découvrîmes plus tôt dans notre exposé¹⁸³⁸, mais en premier lieu de l'appliquer à la sélection :

¹⁸³⁴ Cf. Matthen et Ariew 2002, p. 64 ; Huneman 2013a, p. 494. Pour une illustration de l'importance didactique du jeter de pièces dans les écrits des statisticalistes, nous renvoyons le lecteur à Walsh *et al.* 2002, p. 454.

¹⁸³⁵ Matthen et Ariew 2002, p. 65. C'est d'ailleurs pour cette même raison que « les probabilités entrent en jeu » dans la théorie de l'évolution (Ibidem, p. 62).

¹⁸³⁶ Walsh (2007, p. 292) affirme que les « relations causales sont indépendantes de la description », autrement dit de l'échelle envisagée. Étonnamment, il effectue un rapprochement justifié entre la sélection, la dérive et les forces électromagnétiques (Ibidem, p. 301), alors qu'un statisticaliste devrait déprécier ce type de référence.

¹⁸³⁷ Nous faisons référence d'une part à une citation que nous avons donnée plus haut (cf. Walsh *et al.* 2002, p. 453), mais encore aux premiers mots du titre de leur article (*The trials of life*).

¹⁸³⁸ Cf. le tableau 3. Nous présentions alors la distinction entre une *fitness* écologique ou vernaculaire et une *fitness* statistique dans les écrits de Matthen et Ariew 2002.

La sélection et la dérive ne sont peut-être pas des forces, mais il existe des forces sélectives agissant sur une population. [...] La prédation, la lumière du soleil et la compétition, par exemple, sont toutes des pressions de sélection qui agissent sur une population en induisant une survie et une reproduction différentielles des individus. Pourquoi ne pas les identifier aux forces de sélection? [...] (Elles) provoquent des changements dans la fréquence des traits. Parfois [...] ces changements constituent des cas de dérive. Donc, si [ces pressions de sélection] sont identifiées à la force de sélection, la force de sélection génère la dérive. Cette situation n'est pas satisfaisante pour de nombreuses raisons. [...] En général, c'est une erreur d'identifier la sélection naturelle avec les processus au niveau individuel qui la provoquent¹⁸³⁹.

La position des statisticalistes est pour le moins énigmatique : il existe des forces sélectives affectant manifestement des individus et des populations, mais on ne peut les brancher à une force de sélection non causale, surgissant uniquement à l'échelle des populations. Pour la rendre intelligible, il n'est pas inutile de mobiliser une fois de plus la distinction promue par Sober entre une sélection-pour causale, et une sélection-de qui ne l'est pas nécessairement (cf. section 5.2). On peut alors identifier la première avec les forces sélectives et la seconde avec la force de sélection. De là, on comprend que les statisticalistes associent une dimension causale à ce que l'on appelle couramment la sélection, mais rechignent à confondre les *fitness* mesurées avec cette sélection, étant donné qu'une même valeur peut être la conséquence de la dérive ou des forces sélectives. Nous appuyons notre diagnostic sur une remarque de Philippe Huneman¹⁸⁴⁰ et considérons qu'il explique en grande partie cette proposition stupéfiante selon laquelle « la force de sélection génère la dérive », car c'est la sélection-de qui détermine la distribution des fréquences dans une population qui pourront par la suite dériver. Contre leur appréciation, nous ferons valoir que dans le cas d'une population d'organismes asexués et dans le cadre d'un milieu parfaitement contrôlé, il ne saurait y avoir de dérive, de sorte que l'on peut obtenir de manière additive par le calcul, en partant donc du simple décompte des individus, la force de sélection à partir des forces sélectives que l'on a choisi d'exercer. La sélection naturelle serait à la fois la résultante des différentes pressions de sélection et la cause de la composition de la population étudiée, comme de sa variance en *fitness*, alors que les statisticalistes n'y voient qu'un phénomène émergent et même un épiphénomène dépourvu de

¹⁸³⁹ Walsh *et al.* 2002, p. 467. Après lecture de ce passage sur la scission du mécanisme darwinien en des forces de sélection et des forces sélectives, le lecteur ne sera point surpris d'apprendre que ce même Walsh (2007, p. 301) cite avec égard la distinction que portait Grene (1961, p. 30) entre la sélection des généticiens, purement statistique, et la sélection darwinienne, causale et ancrée dans l'environnement.

¹⁸⁴⁰ Selon Huneman (2013a, p. 606), les statisticalistes ne nient pas que « la possession d'un trait X par des organismes de type A est causalement pertinente pour rendre compte de leur succès en termes de reproduction et survie différentielles. » Mais « les statisticalistes rejettent explicitement [que l'on parte de ces raisonnements] pour déclarer que 'la sélection naturelle cause le changement de la fréquence des traits.' » Ainsi, c'est plutôt « la distribution des traits avec leurs *fitness* différentes qui causent les changements de fréquence de ces traits. » Il appuyait son appréciation sur Matthen et Ariew (2009, p. 203) qui demandent que l'on ne confonde pas la variance pour un trait (e.g. le camouflage) et la sélection comme cause du changement.

pouvoirs causaux¹⁸⁴¹. En effet, Matthen et Ariew (2002, p. 68) parlent bien « d'occurrences *e-level* [le niveau des ensembles dans lequel apparaît la sélection] émergeant d'événements du *i-level* [le niveau des individus] ». Dans leur article, le niveau des ensembles est lui-même associé à un niveau *S* survenant, mais il ne s'y exerce qu'une causalité stochastique et non processuelle en raison de l'irréversibilité et la discontinuité qu'exhibent les influences actives à cette échelle, ce qui les distinguent des lois physiques si l'on excepte la thermodynamique (Ibidem, p. 79-82). Pourtant, ils écrivent que « la *fitness* et la sélection naturelle n'ont de réalité, excepté en tant qu'accumulation d'événements plus fondamentaux¹⁸⁴². » Une pareille déclaration pourrait laisser croire que les partisans du statisticalisme acceptent l'additivité-cumulativité comme élément décisif de la définition canonique du mécanisme darwinien dont nous suggérons l'applicabilité effective dans des cas simples, mais il n'en est rien. Cela tient dans l'impossibilité d'établir une relation non ambiguë entre la *fitness* écologique ou vernaculaire qui est verbale et la *fitness* prédictive qui est mathématique, ce qui les contraint finalement à abandonner cette distinction et une autre plus fondamentale :

Pareillement à la distinction entre la sélection et l'évolution, la distinction entre la *fitness* vernaculaire (l'avantage compétitif d'un type d'organisme en lien avec des traits héréditaires), et la *fitness* prédictive (son taux de croissance attendu, ou la propension qui la soutient), est immotivée¹⁸⁴³.

Si cette déclaration est évidemment surprenante et critiquable, il nous semble que leur propos sur ces échelles que l'on ne parvient pas à connecter dit quelque chose de juste. C'est pourquoi nous entendons les critiquer tout en considérant leur apport dans la section qui vient.

¹⁸⁴¹ C'est du moins ce que nous retirerons de la lecture de Sterpetti, in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 55.

¹⁸⁴² Ibidem, p. 82. Voir aussi p. 79 : « la sélection est un agrégat mathématique d'événements individuels. »

¹⁸⁴³ Matthen et Ariew 2002, p. 78. Voir encore cette déclaration présente plus haut dans cette même page : « la distinction entre l'évolution (le changement total de la fréquence des gènes dû à toutes les causes), et la sélection naturelle (la part de l'évolution due aux différences dans l'avantage compétitif) n'est pas motivée. »

8.3. Le conflit entre les interprétations dynamique et statisticaliste comme une série de problèmes d'échelles

Comme nous le disions, le statisticalisme semble générer des positions qui heurtent le bon sens, mais nous ne considérons pas pour autant que la perspective défendue par ce courant soit « non nécessaire et inutile¹⁸⁴⁴ ». Au risque de paraître trop accommodant sur des questions qui exigent que l'on soit tranchant, nous préférons admettre avec Stephens (2004, p. 69) que le conflit entre les interprétations statistique et dynamique relève quelque peu de la fausse dichotomie : la théorie de l'évolution présente bien des aspects qui la rapprochent de la mécanique classique comme de la thermodynamique. Mais cet effort de conciliation ne doit pas nous faire perdre de vue le caractère navrant d'un débat qui « semble sans issue » comme le remarque Huneman (2015b, p. 497). D'après lui, on assiste à un véritable « dialogue de sourds » (Ibidem, p. 498) entre d'une part les tenants du statisticalisme qui privilégient une conception prédictive mais peu explicative de l'évolution par sélection en ce qu'elle se concentre sur la part statistique de la génétique des populations et néglige l'écologie, et de l'autre un ensemble hétéroclite, mais uni par leur critique des premiers. Mais revenons à ce prétendu désintérêt pour l'écologie qu'on tend à leur prêter. Nous disions du statisticalisme qu'il envisage la sélection dans une forme désincarnée, mais en vérité c'est un reproche qu'ils adressent eux-mêmes à la sélection telle qu'elle fut formalisée en génétique des populations par les cadres de la Synthèse Moderne¹⁸⁴⁵. Néanmoins, nous les accusons de s'en tenir à cette version étriquée et de la figer afin que leurs critiques ne manquassent point de faire mouche. Autrement dit, les partisans de cette doctrine négligent de considérer que notre conception de l'évolution a évolué, quand bien même sa composante statistique pourrait faire preuve d'une sorte d'inertie. Cette remarque nous permet d'amorcer notre critique de leur confusion entre la sélection et l'évolution que nous découvriâmes par une citation de Matthen et Ariew¹⁸⁴⁶.

Cependant, on ne saurait les critiquer sans indiquer ce qu'ils ont bien appréhendé dans la structure de la théorie. Avec les statisticalistes, la distinction entre la sélection et l'évolution perdait son bien-fondé, alors même que la Synthèse Moderne tentait de les séparer (Huneman 2015b, p. 493). Nous concédons qu'il existe bien des raisons de soutenir cette indistinction

¹⁸⁴⁴ Nous citons la thèse de Love (2005, p. 399) qui affirme que la conception statisticaliste ne peut nous servir si l'on considère les tâches explicatives et le problème de l'origine de la variation en lien avec le développement. Il remarqua le manque d'intérêt de l'un de ses représentants (Walsh) pour ces mêmes questions (Ibidem, p. 396).

¹⁸⁴⁵ Nous nous appuyons sur une déclaration de Walsh 2007, p. 301. Pour lui, le statisticalisme ne nie pas l'importance des causes, et c'est plutôt la synthèse moderne qui manqua de les articuler.

¹⁸⁴⁶ Pour mémoire, nous l'avons produite à la fin de la section précédente.

sans pour autant être acquis à l'argumentaire qu'ils déploient. On peut notamment invoquer la thèse du pouvoir dominant (cf. 5.1 et 8.1.3), mais encore nier l'existence de la dérive avec Rosenberg (1994, p. 106), pour considérer *in fine* que toutes les autres forces sont sous la tutelle de la sélection. Dans cette perspective, la sélection est bien la force résultante, mais également une influence diffuse, abstraite, comme nous le notions précédemment. C'est aussi l'avis de Sober (1984, p. 71) qui anticipe la conception des statisticiens, alors qu'il défend la vue dynamique, en notant que « les faits au niveau individuel sont des causes, les faits au niveau populationnel sont des effets¹⁸⁴⁷. » Ainsi, il y a lieu de considérer cette convergence entre le point de vue dynamique par le schème de la force résultante et l'identification de la sélection à l'évolution qu'admet le statisticisme. La sélection en tant que force résultante n'est pas une cause étant donné qu'elle n'est que l'effet d'une multitude de causes qui se fondent en elles, quoiqu'à la différence de la mécanique classique, l'effet se ne se concentre pas sur un seul corps, mais une collection d'entités, ce qui explique que le signal causal soit brouillé, ne laissant plus à la sélection que l'aspect d'une vague tendance à partir de laquelle on peut émettre des prédictions. À ce propos, Matthen et Ariew firent remarquer que les paramètres de cette tendance sont inscrits non dans la *fitness* vernaculaire, mais la « *fitness* prédictive qui est une mesure du changement évolutionnaire et non une cause¹⁸⁴⁸. » Or, cette *fitness* prédictive, ou encore statistique, nous l'avons rapprochée de la sélection-de, et donc d'un bilan comptable des destins biologiques (cf. la logique du *bookkeeping* en section 5.3). Les statisticiens avouent d'eux-mêmes qu'avec leur conception on s'en tient à ce « bilan comptable » (Walsh *et al.* 2002, p. 471) et d'un autre côté, ils reconnaissent que l'on manque d'une « monnaie commune » pour comparer les forces évolutionnaires (Matthen et Ariew 2002, p. 68). En vérité, c'est le contraire : la *fitness* mesurée, en raison de sa dimensionnalité qui est celle d'une fréquence évaluant la répétition dans l'espace et le temps d'une entité (cf. 8.1.1.2), et quand bien même on lui associerait deux pôles avec la reproduction et la persistance, constitue la devise unique qui sert de mesure pour toutes les forces de l'évolution. À la fin du chapitre 5, nous avons conclu que rien ne servait de battre monnaie pour résoudre le problème de la *fitness* et qu'il fallait davantage porter nos efforts sur l'interconversion de ses formes et les conditions dans lesquelles il convient de passer d'une métrique à une autre qui se rapportent à des échelles spatio-temporelles différentes. Dans la première section de ce

¹⁸⁴⁷ Ibidem, p. 168. On retrouve le niveau des ensembles et des individus de Matthen et Ariew.

¹⁸⁴⁸ Cf. Matthen et Ariew 2002, p. 57. Rappelons que la *fitness* vernaculaire ou *fitness* écologique renvoie aux causes comme aux spécificités de l'adaptation d'un organisme, tandis que la *fitness* prédictive ou mathématique permet de prédire l'évolution d'une population en se fondant sur les valeurs moyennes de survie ou de fécondité de types d'organismes portant un trait ou un ensemble de traits donnés. Pour plus de détails sur ces définitions, voir le tableau 3 en section 5.4.

chapitre, nous avons pu donner un écho à cette intuition en mobilisant le concept de référentiel. Il est temps que nous appliquions nos précédents résultats au défi que pose le statisticalisme pour notre intelligence de l'évolution.

Précédemment, nous avons jugé que Walsh opérait un rapprochement approprié entre la force électromagnétique, la sélection et la dérive. Voici le commentaire qui l'accompagne :

...la sélection et la dérive ne sont spécifiables que par rapport à un « cadre de référence ». Les changements de fréquences des traits dans une population [...] sont objectifs et ne varient pas en fonction de nos descriptions, mais l'origine de ces changements en tant que sélection ou dérive (ou les deux) change d'un cadre statistique « de référence » à l'autre. Il n'est pas nécessaire de privilégier un cadre de référence particulier et, comme nous l'avons vu, il existe de nombreuses raisons de ne pas le faire¹⁸⁴⁹.

De notre côté, nous remarquons qu'au regard de l'analogie entre la sélection et le principe fondamental que nous soumettaient David et Samadi, la force de sélection était relative à une population, tandis que la variation de la fréquence d'un allèle était absolue. Or, il y a lieu de considérer que la population générale définit déjà un cadre de référence qui est parfois inapproprié si l'on intègre par exemple la compétition interspécifique, mais encore que le corollaire de cette analogie fût d'établir la taille de la population et sa variabilité comme des paramètres associés à son inertie, autrement dit des spécifications du référentiel à partir duquel on mesure l'action des forces évolutionnaires. Par conséquent, il est incorrect de croire que tous les référentiels se valent, et *a fortiori* d'un point de vue statistique pour lequel la taille d'un échantillon et sa variabilité dépendent de l'échelle envisagée. En outre, et pour faire écho à la critique d'une sélection purement abstraite que vise le statisticalisme sans tenter de la dépasser, il est indéniable que les conditions écologiques diffèrent dans l'espace et le temps de sorte qu'elles affectent l'état des forces évolutionnaires. Pour reprendre les mots de Sober (1984, p. 59), on dira que l'écologie fournit les lois-sources, tandis que la génétique des populations élabore la loi-conséquence que l'on peut identifier au choix à la force de sélection des statisticiens ou la résultante des partisans de l'interprétation dynamique¹⁸⁵⁰. C'est encore l'écologie qui définit en grande partie le niveau de sélection comme nous le considérons avec le « réalisme de la compétition » (cf. 5.3). À ce sujet, si les statisticiens sont dans une certaine mesure fondés à critiquer le découplage entre l'écologie et la génétique des populations qui s'est opéré lors de la constitution de la Synthèse Moderne, on pourra leur reprocher leur manque d'intérêt pour la question du niveau de sélection. Cela transparissait

¹⁸⁴⁹ Walsh 2007, p. 301, voir également la page 292.

¹⁸⁵⁰ Sur les mots de lois-sources et de lois conséquences, voir la section 8.1.3. Pour le rapprochement entre les lois sources, l'écologie, et les forces sélectives, nous renvoyons le lecteur à Maynard Smith (1989, p. 242) qui déclara ceci : « il nous faut donc une théorie des forces sélectives, qui ne peut venir que de l'écologie. »

déjà dans leur conception de la causalité, puisqu'ils n'admettent comme agents et objets des processus évolutifs que les seuls individus et un « niveau plus bas¹⁸⁵¹ » qui n'est jamais clairement explicité. Ils se placent donc en porte-à-faux vis-à-vis du caractère hiérarchique du monde biologique, mais aussi de la sélection multi-niveaux. De leur propre aveu, le débat sur les niveaux de sélection est d'ailleurs « inintéressant » dans la perspective qu'adopte le statisticalisme (Walsh *et al.* 2002, p. 470). Leur dédain ne saurait masquer ce que tout le monde pressent : c'est justement cette question qui devrait les intéresser au plus haut point, vu qu'elle est funeste, sans être fatale, pour leur conception. Leur mépris envers cet objet théorique essentiel mériterait une réponse en bonne et due forme, c'est-à-dire exhaustive, mais nous nous contenterons ici d'indiquer au lecteur quelques arguments appropriés.

Considérons le sophisme de la moyenne discuté par Sober et Wilson (1998). Il s'agit d'une critique de la pratique consistant à mesurer la *fitness* moyenne pour la valeur d'un trait par-delà les groupes et non à l'intérieur des groupes, ce qui ne permet pas de saisir la dynamique évolutive propre que présentent certains traits, et notamment en cas de sélection de groupe¹⁸⁵². Aussi, il faut bien comprendre que la construction d'une moyenne globale ne revêt de sens qu'en l'absence de subdivision d'une population en sous-populations suivant des dynamiques évolutives quelque peu différentes les unes des autres. Cette méthode de calcul de la *fitness*, et par voie de conséquence, le statisticalisme, ne saurait s'appliquer de manière appropriée à la doctrine de Wright (cf. Wade et Goodnight 1998, p. 1540), et ce d'autant plus que cette subdivision contraint l'hétérogénéité de la population (cf. Wright 1931, p. 146), mais encore la configuration locale des forces évolutives.

Ainsi, la structure de la population et les conditions écologiques créent des référentiels à l'intérieur du référentiel sur lequel se penchent les statisticalistes, et cette compartimentation module l'expression des différentes forces de l'évolution. C'est là une question cruciale, puisque nous rappelions en section 8.1.1.3 que leurs effets sur la diversité dépendent de l'échelle envisagée. Cela est tout à fait évident pour les migrations qui sont contraintes par des facteurs écologiques et géographiques¹⁸⁵³. De manière plus générale, c'est toute la dynamique évolutive qui démontre une forte sensibilité à ces questions d'échelle dans la mesure où la sélection affectera différemment ses consœurs (et celles-ci en retour) en fonction de l'état

¹⁸⁵¹ Cf. la citation de Walsh *et al.* 2002, p. 453 que nous produisons dans la section précédente.

¹⁸⁵² Martens (2012, p. 411 *sqq.*) rapporte cet argument à la définition du bon référentiel pour mesurer la *fitness* dans le cas des comportements altruistes. Voir aussi Okasha (2006, p. 7 et 189) qui le qualifie bien de sophisme.

¹⁸⁵³ Sur cette question, et les flux géniques, voir Losos *et al.* 2014, p. 484 et p. 813-814.

local de la variation, mais encore d'une foule de paramètres environnementaux¹⁸⁵⁴. S'il est courant dans la littérature de classer les forces évolutives en deux catégories selon leur impact sur la variation, avec d'un côté la sélection, ou encore la dérive, qui la réduit et de l'autre les forces qui l'accroissent¹⁸⁵⁵, il faut bien noter que la sélection, considérée sur des échelles spatio-temporelles suffisamment vastes, peut également la favoriser. Wright (1931, p. 142) a particulièrement insisté sur le caractère simpliste d'une conception de l'évolution qui oppose de manière binaire des facteurs favorables à la variation et d'autres défavorables, car c'est seulement la composition de ces influences qui détermine le guidage évolutif de la variation. Aussi, il n'est pas inutile de rappeler que la génétique des populations et les statisticiens se concentrent par défaut sur la compétition intraspécifique. Or, la dynamique sélective est contrainte par la présence plus ou moins importante d'espèces avec lesquelles une population noue des interactions écologiques, comme nous le rappelions plus haut à propos de la compétition. Ce qui fait que le bon référentiel pour envisager la dynamique évolutive ne peut pas toujours se résumer à une seule population. Nous pouvons transposer le fond de cet argument à la sélection fréquence-dépendante en évoquant le mimétisme batésien. Il faut non seulement atteindre une densité critique pour que la direction de la sélection s'inverse, mais encore considérer la densité de population de l'espèce imitée, comme le remarque Williams (1992, p. 57).

Dans les exemples précédents, nous avons surtout mentionné l'importance de l'échelle envisagée par la seule spatialité, mais sa composante temporelle est tout aussi importante. S'il y a bien des façons de rejeter les vues des statisticiens et de recevoir la sélection comme une véritable cause à l'échelle des populations¹⁸⁵⁶, nous souhaitons mentionner ici le fait que dans les sciences paléontologiques, ce qui nous apparaît comme un effet ou une résultante à un moment donné, prend valeur de cause pour les phénomènes qui le suivent. D'un point de vue diachronique, la *fitness* n'est pas causalement inerte puisqu'elle contraint le futur état d'une population, mais encore le caractère cumulatif de la sélection à propos duquel nous avons

¹⁸⁵⁴ Pour reprendre le cas des migrations, il est patent que le flux génique peut s'opposer à la dérive, mais encore altérer la dynamique sélective. À ce sujet, nous rappellerions avec Mayr (1954, p. 169-170) que les migrations sont à l'origine de l'effet fondateur et de la révolution génétique qui l'accompagne, et que leur niveau contraint particulièrement les pressions de sélection qui s'exercent sur les hétérozygotes et les homozygotes.

¹⁸⁵⁵ Nous pensons à Wright (1931, p. 142-143) qui conçoit des facteurs conservateurs et des facteurs de progrès selon leur impact sur la variation génétique. Toutefois, ce n'est pas une dichotomie vu qu'ils sont appelés à jouer chacun leur rôle dans sa théorie de l'équilibre changeant (Ibidem, p. 143). Citons encore Lewontin et Hubby (1966) qui séparent les forces réduisant la variation (sélection, dérive) de celles qui la régèrent (sélection équilibrante, mutation, migration). Enfin, Wade et Goodnight (1997, p. 1541) parlent des forces de dispersion permettant d'explorer le paysage adaptatif, et discutent leur rapport à la sélection.

¹⁸⁵⁶ E.g. Millstein 2006 ; Sober et Shapiro 2007 ; Huneman 2013a.

mentionné à plusieurs reprises son rapport étroit avec le niveau de sélection, la reproduction sexuée, l'évolutivité, et donc l'étendue de la variation.

Pour finir cette critique des statisticalistes au sujet de la délimitation du bon référentiel, nous dirions quelques mots sur la taille des populations. Rappelons tout d'abord que nous l'avons présentée comme un facteur d'inertie à même de limiter les taux d'évolution, mais encore comme un paramètre dont dépend la dynamique sélective, qu'il s'agisse du locus et de l'intensité de la compétition, ou encore son mode de calcul. Ajoutons que dans les modèles de génétique des populations, le coût de la sélection dépend de cette dernière et qu'il est donc nécessaire de l'estimer en tant qu'élément définitoire du « cadre de référence ». En effet, le coût de la sélection sera moindre dans une petite population que dans une grande panmictique¹⁸⁵⁷. C'est encore la question du coût de sélection qui amenèrent Lewontin et Hubby (1966) à envisager la validité de l'hypothèse neutraliste pour régler un « dilemme¹⁸⁵⁸ » que posait l'explication du polymorphisme exhibée par les populations naturelles dans le cadre d'une interprétation typiquement dynamique de ce coût, puisqu'elle fait intervenir un équilibre de forces. Et c'est ce même Lewontin qui cosigna l'article de Clatterbuck *et al.* (2013) dans lequel le rapport Ns était discrédité comme indicateur de la puissance plus ou moins grande de la sélection vis-à-vis de la dérive. Pourtant, Kimura (1979) s'est évertué à démontrer que la neutralité devait aussi être envisagée en fonction d'un référentiel précis par le truchement d'une neutralité effective qui dépend de la taille de la population effective N_e . La neutralité effective est contextuelle dans la mesure où elle porte sur des désavantages si faibles qu'on puisse les considérer *effectivement* neutres d'un point de vue sélectif dans de petites populations¹⁸⁵⁹. Tel quel, cet argument ne saurait compromettre les positions des statisticalistes qui pourront se réfugier derrière les démonstrations de Clatterbuck *et al.* (2013). Mais si l'on considère le rythme de l'évolution, alors la taille de la population et le régime sélectif constituent des données objectives, tout comme l'était le changement des fréquences pour les statisticalistes, que nous pouvons intégrer afin d'établir le référentiel dans lequel on élaborera la composition des forces évolutives. Cependant, on pourrait penser avec Philippe Huneman qu'il est toujours possible de confondre la sélection avec la dérive

¹⁸⁵⁷ Sur ce point, voir Crow et Kimura (1970, p. 251) qui remarquent que cette réduction du coût s'observera notamment dans le modèle de Wright qui a d'ailleurs fait une remarque similaire à ce sujet (Wright 1982, p. 8).

¹⁸⁵⁸ « Nous sommes alors confrontés à un dilemme. Si nous postulons des forces sélectives faibles, nous ne pouvons pas expliquer la variation observée dans les populations naturelles à moins d'invoquer des taux de mutation et de migration beaucoup plus importants que ceux actuellement considérés comme raisonnables. Si nous postulons une forte sélection, nous devons supposer un fardeau intenable due à la sélection différentielle dans la population. » Lewontin et Hubby 1966, p. 607.

¹⁸⁵⁹ Cf. Kimura 1979, p. 3440 *sq.* Voir également Lynch *et al.* 2016, p. 705.

comme le font les statisticiens pour lesquels aucun fait objectif ne permet de les distinguer, car la taille de la population agit dans le cas général comme un facteur d'inertie :

L'augmentation de la taille de la population requiert en effet plus d'événements pour conduire un allèle à l'extinction. Par conséquent, la vitesse de fixation d'un allèle contre l'autre diminue lorsque la taille de la population augmente. Ainsi, les signatures statistiques peuvent concerner la dérive et la sélection en tant que processus¹⁸⁶⁰.

Néanmoins, certaines « signatures » du rythme de l'évolution ne peuvent être que le fait de la sélection. En effet, la dérive est capable de produire un changement évolutif uniforme pour certaines séquences de nucléotide comme l'admet l'hypothèse de l'horloge moléculaire. Mais en dehors d'une réduction importante de la taille de la population, elle ne saurait produire une accélération dramatique de l'évolution, alors que c'est effectivement le cas de la sélection qui peut en outre réaliser cela dans de grandes populations et soutenir ce rythme sur plusieurs générations¹⁸⁶¹. Contre l'avis des statisticiens, il est donc pertinent de prêter une attention particulière à l'échelle spatio-temporelle dans laquelle on considère le mouvement évolutif, car non seulement la configuration des forces évolutives en dépend, mais encore leur effet sur la variation et le rythme de l'évolution. Enfin, toutes les constitutions ne réagissent pas de la même manière à cet ensemble de paramètres, comme nous le notions dans les chapitres précédents à propos de la plasticité comme source d'inertie¹⁸⁶². Ce sont là les principaux éléments que nous avons pu collecter lors de cette étude. Ils nous serviront d'ingrédients pour concevoir une théorie de l'évolution davantage prédictive.

¹⁸⁶⁰ Huneman 2015b, p. 506.

¹⁸⁶¹ Sur ces accélérations dramatiques de l'évolution en cas d'apparition de mutations très bénéfiques ou encore d'un changement brusque du cadre sélectif, voir la démonstration de Kimura (1979, p. 3444) et tout particulièrement la formule $k=4N_e s v_a$ dans laquelle k figure le taux d'évolution, N_e la taille de la population effective, s le coefficient de sélection moyen, et v_a le taux de mutation positive.

¹⁸⁶² De même, Kimura (1979, p. 3444) suppose que la neutralité effective n'est pas la même en fonction du degré d'homéostasie que peut manifester une espèce donnée.

Conclusion de cette partie et passerelle vers la suivante

Tout le message que porte cette partie pourrait se réduire en une banale proposition : la prédiction de l'évolution n'est possible qu'à la faveur d'une coopération fructueuse entre la biologie et les autres sciences de la nature. Cette coopération, nous l'avons d'abord envisagée par la traduction systématique et réductive des couplages qui s'effectuent entre les systèmes biologiques et leur environnement dans sa part abiotique. Ensuite, nous l'avons appréhendée par l'examen des transactions conceptuelles qui s'opèrent entre la physique et la biologie. Ce faisant, la forme particulière que devrait revêtir une dynamique prédictive de l'évolution s'est peu à peu ébauchée. En effet, des notions décisives sont apparues de manière récurrente au cours des deux derniers chapitres, en ont ciselé l'allure, et se sont imposé à notre esprit. Il s'agissait de l'échelle spatio-temporelle, la résultante des forces, des conceptions énergétistes de la sélection, du rythme, et l'inertie. Notre intuition nous suggère qu'elles pourraient former l'armature d'une théorie prédictive. Pour lui donner corps, il conviendra de les concilier à des concepts examinés dans les parties précédentes, mais encore d'affronter le devenir d'une espèce dont la capacité prédictive et le pouvoir d'agir sur l'environnement seront peut-être les ultimes épreuves.

Quatrième partie

Vers une théorie prédictive de l'évolution ?

Les perspectives de notre enquête et le futur du
genre humain

Introduction de cette partie

Nous voilà rendus à la dernière partie de cette enquête qui pourra surprendre le lecteur par sa petitesse, et c'est pourquoi nous entendons la justifier. À nos yeux, cette partie a valeur d'épilogue. Autrement dit, elle tient lieu de conclusion avant l'heure, en ce qu'elle synthétise et coordonne des considérations que nous jugeons essentielles, comme elle annonce, suivant la coutume académique, les travaux sur lesquels nous comptons davantage nous porter dans l'avenir. Cela étant dit, il faut avouer que sa courte mesure s'explique aussi par le caractère excessivement spéculatif des perspectives qui y sont discutées, et qui ne sauraient dès lors bénéficier de développements semblables à ceux que nous avons pu fournir pour des thèmes dont l'état de l'art est aussi mûr qu'étendu. Nous ferons donc preuve de brièveté, mais celle-ci ne doit nullement être comprise comme un indice de la faible importance que nous accordons aux problématiques qui vont être explorées. Bien au contraire, c'est parce qu'elles relèvent d'une gravité sans pareille que nous nous efforcerons de ne pas embarrasser notre lecteur par de longues considérations dont le caractère inachevé ne manquerait pas de lui échapper. Certes, nous aurions pu adopter le silence de ceux qui entendent le garder sur des questions qu'ils pensent sans réponse et revenir au royaume de l'indicible¹⁸⁶³. Il ne fait pas de doute que nous manquions de préparation pour les traiter comme il convient, mais le devoir du philosophe tient en cet impératif qu'il ne peut taire ce qu'il croit avoir de juste à dire, quitte à ce qu'il se trompe ou manque de clairvoyance, pourvu qu'il soit honnête et en appelle à ses confrères ou ses consœurs pour l'épauler dans sa quête. Tout ce qui précède n'aura donc été qu'un prélude et tout ce qui suit le sera davantage.

Cette ouverture aux antipodes comporte deux chapitres. Dans le premier chapitre, nous émettrons quelques propositions, en l'état insuffisantes, qui s'appuient sur les résultats de nos investigations pour indiquer des pistes menant à l'élaboration d'une théorie prédictive de l'évolution. Dans le second chapitre de cette partie, nous examinerons la série de spéculations et préoccupations qui traversèrent l'esprit de quelques savants ayant considéré le devenir du genre humain ; nous verrons alors qu'elles s'accompagnent souvent de recommandations pour bien guider sa destinée évolutionnaire. Cela fait, nous méditerons sur la question-titre de notre thèse en contemplant les conséquences ultimes qui se révèlent lorsqu'on y répond et que l'on sait enfin prédire l'évolution.

¹⁸⁶³ Nous faisons référence, sans mal y penser, à Wittgenstein 1921, aphorisme 7.

Chapitre IX

Propositions pour une théorie prédictive de l'évolution

Introduction de ce chapitre

Sans doute n'avons-nous que trop répété dans cette thèse l'évidence qui en fut l'origine. La théorie de l'évolution pèche par une insuffisance prédictive dont il serait fastidieux de redéployer la liste des causes. Cependant, il n'est pas inutile de rappeler que cette carence a pour symptôme principal une complexité qui se caractérise par le fait que toutes les variables d'intérêt, mais encore les forces évolutionnaires, sont étroitement liées les unes aux autres, comme aux échelles par lesquelles on les évalue. La contextualité, ou la relativité, de valeurs telles que la *fitness* ou l'héritabilité gêne l'édification d'une dynamique prédictive dans la mesure où ce qui vaut pour une population ne semble pas valoir pour une autre¹⁸⁶⁴, et ce que l'on peut transposer l'est toujours accompagné de lourdes réserves. On pourrait à peu de frais en accuser l'appareil statistique, alors qu'il a tant servi et servira encore nos efforts en matière de prédiction. Il demeure que notre incapacité à s'extirper d'un contexte adaptatif bloque nos tentatives de prévision à un stade rudimentaire. C'est pourquoi il nous est apparu que l'on devait chercher une théorie qui connecte dynamiquement les systèmes biologiques entre eux et avec leur environnement. En cela, nous ne saurions faire preuve d'originalité, puisque Baptiste et Huneman demandaient que l'on pense les relations entre des processus et entités d'une évolution qui se conçoit à la manière d'un réseau (cf. 2.4.2.4). Quant à Pau *et al.* (2011, p. 3634), ils nous annoncent que l'entreprise d'unification des échelles est bien la quête du « Saint Graal » pour l'écologie et la phénologie prédictives. En section 1.3.3.2, nous citons le conseil de Michel Morange qui nous recommandait de considérer les travaux des historiens et tout particulièrement ceux de Braudel dont on sait qu'il eut à cœur de penser les différents temps de l'histoire¹⁸⁶⁵. Ce sont encore les écrits de Morange qui nous ont convaincu « de l'absolue nécessité [...] dans les sciences du vivant, d'articuler les schèmes explicatifs

¹⁸⁶⁴ Cela était tout à fait perceptible dans le commentaire que fit Darrason sur les considérations de Lewontin à propos de l'héritabilité (cf. 1.3.3.1).

¹⁸⁶⁵ Ce parti pris se découvre déjà dans sa thèse (Braudel 1949), mais encore dans un article ultérieur grâce auquel il précisera sa théorie des trois temps et où l'historien évoque l'idée de « coudre » des temporalités quand nous parlerions de les coupler (Braudel 1958, p. 730). Il doit être clair pour le lecteur que le conseil de Morange nous a permis de nous inspirer du grand historien, et cela est d'autant plus apparent quand son idée de « confronter les modèles, eux aussi, avec l'idée de durée » comme préalable à l'établissement d'un « programme commun aux sciences sociales » ou cette déclaration : « l'entrecroisement de ces mouvements, leur interaction et leurs points de rupture : toutes choses qui ne peuvent s'enregistrer que par rapport au temps uniforme des historiens, mesure générale de tous ces phénomènes ». (Ibidem, p. 740 et 750).

différents », comme d'intégrer que c'est l'existence même de la reproduction qui exige que l'on articule les schèmes explicatifs venant de nombreux horizons à « une explication de type historique et darwinienne¹⁸⁶⁶. » C'est sous cette même tutelle que l'on s'engagea dans une voie qu'il a indiquée et que nous aperçûmes dans l'introduction de ce travail. Il était question de l'espoir des biologistes qui résidait non pas dans l'accomplissement prophétisé d'un projet prédictif délivrant une parfaite connaissance de ce qui va advenir, mais la possibilité de délimiter un jour l'espace dans lequel l'évolution future s'inscrira. Il s'agira d'en ébaucher la forme, puis de la raffiner patiemment. Or, nous croyons à la lecture de Morange que cet espace doit être le lieu d'une articulation de temporalités différentes et qu'il admettra donc comme dimension fondamentale le rythme de l'évolution. C'est par cette voie que nous accéderons à une théorie prédictive de l'évolution qui permet de coupler différentes intelligibilités, et réaliser selon le vœu de Whewell la consilience des inductions (cf. 1.1.1).

9.1. La centralité des rythmes dans l'esquisse de la structure d'une théorie prédictive

Nous allons maintenant argumenter de la centralité du rythme dans la théorie prédictive que nous visons, mais encore décrire quelques-uns de ses composants. Toutefois, il nous faut prévenir le lecteur de ce qu'il ne trouvera pas dans les lignes suivantes. En effet, nous nous sommes essayé à différents outils mathématiques susceptibles de traduire formellement notre intuition, mais jusqu'alors sans succès¹⁸⁶⁷. Cela dit, nous comptons reprendre nos tentatives après cette thèse. En outre, il subsiste de nombreuses zones d'ombre et des imprécisions dans la définition des paramètres-clés que nous allons présenter. C'est pour cela que le titre de cette section annonçait une esquisse, étant bien entendu qu'un tel projet doit consumer plus d'une vie de travail pour apparaître au grand jour et encore davantage pour atteindre la maturité. Il ne sera donc pas ici question d'une théorie finalisée, mais de propositions nous offrant, suivant la métaphore des tunneliers¹⁸⁶⁸, de connecter des processus s'exécutant à différents niveaux d'organisation de la matière.

¹⁸⁶⁶ Morange 2005, p. 216, pour cette citation et celle qui précède. On se souviendra également de Philippe Huneman qui reconnaissait que la sélection naturelle se rapporte au problème de la conjonction entre deux régimes d'intelligibilité, dont le premier est nomothétique et le second historique (cf. section 3.2.3).

¹⁸⁶⁷ Les outils dont il a été question comprenaient principalement des fréquences périodiques, de l'algèbre combinatoire, des opérateurs comme le laplacien, mais encore du calcul matriciel.

¹⁸⁶⁸ Cf. la conclusion de la première partie, ainsi que la section 5.3.

Pour en revenir à la question du rythme, nous rappellerions premièrement qu'elle n'a cessé de surgir à des moments-clés de notre enquête, mais aussi sous la plume de ceux que nous avons cités. Pour Weldon, la détermination de différents paramètres statistiques d'une population nous ouvre à la connaissance de la direction qu'elle prendra, ainsi que sa future vitesse d'évolution (cf. 2.4.1). Ajoutons que pour Haldane (1924a, p. 19), la spécification du taux de changement dans une population s'impose comme l'un des réquisits majeurs d'une approche dynamique de l'évolution. Mais c'est avant tout l'œuvre de Simpson qui imposa le rythme comme le constituant incontournable d'une conception bien informée de l'évolution. Nous nous en sommes fréquemment remis à son diagnostic éclairé, parce que nous admettons la justesse de ses vues et notamment celles portant sur la relation entre la variabilité et les taux d'évolution. En somme, nous considérons avec Fitch et Ayala (1994, p. 6717) que « bon nombre de ses conclusions ont résisté à l'épreuve du temps ».

D'un point de vue non biologique, nous avons suggéré que l'architecture de l'Univers pouvait être décrite par des modes de transformation et de transfert de l'énergie plus ou moins stables. Dans ce même esprit, nous donnions à l'énergie, et plus particulièrement la densité de flux énergétique, d'incarner une métrique susceptible de fournir une clé adaptée à la lecture des phases de l'évolution cosmique, en ceci qu'elle invite naturellement le rythme et la complexité en tant que dimensions auxquelles elle est associée (cf. 7.1.1). Nous aimerions maintenant suggérer, à l'aide d'une comparaison avec le monde du textile, que cette métrique sera l'équivalent de la trame dans le cadre d'une simulation informatique de l'évolution : elle recoupera non pas les fils de la chaîne, mais des entités matérielles situées dans l'espace et le temps. Sur cette base, on élèvera la superstructure de notre simulation constituée notamment par les équations représentant l'évolution dans l'arrière-plan abiotique, ce qui comprend la géosphère, l'atmosphère, et une partie de notre environnement cosmique proche. Pour mieux saisir la nature de ce projet, nous pourrions imiter ce qui se fait en climatologie en définissant des mailles dans lesquelles on homogénéisera pour des raisons pratiques certaines valeurs, mais aussi un pas temporel qui découpera le temps du modèle en des blocs délimitant les cycles de calculs. En outre, il faudra ajouter aux mailles qui découpent spatialement notre Terre virtuelle, des mailles qui représentent cette fois-ci les systèmes biologiques. En section 2.4, où nous avons abordé les pratiques et les contraintes en matière de modélisation, il a été question du trilemme de Levins dont il nous faut dire ici quelques mots. Comme le laissent entendre les lignes qui précèdent, notre modèle tend à un niveau de généralité élevé, même s'il n'est pas pour l'instant question de représenter quelque chose de plus vaste, comme un

ensemble de systèmes solaires, des galaxies, voire l'Univers visible dans son entièreté. La puissance de calcul et la précision des mesures donnant les paramètres initiaux constitueront d'importants facteurs limitant la portée et la probabilité de succès de nos prédictions. Pour de courtes portées, on pourra limiter l'homogénéisation et donc augmenter la résolution de notre modèle, mais dès qu'il s'agira de se projeter sur des durées considérables, nous serons contraints de sacrifier la fidélité de notre modèle. La difficulté est encore plus grande si l'on considère que le pas temporel des systèmes biologiques, autrement dit les extrapolations que l'on peut produire à leur sujet, dépend de valeurs sélectives qui sont éminemment fluctuantes, car sensibles aux changements qui surviennent dans les autres mailles. Mais délaissions ces incertitudes pour considérer que les perspectives énergétistes et rythmiques assureront l'unité de notre simulation. En effet, l'énergie nous rend un service inestimable, car ce descripteur universel indique le sens des processus causaux fondamentaux. Quant à la densité de flux énergétique, elle a ceci de précieux qu'elle rapporte les transferts d'énergie à une fréquence par l'inclusion d'un terme de dimension s^{-1} . Or, c'est par la fréquence et la continuité de leur rythme que nous avons classé les régularités dans trois ordres (cf. 2.2.3). Souvenons-nous que le premier ordre désignait un ensemble de modes fondamentaux de transformation et stabilisation de l'énergie dont les fréquences rapportées à l'histoire connue de l'univers sont les plus hautes. Quant au deuxième, il incorpore les régularités ondulantes de second ordre. Elles ressemblent aux premières car elles décrivent la propagation, à la manière d'une onde qui se déploie dans l'espace et le temps, de structures et modes de dissipation de l'énergie dont on peut mesurer la fréquence, mais s'en distinguent vu qu'elles ne sont ni primordiales d'un point de vue diachronique, ni élémentaires du fait de leur composition. Nous les rattachions à la vie, car elles s'appliquent à des structures complexes qui se répètent dans l'espace-temps selon un rythme quasi-continu, et ce d'un instant initial jusqu'à leur disparition. C'est ainsi qu'il nous a semblé pertinent de postuler l'existence d'une signature rythmique du vivant qui participe de sa définition, que l'on considère les organismes dans leur forme globale, ou les nombreux processus moléculaires qu'ils intègrent. Cette signature, nous la rencontrâmes à nouveau dans le jeu de la vie créé par John H. Conway (cf. 3.3.2), puisqu'il dévoile également une répétition multiscalaire de structures dont chacune est dotée d'un rythme propre et qu'elles exhibent la continuité conditionnelle susmentionnée, quoique son jeu ne puisse en générer une gamme aussi formidable que le véritable jeu de la vie. Qui plus est, le paradigme du rythme nous permet d'argumenter que la reproduction constitue le fondement du type spécifique de légalité portée par les systèmes biologiques (cf. 4.1). Un autre bénéfice de cette perspective découlait de la fécondité de son application aux

phénomènes de la macroévolution, comme nous le notions avec Simpson en examinant la tachytélie et la bradytélie¹⁸⁶⁹, mais elle s'appliquera sans peine à l'individu, étant donné que la trilogie développement-vieillesse-mort peut être représentée sur un graphique, avec en abscisses le temps et en ordonnées un ensemble d'événements se reproduisant à l'intérieur d'un organisme et qui se rapportent notamment au métabolisme et à la division cellulaire.

Par ailleurs, la section 7.3 fut pour nous l'occasion de consacrer la centralité du rythme en proposant que la relation dynamique entre un système biologique et son environnement physique puisse être appréhendée grâce aux notions de couplages et d'inertie. Le couplage désigne la solidarité du mouvement entre un système biologique et son environnement. Un changement dans l'environnement entraînera des répercussions sur les individus, mais encore les populations par le jeu des forces de l'évolution (cf. 7.2). Le milieu peut aussi imprimer sa cyclicité au cœur des êtres vivants si l'on considère les flux d'énergie qui les traversent (cf. 7.3). Pour ce qui est de la transposition de l'inertie en biologie, il a semblé profitable de l'aborder par le rythme, et en l'occurrence la répétition quasi-uniforme, si ce n'est invariante, d'une superposition de phénomènes et de structures biologiques. Cette superposition peut également s'appliquer à des flux d'énergie et de matière, et il va de soi que la notion de couplage invite à concevoir qu'une variation brutale dans l'arrière-plan abiotique modifiera le motif du rythme présenté par les systèmes biologiques, et ce jusqu'à l'annuler, autrement dit faire qu'il se confonde avec celui de l'environnement inanimé. Sur cette fondation, nous avons proposé la définition d'une sorte d'inertie évolutionnaire en établissant une double analogie avec la mécanique. En effet, l'inertie relationnelle désigne le tempo qu'impose un environnement au rythme des systèmes biologiques, évoquant de ce fait l'idée de référentiel et l'importance de mesurer un mouvement dans un cadre particulier, même si les fréquences qui le composent peuvent être rendues absolues. En outre, l'inertie relationnelle spécifie une résistance au changement qui dérive justement des propriétés des organismes qui les connectent à leur milieu. Pour le dire schématiquement, si la variation du rythme dans l'environnement tend vers zéro, alors le taux d'évolution d'un système biologique doit, toutes choses égales par ailleurs, s'approcher de la valeur nulle. La considération précédente est associée, comme nous l'avons exprimée à maintes reprises, à l'idée de saturation qui peut être envisagée à une échelle fondamentale si l'on prend en compte l'énergie disponible, ou à celle des organismes puisque la taille des populations est source d'inertie, mais enfin à l'échelle des écosystèmes. Un écosystème saturé réduit les perspectives d'évolution pour n'importe lequel

¹⁸⁶⁹ Voir notamment les sections 4.2.1.2 ; 5.3 ; 6.1.3.2 ; 8.1.2.2.

des sous-systèmes organiques qu'il abrite, si tant est que l'on ne tienne point compte de leur degré de spécialisation et de son hétérogénéité.

Le critérium de la spécialisation doit donc être envisagé de manière relationnelle, bien qu'il s'enracine manifestement dans la constitution des organismes (cf. 4.2.2.2). Un même commentaire peut être fait pour l'analyse du rythme des systèmes biologiques, et c'est en ce sens que nous avons introduit une inertie constitutionnelle qui désignait le rythme propre de ces systèmes (cf. 8.1.2.1). Nous disions que par l'hérédité les organismes transmettent un ensemble de contraintes inscrites dans leur constitution, mais également une tendance au changement en l'absence de toute perturbation extérieure. Ajoutons que cette dernière forme d'inertie s'examine, tout comme son analogue relationnel, à différentes échelles. C'est le cas à un niveau infra-organismique pour les déterminants intrinsèques des taux de mutation et de recombinaison intragénomique, ou à l'échelle des populations avec la reproduction sexuée. Du point de vue rythmique, l'inertie constitutionnelle peut être comprise comme le degré de corrélation entre la fréquence temporelle de structures à l'intérieur d'un système biologique. Un long travail d'analyse devra être effectué afin de connecter ce rythme d'ensemble aux mécanismes qui le conditionnent. Quoiqu'il en soit, ce rythme intrinsèque pourra être altéré par la variation émanant de sa contrepartie environnementale, ce qui se traduira notamment par une diminution ou une augmentation du niveau de cohésion entre les structures d'un système biologique. Cette réduction peut aller jusqu'à la résorption totale de cette liaison en cas de violentes perturbations dans l'environnement. Pour résumer, nous dirions que ces aspects de l'inertie décrivent des regroupements de mécanismes auxquels on peut associer des signatures rythmiques, soit des ensembles de répétitions corrélées, que celles-ci s'établissent à l'intérieur d'un système biologique ou entre ce dernier et son environnement.

Jusqu'ici nous nous sommes principalement intéressé à la description de l'état du mouvement d'entités biologiques, ainsi que leur résistance au changement, c'est-à-dire leur inertie, et donc les contraintes qui pèsent sur ces dernières. Il est temps d'introduire deux ingrédients supplémentaires d'une éventuelle dynamique prédictive de l'évolution qui sont cette fois-ci tournés vers l'avenir de ces entités, c'est-à-dire leur évolutivité. Ils afficheront quelques correspondances avec les précédents étant donné que nous avons fait remarquer que l'évolutivité pouvait généralement se comprendre comme un envers des contraintes. Or, nous avons défini l'évolutivité selon le schème de la recombinaison étendue à tous les niveaux d'organisation, mais il est évident que les débouchés d'un système biologique ne se résument point à cette seule perspective. Par conséquent, nous allons introduire deux types d'évolutivité

qui recouperont les notions d'inertie que nous venons de préciser, et que l'on pourra exprimer dans le langage du rythme. Distinguons tout d'abord une évolutivité par recombinaison dans la droite ligne des considérations que nous avons développées à propos des sources de la nouveauté et des deux niveaux d'analyse de la plasticité¹⁸⁷⁰. Dans la perspective la plus générale, qui est celle de l'évolution cosmique, l'évolutivité par recombinaison correspond à l'ensemble des structures que notre monde peut générer physiquement et que nous pouvons dénombrer par des opérations de l'algèbre combinatoire à partir d'un ensemble de structures de départ, et ce en excluant toutefois les répétitions¹⁸⁷¹. Au niveau chimique, l'ensemble de départ sera constitué notamment par des atomes et celui d'arrivée par des molécules. Toutefois, ces opérations peuvent se réaliser à différentes échelles : on peut ainsi effectuer des recombinaisons à partir des nucléotides d'un génome, d'individus dans une population, etc. Nous désignerons l'ensemble des permutations à un niveau d'organisation donné par la lettre grecque Ω . À cette lettre, on ajoutera des indices pour spécifier le niveau d'organisation considéré, c'est-à-dire l'ensemble de départ. Cette série de calcul pourra être implantée dans une simulation informatique de l'évolution dont on devine qu'elle exigera une puissance de calcul titanesque. Quoi qu'il en soit, les machines devront exclure pour une opération donnée les combinaisons impossibles en vertu des contraintes physiques, et ensuite biomécaniques, afin de représenter une collection de configurations biologiques possibles. Cela fait, il faudra surmonter les difficultés suivantes. Certaines associations, appelées à devenir pérennes par l'hérédité, ne se produisent pas à l'intérieur d'un système biologique délimité de manière canonique, comme peuvent l'être l'organisme et l'espèce, puisqu'il faut prendre en compte des composants de l'environnement abiotique, mais aussi l'éventualité des symbioses comme des transferts horizontaux. Il sera nécessaire que les ordinateurs reconnaissent quelles sont les recombinaisons si improbables qu'on peut les exclure par avance et quelles autres sont possibles, bien qu'elles n'aient qu'une faible probabilité de se produire. Ainsi, les machines devront apprendre à hiérarchiser les recombinaisons en fonction de leur accessibilité. Cette gradation s'effectuera en évaluant la disponibilité des matériaux à recombinaison, ainsi que le coût énergétique de leurs réassociations. De fait, l'évolutivité recombinante indiquera une sorte de gamut de la variation potentielle qui devra être comparé aux indicateurs de la variabilité actuelle à l'exemple des différentes sortes de variance. Cependant pour connaître la variance future à l'aide de cet index, nous devons disposer de données sur le nombre

¹⁸⁷⁰ Cf. les sections 4.2.3.2 et 6.1.3.2.

¹⁸⁷¹ La question est délicate, mais il s'agit d'exclure des répétitions d'objets identiques puisqu'on prélève ou réassemble des objets provenant d'un ensemble de départ dont la taille est finie. Cependant, et comme nous le verrons par la suite, les répétitions « d'objets » seront effectivement intégrées à notre conception de l'évolutivité.

d'entités présentant telle ou telle variation, et donc sur la taille des populations. Or, notre deuxième version de l'évolutivité se rapporte justement à l'action des forces évolutionnaires et la taille des populations.

Nous allons maintenant définir une évolutivité cumulative comme le nombre d'éléments de même nature qui peuvent être ajoutés dans un système donné. Ce paramètre s'applique également à différentes échelles, puisque la cumulativité peut concerner des molécules, à l'exemple des nucléotides et des gènes, des structures comme les cellules, mais aussi des organismes et des populations. L'évolutivité cumulative renvoie donc à une forme intuitive de progressivité par ajout d'entités ou de structures quantifiables, mais il est aussi manifeste que ce cumul entretient une affinité avec le paradigme du rythme, puisqu'il s'agit encore de mesurer des répétitions. En ce qui concerne ses extrema, l'évolutivité cumulative admet, tout comme l'évolutivité recombinante, une borne inférieure nulle. Pour cette dernière, cela signifie qu'aucune recombinaison n'est possible pour une raison ou une autre entre les éléments d'un système, tandis que pour la forme cumulative, cela veut dire que l'on ne peut plus ajouter d'unités dans le système, ce qui évoque à nouveau l'idée de saturation. Quant à sa borne supérieure, elle peut être appréhendée grossièrement d'un point de vue énergétique par le quotient de l'énergie disponible dans un environnement donné divisé par le coût énergétique nécessaire à la production d'une unité supplémentaire. Cependant, les choses sont plus complexes, car l'énergie que l'on peut investir sera également limitée par le jeu des compromis adaptatifs. Toujours est-il que l'évolutivité totale doit être envisagée comme la conjonction entre les deux formes précédentes d'évolutivité dont l'expression mathématique dépendra notamment des paramètres inertiels et de l'échelle temporelle envisagée, étant donné que l'évolutivité est sélectionnée, comme nous l'avons vu au chapitre VI, à différents niveaux en fonction du taux de variation qu'exhibe l'environnement.

9.2. La sélection naturelle comme une mesure du couplage entre un système biologique et son environnement

La précédente considération nous invite à livrer quelques précisions sur la place de la sélection dans notre projet. Pour commencer, il convient de raviver l'interprétation que nous avons donnée des théorèmes portant sur son action, et tout particulièrement celui de Fisher que nous avons envisagé selon le principe de moindre action comme la conversion d'une variance en *fitness* en une vitesse de transformation d'un système biologique, ici considéré d'un point de vue génétique (cf. section 8.1.1.2). Ajoutons que cette transformation affectera potentiellement l'une ou les deux composantes de l'évolutivité. Cela étant dit, le triple rapport qui unit le rythme, l'inertie et l'évolutivité nous apparaît désormais de manière évidente. En effet, la vitesse d'évolution est logiquement maximisée dans un système montrant une très grande capacité de recombinaison entre ses composants, comme le confirme James Crow¹⁸⁷². C'est encore cette interprétation qui explique l'allure logarithmique d'une évolution pilotée par une sélection naturelle agissant comme une force dominante qui consomme la variation pour produire un mouvement¹⁸⁷³. Ayant rappelé cela, il nous faut raccorder davantage cette cinétique au paradigme du rythme. En citant Lewontin, nous faisons remarquer que la *fitness* admettait comme dimensionnalité une fréquence dont la période fondamentale est le temps de génération dans les différents théorèmes de la sélection. Le temps de génération constitue bien une métrique de choix pour considérer les taux d'évolution, comme le fit Gingerich en introduisant le haldane¹⁸⁷⁴. Cette unité serait à même d'incarner un « temps endogène » pour reprendre l'expression de Jantsch (1980, p. 246), et dans notre perspective elle revêtirait les caractéristiques d'un métronome pour le rythme de l'évolution. Même Haldane (1949a, p. 52) qui forgea les darwins considérait que cette unité était en quelque sorte le « temps naturel » de

¹⁸⁷² Cf. Crow 1969 p. 54. Il considérait alors qu'en cas d'interdépendance entre les loci, et donc une épistasie faible ou nulle comme le prévoit justement le théorème fondamental, alors le taux de changement du système est indiqué par la variance génétique additive en *fitness*. De notre point de vue, nous sommes donc en présence d'une situation dans laquelle l'inertie constitutionnelle est très basse et l'évolutivité recombinante maximisée.

¹⁸⁷³ Cette allure a été remarquée par de nombreux auteurs. Voir par exemple les publications suivantes : Lenski *et al.* 1990 ; De Visser *et al.* 1999 ; Wahl et Krakauer 1999 ; Holder et Bull 2001 ; Losos *et al.* 2014, p. 233. Ils observèrent dans des contextes différentes la décélération du taux d'adaptation, sans que celle-ci s'arrête, car il y a toujours des forces évolutionnaires, et notamment les mutations, qui viennent rehausser le taux d'évolution.

¹⁸⁷⁴ Le haldane correspond à une augmentation ou une diminution pour un caractère donné exprimées en nombre d'écarts-types par génération (cf. Gingerich 2001, p. 128 ; Gingerich 2009). Il proposa cette unité après avoir considéré des valeurs alternatives et notamment les darwins qui furent introduits par Haldane (1949a, p. 55) et qui rapporte une variation au million d'années. Le lecteur intéressé pourra découvrir quelques quantificateurs du taux d'évolution chez Van Valen (1973) avec les macarthur, ou encore le felsen chez Ackerly (2009). Le premier a servi au développement des conceptions de Van Valen sur l'extinction que nous avons déjà discutées. Quant au second, il se révèle pertinent pour caractériser le signal phylogénétique, l'étude des cas de conservatisme de niche et les radiations adaptatives (cf. Ibidem, p. 19705).

la sélection, et cela se conçoit fort bien puisque la plupart des quantificateurs qui l'intègrent admettent au numérateur l'écart-type dont on sait le lien avec la variance et donc l'étendue de la variabilité¹⁸⁷⁵. En outre, ce n'est pas uniquement dans son rapport à la sélection que l'étude du temps de génération se révèle instructive. En effet, il est logique de postuler une relation entre le temps de génération et le taux de mutation, mais elle est en vérité quelque peu contre-intuitive et admet de nombreuses exceptions¹⁸⁷⁶. Par conséquent, il ne faut pas consacrer le temps de génération comme la valeur-pivot d'une théorie plaçant le rythme au cœur de la dynamique évolutive. Cela serait d'autant plus inepte qu'il n'est qu'une moyenne relative à une population donnée, et qu'il ne saurait refléter adéquatement certains cas limites, comme pour des populations dont les générations se chevauchent et pour lesquelles la vie ne s'arrête pas si l'on peut dire au voisinage immédiat de la primo-parentalité. Aussi, sa valeur est modulée par les circonstances sélectives, comme nous l'avons vu en discutant les stratégies r/K (cf. 5.4 et 6.1.3.2). Ajoutons à ce qui précède que même Gingerich, dont on se souviendra qu'il l'avait avancé comme un étalon pertinent pour l'étude des rythmes de l'évolution, considère que l'on ne doit pas négliger ses limites, et tout particulièrement en ce qui concerne l'extrapolation¹⁸⁷⁷. Selon lui, on ne peut pas déduire d'un taux d'évolution calculé sur des millions d'années un taux qui s'exprime en temps de génération (cf. Gingerich 2001, p. 142 ; 2009, p. 664), et il convient plutôt d'utiliser la métrique adaptée en fonction de l'échelle considérée, car la logique extrapolationniste peut fort bien être ruinée par des cataclysmes, une alternance entre des taux rapides et des taux lents, mais encore une évolution qui fait des va-et-vient pour un caractère donné (cf. Gingerich 1983a, p. 159).

Ainsi donc, le temps de génération est tout sauf « une unité magique » comme le reconnaissait Van Valen (1976a, p. 189) pour qui il n'existe pas d'unité de temps spéciale en

¹⁸⁷⁵ Cela dit, il faut noter que l'écart-type porte sur des phénotypes, quoiqu'ils puissent être corrélés à des *fitness*.

¹⁸⁷⁶ En effet, la littérature semble confirmer l'existence d'une corrélation inverse entre le taux de mutation et la taille des organismes qui est pour sa part corrélée positivement au temps de génération et à la longévité (cf. Martin et Palumbi 1992, p. 4088-4089). Pour rendre compte de cela, on pourra faire intervenir les particularités du métabolisme des petites espèces, ainsi que la rapidité des cycles répliatifs menant à la lignée germinale (e.g. Ibidem, p. 4090 ; Thomas *et al.* 2010). Néanmoins, l'influence du métabolisme sur le taux de mutation, et tout particulièrement du stress oxydatif, n'est pas universel, car il semble que les oiseaux la démentent (cf. Mooers *et al.* 1994). Enfin, le cas des plantes est assez délicat étant donné qu'il faut prendre en compte l'absence de lignée germinale (Doyle *et al.* 2000, p. 39), les particularités de la croissance dans les lignées considérées (Ibidem, p. 16). Quoi qu'il en soit, la corrélation inverse semble documentée chez de nombreux angiospermes, comme le démontrèrent Soria-Hernanz *et al.* 2008. Sur la relation générale entre taux d'évolution et temps de génération, ainsi que ses exceptions, voir Ricklefs 1973, p. 373-734 ; Rosenheim et Tabashnik 1991, p. 527.

¹⁸⁷⁷ Ici, il convient d'indiquer au lecteur que Gingerich a été un partisan du gradualisme phylétique et donc d'une logique extrapolationniste admettant une uniformité du taux d'évolution, ce qui lui a été reproché par Gould et Eldredge 1977, p. 129-130. Gingerich n'a d'ailleurs pas manqué de critiquer la théorie des équilibres ponctués, mais à en juger par les articles que nous avons consultés, il nous semble qu'il a toujours soutenu le gradualisme phylétique avec une certaine distance critique (e.g. Gingerich 1983b).

biologie de l'évolution. Nous lui donnons raison car la seule métrique temporelle qui compte à nos yeux est la seconde comme unité de base du système international à laquelle on peut tout rapporter, qu'il s'agisse de processus physiques ou biologiques. Pour faire écho à la précédente critique de l'extrapolationnisme, nous dirions que le rythme et sa variation sont les données les plus importantes, et ce quelle que soit l'échelle envisagée. Au chapitre VIII, nous soutenions d'ailleurs que les forces évolutionnaires dépendaient de l'échelle pour leur mesure, mais encore que l'on pût appliquer le modèle de la force résultante en biologie de l'évolution à condition de joindre à la direction de l'évolution une considération pour la variation de son rythme. En acceptant pleinement l'analogie avec le principe fondamental de la mécanique, on s'aperçoit que l'accélération et la décélération du rythme de l'évolution, ou la prolongation de son état, procèdent à tout niveau de la conjonction d'un ensemble de forces évolutionnaires qui s'appliquent sur un « mobile » présentant à la fois un mouvement et de l'inertie. Dans notre perspective, la répétition d'une entité dans l'espace et le temps, qu'elle soit libre ou soit associée à d'autres, doit servir de mesure à l'action de toutes les forces de l'évolution. Cela s'applique évidemment à la sélection, puisque nous avons défendu l'idée que la *fitness*, qu'elle soit évaluée par la fécondité ou par la persistance, pouvait toujours être réduite à une fréquence considérée du point de vue spatio-temporel, mais encore selon sa continuité (cf. 5.4). La répétition est donc primordiale, et ce d'autant plus qu'elle s'exécute à différents niveaux qui diffèrent par leur temps de renouvellement propre, si bien que le temps de génération n'est plus qu'une période parmi tant d'autres, quand bien même elle serait d'une importance capitale pour la microévolution, mais encore en tant que pas temporel de référence pour l'échelle des populations dans le cadre de notre simulation. En effet, la force de sélection à tout niveau dérive de ces temps de renouvellement et des écarts de valeurs sélectives, comme nous l'avons admis en recueillant les avis des savants¹⁸⁷⁸. En appréhendant ainsi l'évolution, nous respectons l'esprit du texte darwinien qui associait implicitement à la sélection une double cumulativité en ce qu'elle trie continuellement les organismes de sorte qu'on puisse l'affubler poétiquement d'une forme d'omniprésence, mais encore parce qu'elle raffine le plus souvent l'adaptation par des ajouts de structure (cf. 5.1). Or, cette cumulativité n'est possible qu'à condition que les coefficients de sélection soient grands relativement aux taux de changement des entités sur lesquelles s'effectue la sélection, ce qui comprend leur temps de renouvellement, mais encore, et à un niveau génétique, le taux de mutation¹⁸⁷⁹. Il faut donc toujours penser la sélection naturelle comme la mise en rapport d'un rythme qui sert

¹⁸⁷⁸ Cf. section 5.3. Il s'agissait de Fisher 1958, p. 49-50 ; Williams 1966, p. 119 ; Stearns 1986, p. 23.

¹⁸⁷⁹ Sur ce point, nous renvoyons le lecteur à Williams 1966, p. 109.

de référentiel et d'une variance en *fitness* qui peut s'interpréter comme la variation attendue des fréquences dans une population, et donc la projection de l'état futur de son rythme jusqu'à ce que l'on atteigne un état d'équilibre. Avec cette formulation, on néglige que la variance des valeurs sélectives est elle-même fonction d'un rythme, à savoir celui de l'environnement. Nonobstant une variété d'inertie relationnelle qui doit tôt ou tard limiter les possibilités d'évolution, on comprend bien que si ce dernier rythme admettait un taux de changement très faible, alors la dynamique sélective pourrait être correctement appréhendée par le rapport dont il a été récemment question. Dans le cas contraire, les valeurs sélectives seraient elles-mêmes sujettes à de fortes oscillations, ce qui rendrait impossible l'expression de sa cumulativité.

Avec tout ce qui précède, nous avons la capacité de proposer une reconceptualisation de la sélection qu'il conviendra de préciser. La sélection naturelle doit être envisagée comme la mesure d'une forme de couplage entre le taux de variation du rythme d'un système biologique et la variation du rythme dans son environnement. Ainsi considérée, la sélection apparaît comme une sous-catégorie du couplage général et qui s'en distingue par les caractéristiques suivantes : cumulativité et donc extrapolation potentielle de son action si tout ou partie de l'environnement exhibe une inertie comme persévération du mouvement ; présence d'un délai entre l'apparition d'un changement dans le milieu et ses répercussions à l'intérieur du système biologique ; conservation de la supériorité du rythme dans le système considéré par rapport à la fraction abiotique de l'environnement. À cet instant, un lecteur pourra faire remarquer que la dernière précision invite une tautologie dans notre conception, puisque la définition du vivant par sa signature rythmique impose cette supériorité, sauf dans le cas particulier où des organismes présentent un état de cryptobiose. De même, on objectera que cette reformulation du concept de sélection a plutôt les caractéristiques d'une subversion, puisque l'on n'y trouve pas de manière explicite d'information à propos des traits portés par les organismes qui sont impliqués dans ce couplage, et participent de ce fait à la nouvelle partition du rythme qui résultera de l'action de la sélection. En ce sens, notre appréciation de l'évolution par sélection naturelle décrit principalement ce que Sober appelait la sélection-de dans la mesure où elle valorise à l'instar de l'équation de Price des corrélations sans mettre au premier plan les processus causaux, autrement dit la sélection-pour. C'est une remarque que nous concédons aisément vu que notre objectif est de délimiter un cadre dans lequel on pourra penser l'évolution future, conformément à ce que nous indiquions dans l'introduction de ce chapitre. Dans cette perspective, les particularités de la sélection naturelle s'accordent avec le rythme

pour former l'armature de ce cadre qui nous permet véritablement de saisir la sélection et la *fitness* comme des résumés de l'histoire (cf. 5.4).

Quoi qu'il en soit, il faudra donner une consistance à cette armature en y coulant non pas du béton, mais ce qui a valeur de « glu¹⁸⁸⁰ » pour les organismes, c'est-à-dire l'écologie, puisque ce sont les paramètres de l'environnement, comme sa diversité et sa complexité, qui imposent une forme à la sélection (Losos et al. 2014, p. 235). Dans l'optique d'une simulation informatique de l'évolution, il s'agira de définir dans un premier temps les aires de répartition des espèces, de peupler les milieux virtuels, et d'associer à chacun de leurs représentants un ensemble de comportements qu'ils peuvent effectuer de manière routinière. Comme nous le disions précédemment, nous supposons que la scène abiotique a déjà été paramétrée, mais son réalisme laissera sans doute à désirer dans les premières générations de la simulation. Quoi qu'il en soit, elle imposera un tempo évolutif fondamental, générera un ensemble de morts accidentelles, comme elle encadrera les forces évolutionnaires, en interdisant par exemple certaines migrations ou en les rendant possible dans l'avenir en fonction de la dynamique géologique d'arrière-plan inscrite dans le modèle. Aussi, cette scène engendrera des pressions de sélection d'origine abiotique que l'on pourra traiter en envisageant quelles sont les structures qui optimisent la *fitness* dans telle ou telle condition, et répondent donc aux attentes de l'environnement, et dans les cas délicats, impliquant notamment des compromis adaptatifs, on pourra concevoir une fonction non linéaire entre la valeur d'un trait et la *fitness*¹⁸⁸¹. Le traitement de la lutte pour l'existence dans sa part biotique sera certes plus compliquée, mais la simulation disposera également d'un répertoire de scénarios donnés par les convergences évolutionnaires pour l'aiguiller, et quand celui-ci se révélera insuffisant, il s'agira pour la machine de *mettre en pause* la simulation global¹⁸⁸² afin de calculer les conséquences des potentialités associées à une nouvelle mutation ou un nouveau comportement, puis reprendre. Nous supposons donc que notre programme intègre déjà une gamme de comportements pour chaque espèce, comme il existe une série de codes qui décrit l'éventail de réactions possibles des personnages non joueurs, ceux qui sont contrôlés par la console ou l'ordinateur dans les jeux vidéoludiques¹⁸⁸³. Cela dit, toute la difficulté consistera à opérer régulièrement un

¹⁸⁸⁰ Nous reprenons là une expression que l'on trouve chez divers auteurs. E.g. Godfrey-Smith 2009, p. 52.

¹⁸⁸¹ À propos des « attentes de l'environnement » expliquant l'existence de convergences et qui peuvent être paramétrées dans notre simulation en tenant compte des contraintes sélectives imposées par le milieu dans sa part abiotique, voir les sections 4.2.3.1.2 et 7.1.2.

¹⁸⁸² Ce qu'elle fait déjà d'une certaine façon entre chaque pas temporel.

¹⁸⁸³ Cet éventail d'actions possibles influencera les taux d'évolution, comme nous le remarquons par la relation entre la taille des animaux et leur taux d'évolution (cf. Darwin 1859, p. 314 ; Ricklefs 1973, p. 374-375).

découpage entre un système biologique et la part de l'environnement que nous qualifierons de sélective en ce qu'elle a valeur de référentiel.

C'est là un problème redoutable que nous avons affronté à de nombreuses reprises en considérant l'artificialité d'un tel découpage au point de vue théorique. Toujours est-il qu'il semble pouvoir être contourné en laissant tourner la simulation et donc en lui donnant de dresser et d'ordonner par catégorie le bilan comptable des morts et des actes reproducteurs menés à bien, ainsi que leurs causes, afin qu'elle définisse d'elle-même les niveaux de sélection et les unités qui les composent. Cependant, une telle approche se révélera trop gourmande en ressources et ne pourra être réservée qu'à des simulations dont les portées temporelles seront bien modestes, et l'on ne pourra pas sauter des étapes de sorte que l'on se retrouve avec une modélisation dont la part d'incompressibilité augmente¹⁸⁸⁴. Une autre option, sans doute plus pratique et en accord avec celles que nous avons suivies tout au long de cette thèse, est de définir par avance les niveaux et les unités de sélection, c'est-à-dire nos équivalents biologiques des mailles de volume qui servent en climatologie. En effet, nous avons argumenté en section 5.3 que le réalisme de la compétition facilitait sa représentation, puisque celle-ci n'est pas la même en fonction des niveaux d'organisation envisagés¹⁸⁸⁵. Cette approche est d'autant plus pertinente que l'ardeur de la compétition est un déterminant crucial des taux d'évolution¹⁸⁸⁶, et que dans bien des cas, elle peut être ramenée à une lutte pour la captation de l'énergie que l'on pourra conjuguer à l'évolutivité cumulative telle que nous l'avons définie, mais encore aux rythmes d'évolution vu que cette exploitation doit s'effectuer selon une vitesse qui est optimisée en fonction des spécificités de l'environnement, car sinon un compétiteur risque ou d'être surclassé ou de s'éteindre par épuisement des ressources (cf. 7.1.1.3). Cependant, l'on ne peut pas résumer la lutte pour l'existence à la compétition, et il faudra bien intégrer dans notre simulation des relations d'exploitation, comme la prédation, la consommation et le parasitisme, mais également des interactions positives avec la coopération et la symbiose. Pour les premières, il s'agira de prélever intelligemment dans l'arsenal de ressources déjà constituées pour les représenter. À cette occasion, on remarquera que la notion de couplage prend tout son sens étant donné que la dynamique de ces relations asymétriques est nécessairement corrélée au temps de génération des parties en présence, et que l'on peut même considérer directement d'un point de vue sélectif les effets de la progression au sens de

¹⁸⁸⁴ Cf. les considérations sur l'émergence computationnelle exprimées en section 3.3.

¹⁸⁸⁵ Toutefois, cette représentation ne sera pas aussi facile selon le type de compétition envisagée. Nous pensons par exemple à celle qui dérive de la sélection sexuelle.

¹⁸⁸⁶ Nous renvoyons le lecteur aux travaux Nordbotten et Stenseth (2016) que nous avons déjà discutés.

l'évolutivité cumulative d'une des espèces antagonistes¹⁸⁸⁷. Pour les secondes, nous pourrions réactiver ce qui a été avancé à propos de l'alignement des intérêts évolutionnaires (cf. 5.3), mais il faudra en outre mesurer la force de cet alignement en prenant à la fois en compte la fréquence des interactions à bénéfices mutuels, leur caractère nécessaire, etc. Les précédentes remarques nous conduisent à méditer de plus belle sur la difficulté, si ce n'est la facticité, de la séparation entre un ensemble biologique et son milieu, ici réduit à sa dimension sélective. On peut certes analyser la cohésion évolutionnaire d'entités qui établissent des relations de coopération et de symbiose en mobilisant le concept d'inertie constitutionnelle, mais il reste que l'on aura toujours des cas où les compétitions s'emboîtent les unes dans les autres, comme un groupe en lutte avec un autre et à l'intérieur duquel on rencontre toujours de la compétition. Par conséquent, il semble nécessaire d'implanter dans notre simulation une conception hiérarchique de la sélection, mais davantage de l'évolution. Pour tout dire, nous avons essayé d'appliquer nos variétés d'inertie et d'évolutivité à la représentation hiérarchique du vivant, mais sans parvenir à un formalisme mathématique adéquat qui prendrait en compte les reconfigurations de la sélection, comme de l'équilibre des contraintes qui apparaîtra à un niveau donné en réponse à ces mêmes changements survenant à un autre échelon de la pyramide organisationnelle.

Nous y reviendrons, car il nous faut également considérer, en lien avec le problème de l'emboîtement des référentiels sélectifs, l'impact de ce que l'on appelle avec Dawkins (1982) le phénotype étendu, et dans lequel on peut ranger la construction de niche. Comme nous le disions, ce processus admet une ambivalence fondamentale lorsqu'on l'étudie du double point de vue du rythme et de la dynamique sélective (cf. 6.1.1). D'un côté, ce processus filtre une partie des pressions de sélection, occasionnant ainsi une forme de découplage entre le système biologique et son milieu, mais de l'autre, il compose un nouveau cadre sélectif qui vient se superposer à celui existant dans la mesure où le tamponnage des forces sélectives n'est jamais complètement achevé. D'où il vient que nous devrions apprécier de quelle manière un découplage partiel peut renforcer, voire engendrer un couplage à un autre niveau. La situation est quelque peu comparable à la lecture que nous faisons de l'inéliminabilité de la compétition selon la métaphore des vases communicants (cf. 5.3), mais ici c'est davantage le rythme d'une dynamique évolutionnaire, contraint par l'intensité d'une variété de couplage à saisir comme une reformulation du concept de coévolution, qui est considéré. Cependant, on

¹⁸⁸⁷ Voir tout particulièrement Van Valen (1973, p. 17), mais encore León et Charlesworth (1978) puisqu'ils développèrent une version du théorème fondamental à même de s'appliquer à un cas de sélection densité-dépendante dans un système exploitant/exploité.

conçoit bien que toutes les niches ne se comportent pas de telle manière qu'elles accélèrent l'évolution de ses occupants comme il semble permis de le dire à propos de la civilisation, car souvent elles la figent, et ce d'autant plus qu'elles verrouillent les organismes dans un état de dépendance adaptative vis-à-vis de leur niche. La question est à l'évidence complexe, mais il semble possible de la résoudre en postulant une évolutivité différenciée en fonction des niches, et donc de leurs bâtisseurs. Cela dit, cette évolutivité présumée n'a de sens, comme tout phénomène adaptatif, qu'en fonction du taux de changement dans le milieu. Un même commentaire peut être fait à propos de la dichotomie généraliste-spécialiste dont nous affirmions qu'elle était effectivement gravée dans la constitution des organismes, mais qu'il convenait de la rapporter malgré cela à l'inertie relationnelle spécifiant les états d'invariance conjugués dans le couplage général entre le changement dans un système biologique et celui de l'environnement, et dont le processus sélectif n'est qu'une modalité. Il est évident qu'une espèce généraliste exhibe une faible inertie relationnelle d'un point de vue évolutionnaire, et donc un fort découplage dynamique, tandis que la situation se renverse pour des spécialistes, ce qui explique qu'ils aient des taux supérieurs d'extinction et de spéciation¹⁸⁸⁸. Néanmoins, une espèce généraliste se comportera comme les spécialistes si d'aventure elle devait occuper un territoire pour lequel l'hétérogénéité, qu'elle soit estimée dans l'espace ou dans le temps, est très faible, si ce n'est quasi-inexistante.

Il y a là toute la matière pour tracer un parallèle intéressant avec la contextualité du neutralisme (cf. 6.1.3.2 et 8.3). Les traits neutres expriment une absence de chevauchement entre la variabilité phénotypique, ou génétique, et la variabilité des valeurs sélectives, de sorte qu'ils sont dans un état découplé relativement à la fraction sélective de l'environnement¹⁸⁸⁹. Ce découplage entraîne une conséquence bien connue si l'on considère le rythme, car il s'agit de l'uniformité des taux de mutation que l'on associe à la théorie de l'horloge moléculaire qui est relative au temps de génération, et pour nous à l'inertie constitutionnelle. Mais lorsqu'on analyse le neutralisme à des échelles supérieures, cette uniformité tend à s'évaporer, vu qu'il est plus courant d'associer le neutralisme et la dérive à des variations brusques du taux d'évolution qui dépendent de la taille des populations, mais encore de la configuration des autres forces de l'évolution (cf. 8.1.1.3), et en premier lieu de la sélection. Si l'on comprend la sélection comme la mesure d'un couplage (cf. supra), alors la contextualité du découplage que l'on associe aux caractères neutres s'éclaire d'une nouvelle lumière. En effet, si l'on admet

¹⁸⁸⁸ Sur ces questions, voir tout particulièrement les sections 6.1.2 et 7.3.

¹⁸⁸⁹ Ce découplage peut s'apprécier approximativement par le rapport mathématique entre une variance structurale et la variance en *fitness*.

que la sélection ne présente que deux formes fondamentales, dont l'une est conservatrice et l'autre directionnelle relativement à un état de la variation, et que les autres modes existants ne sont que des compositions de ces dernières sur de plus vastes échelles d'espace et de temps (cf. 5.1), alors on peut expliquer l'intuition de Kimura (1983, p. 326-327) selon laquelle la transition d'une sélection stabilisante, qu'il estime prépondérante, car dictée par l'inertie de l'environnement, à une sélection directionnelle passagère impulsée par la variation du milieu, s'accompagne probablement de la conversion de plusieurs mutations neutres en des mutations présentant des valeurs sélectives positives ou négatives¹⁸⁹⁰. Nous y voyons l'expression du type de couplage que réalise la sélection naturelle, gelant le taux d'évolution dans un état de stase en cas d'invariance dominante dans la structure rythmique qu'exhibe le milieu (cf. 8.1.2.2), ou l'altérant de manière brusque à la faveur d'un bouleversement qui affectera la valeur des traits, qu'ils soient neutres ou sélectionnés.

Or, nous disions que la sélection comme une variété distincte de couplage se distinguait par l'existence d'un délai (*lag*) que nous avons entrevu à de nombreuses reprises et rapporté à l'idée de pistage, soit le fait que des espèces tentent de suivre et rattraper le mouvement animant leur référentiel sélectif (cf. 7.3). On se souviendra que ce découplage est fonction de la variabilité d'une population comme de son temps de génération¹⁸⁹¹, et qu'on peut le rapporter à la persistance de traits maladaptatifs avec John Maynard Smith (1978, p. 37-38). Cette dernière considération nous corrobore dans notre promotion de la centralité du rythme et note reconceptualisation du mécanisme sélectif, mais l'on pourra objecter que ce délai ne saurait s'appliquer convenablement à une espèce dont le taux d'évolution est si grand qu'elle mène la danse d'un tango qui a pour nom coévolution. Plus généralement, on peut supposer que toute espèce ayant un rythme d'évolution et une évolutivité supérieures à ses voisines en vient à dominer numériquement son habitat, comme elle affectera massivement les processus dans la scène abiotique par son influence sur les flux d'énergie et de matière. Autrement dit, l'empreinte écologique d'une espèce, et cela vaut particulièrement pour la nôtre, se rapporte à son évolutivité cumulative étant donné qu'elle est proportionnelle à son pouvoir de contrôler l'énergie. Il nous semble qu'ici encore l'approche par le rythme et l'énergie permet de lever les ambiguïtés d'une coévolution entre un système biologique et son environnement, biotique

¹⁸⁹⁰ Sur ce point, voir également Gillman et Wright 2014, p. 44.

¹⁸⁹¹ Le délai évolutif s'entend comme la distance générale d'une population au pic adaptatif le plus proche – distance qui est liée au temps de génération, ainsi que l'écart entre le mieux adapté dans une population et la valeur sélective moyenne (cf. Stenseth et Maynard Smith 1984, p. 870 ; Maynard Smith 1976). Sur le rapport entre le temps de génération, la taille des organismes et leur capacité de réponse adaptative, voir aussi Arnold *et al.* 1995, p. 113.

ou abiotique, que l'on se prendrait de décrire par un couple d'équations différentielles qui les unit¹⁸⁹². Aussi, il apparaît clairement que l'évolutivité cumulative doit tout de même un jour atteindre des limites, car l'énergie disponible n'est pas infinie. Mais de là à dire qu'une espèce présentant un rythme d'évolution très supérieur risque de s'éteindre, il nous semble que la chose est inenvisageable du point de vue de l'évolutivité cumulative, tandis qu'à considérer l'évolutivité recombinante, on admettra que cette espèce est incapable de se fixer au sommet d'un pic adaptatif. Ces considérations étant exprimées, il reste que dans notre perspective, c'est plutôt la faiblesse du rythme d'évolution et des opportunités adaptatives qui constituent les véritables dangers. En effet, on peut envisager l'hypothèse de la reine rouge de Van Valen comme l'existence d'un délai inéliminable dans un milieu fluctuant de manière permanente, et comme nous l'avons suggéré en mettant face à face Alice et Galilée, il faut courir vite pour rester en place, autrement dit survivre (4.2.1.1).

Ainsi, l'on comprend que ce délai est bien « la cause usuelle¹⁸⁹³ » d'extinction, c'est-à-dire des extinctions d'arrière-plan qui définissent le cours normal de l'évolution. Considérons à présent les extinctions de masse. Elles sont évidemment justiciables d'une analyse par la double variation du rythme et de l'énergie, mais nous préférons nous concentrer ici sur la question du rythme et de l'inertie. Nous avons récemment évoqué les considérations d'auteurs prévoyant une accélération de l'évolution par l'évidage syn-extinction des écosystèmes¹⁸⁹⁴, amenuisant de ce fait l'inertie relationnelle qui dérive d'une saturation de l'environnement. En outre, la libération de plusieurs niches lève les pressions de sélection stabilisantes que l'on pouvait rapporter à la constance de l'environnement¹⁸⁹⁵, ce qui permet aux êtres vivants d'adopter un mode d'évolution rapide, mais non durable, comme le conjecturait Simpson par son concept d'évolution quantique¹⁸⁹⁶. On retrouvera alors mais pour d'autres raisons l'allure

¹⁸⁹² Cf. Levins et Lewontin 1985, p. 105. En effet l'approche que nous défendons permet, comme nous l'avons dit de manière imagée, de déterminer qui mène la danse de deux « partenaires ». De manière générale, c'est évidemment l'environnement abiotique qui donne le tempo, non seulement parce qu'il précède le vivant, mais encore parce qu'il le dépasse infiniment quand on le considère dans son étendue ou du point de vue énergétique.

¹⁸⁹³ Voir tout particulièrement le tableau 2.

¹⁸⁹⁴ Cf. 4.2.1.2, ou encore Sepkoski (1984) qui étudie cette accélération en fonction des stratégies r/K.

¹⁸⁹⁵ Sur ce point, voir Galis 2001, p. 597, et d'un autre point de vue Mayr (1963, p. 539) qui envisage lors des crises la rupture de l'homéostasie génétique que nous recevions comme une source d'inertie.

¹⁸⁹⁶ Voir Simpson 1944, p. 316 *sqq.* ; Simpson 1953a. Il considéra dans ce dernier ouvrage que la tachytélie est de manière générale non durable – elle ressemble à « un bref épisode de fièvre », et c'est d'autant plus vrai quand on change de zone adaptative comme il le donne à considérer à ses lecteurs par la métaphore des corridors adaptatifs (Ibidem, p. 334-335). Ce faisant l'espèce concernée reprendra un mode de sélection centripète (i.e. normalisante) quand « l'adaptation est parachevée ». On retrouve ainsi la bimodalité générale d'une évolution par un processus sélectif alternant entre ses formes conservatrice et directionnelle : « l'évolution quantique est une rupture d'une situation de sélection stabilisante vers une autre » (Ibidem, p. 397).

logarithmique de la vitesse d'évolution que nous associons à l'œuvre de la sélection¹⁸⁹⁷. En effet, dans les phases initiales du rebond de biodiversité qui suit l'extinction, les conditions favorisent un rythme rapide de l'évolution, car il y a un « vide écologique¹⁸⁹⁸ » à remplir, mais au fur et à mesure que ce remplissage s'effectue, les places disponibles se raréfient, et l'inertie relationnelle augmente de même que l'évolutivité cumulative diminue. Ainsi, nous sommes amenés à constater une fois encore la contrainte qu'exerce la taille des populations sur la dynamique générale de l'évolution. En effet, c'est une relation que nous avons explorée et considérée sous de nombreux aspects. Rappelons que la taille des populations affecte non seulement les cibles de la sélection dans le cadre d'une sélection multi-niveaux (cf. 5.3), la force de la dérive comme de la sélection qui lui sont, en première analyse, inversement proportionnelles¹⁸⁹⁹, mais encore les perspectives d'évolution, comme nous le considérons par l'analyse du théorème de Fisher et la détérioration de l'environnement (D) qui est fonction du paramètre malthusien¹⁹⁰⁰. Aussi, lorsque l'on s'approche de la capacité d'accueil, il semble que la sélection agisse davantage sur la constitution des populations¹⁹⁰¹, et pour nous cela signifie que l'évolutivité recombinate sera davantage sollicitée. La taille des populations, en tant que facteur d'inertie, fonctionne à la manière d'un commutateur, ou mieux, d'une vanne détournant dans une direction donnée un flot évolutionnaire qui doit continuer de s'écouler afin que les organismes se maintiennent adaptés, et donc qu'ils survivent et progressent. On perçoit désormais avec plus d'acuité sa contribution à l'aspect logarithmique du rythme de l'évolution dont il a été question. Aussi, Charles Darwin (1859, chapitre 3) remarquait que les paramètres régulant la taille d'une population s'intensifient à raison de son accroissement. De même, Verhulst (1845, p. 38) déclara que la loi de population nous était inconnue dans le secret de son détail, bien que l'on puisse supposer que « les obstacles » à la croissance indéfinie augmentent parallèlement à la taille des populations. Si cette dernière est bien le x d'une fonction logarithmique ayant pour ordonnées quelque valeur associée au rythme de l'évolution, on discerne sans peine qu'il tendra vers l'uniformité, tout comme l'entendait

¹⁸⁹⁷ Cette décélération du rythme de l'évolution lors des radiations adaptatives, qu'elles suivent un épisode d'extinction ou qu'elles résultent de la colonisation d'un milieu jusqu'alors inhabité, a été remarquée par de nombreux auteurs. Voir par exemple Losos *et al.* (2014, p. 564), mais aussi la règle 10 de Rensch (1960, p. 107) pour une considération somme toute similaire, bien qu'il envisageât cette décélération à plus grande échelle.

¹⁸⁹⁸ Cf. Pianka 1970, p. 594. Il associe à la réoccupation des écosystèmes une stratégie r qui est alors favorisée, mais lorsque la colonisation sera suffisamment avancée, alors c'est la stratégie K qui prévaudra.

¹⁸⁹⁹ Cf. la section 8.3, mais encore Gillespie 1974, p. 602.

¹⁹⁰⁰ Cf. la 8.1.1.2, et tout particulièrement les conclusions de Frank et Slatkin 1992, p. 93-94.

¹⁹⁰¹ Cf. Kimura 1958, p. 164 et Lande 1975, p. 315.

Fisher avec sa formule portant sur l'irrégularité du taux de progrès qui se rapporte au paramètre qui nous intéresse, mais encore au temps de génération¹⁹⁰².

Cependant, ce que nous venons d'avancer présuppose une stabilité de l'environnement qui conditionne de manière décisive les opportunités d'évolution, comme le rythme. À ce sujet, Levinton (1979, p. 336) a justement postulé une relation négative entre une valeur critique de la taille des populations et la prédictibilité de l'environnement que nous recevons, malgré toutes les difficultés que cela entraîne, comme un synonyme de la stabilité¹⁹⁰³. Donc, dans un environnement prédictible, ou disions-nous stable, on observera une biodiversité spécifique supérieure, en raison d'un plus grand nombre d'espèces spécialisées. De manière corollaire, un milieu instable favorisera des généralistes qui n'ont pas, si l'on peut dire, la motivation pour changer, tant et si bien qu'il en résultera une diminution du rythme de l'évolution que nous avons interprétée précédemment comme un découplage. Néanmoins, nous sommes en présence d'un modèle critiquable en raison des simplifications qu'il admet, mais il reste pertinent de le confronter à une relation similaire au niveau individuel, puisque nous avons suggéré qu'il était judicieux de viser une intégration harmonieuse et systématique de nos conceptions dans une théorie hiérarchique du vivant.

Pour Del Giudice (2020, p. 528), ce n'est pas tant la stabilité qui commande les stratégies r/K, mais le caractère dépendant ou non de la *fitness* à la densité de population. Il est certes malaisé de superposer le continuum que dessinent ces stratégies au spectre des généralistes-spécialistes¹⁹⁰⁴, mais il nous importe davantage de faire valoir que cet auteur a proposé une hypothèse dite du « gambit écologique¹⁹⁰⁵ » d'après laquelle on rencontrera des relations similaires au niveau des espèces et des individus. Aussi, elle s'inscrit dans le paradigme lent-rapide qui résume selon lui la théorie des histoires de vie. La chose est surprenante parce que l'on ne s'attend pas à ce que ces échelons hiérarchiques subissent des

¹⁹⁰² La formule peut s'écrire ainsi : $(1/T)\sqrt{(W/2n)}$ où T est le temps de génération, W le taux de progrès, n un paramètre associé au nombre d'événements reproductifs dans une population et donc à sa taille. Sur cette formule et son interprétation, voir Fisher (1930, p. 35-36), mais encore Grene (1961, p. 31) qui remarque qu'elle décrit des populations idéales dans lesquelles les fluctuations fortuites sont exclues, et que l'irrégularité du progrès sera minime quand n est très grand.

¹⁹⁰³ Cf. 6.1.3.2. Sur le lien entre stabilité-prédictibilité et la diversité d'un écosystème, voir aussi May 1971.

¹⁹⁰⁴ Cf. les sections 5.4 et 6.1.3.2. En effet, une plus grande durée de vie, donc une stratégie K , offre le temps nécessaire pour se spécialiser, mais également d'être généraliste en acquérant plusieurs compétences, comme on le vérifie dans notre espèce *Or*, les stratégies K sont le plus souvent associés à des populations stables, car à l'équilibre. La chose est d'interprétation malaisée en raison de l'équivocité définitoire de l'imprédictibilité de l'environnement, comme de son rapport ambigu à la dangerosité. Quoi qu'il en soit, nous pouvons au moins faire remarquer ici que la potentialité, conférée par une grande longévité, de se spécialiser ou ne pas le faire, requiert de la plasticité, autrement dit de l'évolutivité au niveau organismique.

¹⁹⁰⁵ Cf. Del Giudice 2020, p. 539. Le gambit désigne une tactique, ou un compromis, et plus spécifiquement le sacrifice d'une pièce que l'on peut faire au jeu d'échecs.

variations du rythme dans l'environnement d'une grandeur comparable. Toujours est-il que Gould (1977b, p. 220) a reconnu que les quelques parallèles que l'on pourrait observer entre l'ontogénie et la phylogénie se rapportent au tandem accélération-ralentissement, et donc au rythme. Comme nous le disions à propos du rapport ambivalent entre la stratégie *K*, associée à une longue durée de vie comme un rythme lent, et l'état généraliste ou spécialiste, seule une considération sur l'évolutivité des organismes nous permettra de résoudre cette équivocité. Résumons-nous. L'instabilité de l'environnement est une donnée critique, mais elle n'aura pas *a priori* une même magnitude à l'échelle des organismes et des espèces. Or, nous avons admis que la plasticité, comme quasi-synonyme de l'évolutivité, devait s'étudier au niveau des organismes et selon le temps long de l'évolution (cf. 6.1.3.2). Par conséquent, nous ferions bien de mieux considérer la place de l'évolutivité dans une théorie hiérarchique qui joint les opportunités d'évolution au taux de changement dans l'environnement vis-à-vis des temps de référence que sont la durée de vie et le temps de génération.

9.3. Considérations sur l'évolutivité selon le niveau d'organisation et l'échelle temporelle

Nos récents développements ont imprimé dans notre esprit les intuitions qu'il nous faut maintenant développer. La première, qui est la plus immédiate dans le train de nos pensées, nous incline à prolonger ce parallèle : si le taux de changement dans l'environnement est très grand vis-à-vis du temps de référence, alors la sélection tend à privilégier la plasticité, qu'elle s'exprime au niveau des individus ou des lignées. La seconde nous invite à considérer que l'évolutivité tiendra un rôle crucial dans une théorie prédictive de l'évolution ordonnée par la conception hiérarchique du vivant, et en particulier celle de Gould (cf. 2.3.2.2.3), puisqu'il n'est point difficile de percevoir que cette notion recoupe et relie les trois axes du trépied formant la structure fondamentale de la théorie. En effet, nous avons admis que l'évolutivité soulevait des problématiques afférentes au niveau de sélection (première branche) ; qu'elle signifiait bien souvent un envers des contraintes (deuxième branche), quoiqu'il convienne de saisir cette opposition avec finesse étant donné que des contraintes offrent, mais pas toujours à un même niveau, des perspectives d'évolution ; enfin qu'elle se rapportait à une logique de l'extrapolation dépendant du taux de variation dans le milieu (troisième branche). Cependant, nous avons reproché à l'architecte de cette conception de n'avoir perçu l'interconnexion de ces trois branches et la promesse qu'elle portait pour l'élaboration d'une théorie prédictive de

l'évolution¹⁹⁰⁶. On pourrait certes tempérer ce jugement, vu que l'on trouve bien chez Gould (2002, p. 1770 *sq.*) quelques déclarations d'allure pseudo-holistique, capturant des bribes de cette interconnexion, puisqu'il laisse entendre que des changements à un niveau entraîneront des répercussions à d'autres niveaux, ou lorsqu'il justifia dans un article coécrit avec Vrba une analyse du rapport entre contraintes et perspectives d'évolution selon un degré plus ou moins grand de liaison entre des entités biologiques. À ce propos, ils ont bien discerné que l'autonomie, ou l'indépendance de ces entités, devrait être plus grande dans les hauts niveaux de la hiérarchie organisationnelle, car leurs éléments constitutifs sont moins strictement associés les uns avec les autres, et pourrait-on dire, moins *incorporés*¹⁹⁰⁷. En examinant leurs propositions, nous serions tenté de confondre cette liaison avec l'inertie constitutionnelle, et l'autonomie avec l'évolutivité par recombinaison qui fournit le carburant approvisionnant le moteur darwinien, mais l'on ne disposera pas pour autant d'une théorie qui conçoit le résultat des couplages dans la durée, c'est-à-dire qui les répercute sur la troisième branche du trépied, en considérant leur extrapolation virtuelle sur différentes échelles temporelles.

Or, nous avons affirmé que le paradoxe de la *fitness*-persistance consistait en ceci qu'elle impliquait le changement à l'intérieur de ce qui justement persiste (cf. 5.4). Dans une perspective conjuguant le rythme et l'énergie, on se souviendra qu'il existe une relation négative entre la densité de flux énergétique et la durée de vie des entités traversées par ce flux¹⁹⁰⁸. C'est une difficulté pour notre théorie qui établit le rythme comme métrique centrale vu qu'à haut niveau, les entités, en tant que composés, ne peuvent pas présenter la répétition quasi-parfaite des structures que l'on notera souvent dans leurs parties. Cela dit, elles exhibent assurément un fort degré de stabilité transgénérationnelle en vertu de la continuité que génère l'hérédité et que réalisent ses supports matériels, avec en premier lieu les acides nucléiques. Il est donc nécessaire de rechercher à tous niveaux ce qui conditionne le rapport entre la stabilité

¹⁹⁰⁶ Cf. la section 2.3.2.2.3. C'était alors une critique justifiée puisqu'il nous a semblé qu'il en suspectait les conséquences négatives pour sa défense conjointe de la contingence et l'imprédictibilité de l'évolution. Mais c'était également une condamnation déplacée en ceci qu'il ne lui restait que peu de temps à vivre lorsqu'il acheva *La structure de la théorie de l'évolution*.

¹⁹⁰⁷ Cf. Vrba et Gould 1986, p. 226. Le lecteur intéressé pourra comparer cette hypothèse à une autre que l'on doit à Huneman (in Ceccarelli et Frezza 2018, p. 108-111) et qui la présente d'ailleurs comme une « intuition » qu'il serait profitable d'éprouver « empiriquement » : le neutralisme, que nous comprenons comme une sorte d'autonomie relative en ce qu'il décrit une variété de découplage, serait dominant en bas et en haut de l'échelle hiérarchique. Cette vision lui aura été inspirée par l'analyse des théories de Hubbell et Kimura, mais encore la contingence gouldienne. Il semble difficile d'établir un point commun entre ces trois appréciations sauf s'il s'agit de considérer leur antagonisme avec les doctrines affirmant le pouvoir de la sélection.

¹⁹⁰⁸ Cf. 7.1.1.3. Par ailleurs, nous suggérons qu'une théorie avancée de l'évolution cosmique devrait être à même de traduire la relation que nous avons discutée dans le corps du texte avec la forme des entités par l'entremise d'une conception multi-niveaux de l'entropie qui reste à produire, car cela nous donnerait sans doute accès à une définition réductive de l'évolutivité d'un point de vue structural (cf. 7.1.1.2).

et le taux de changement, mais encore une valeur quantifiant la continuité que nous avons évoquée. La *fitness* serait à même de tenir ce rôle dans la mesure où son augmentation peut s'envisager comme « la résolution de l'antagonisme entre la stabilité et la variabilité. » Nous venons de citer Thoday (1953, p. 111) qui considéra trois manières de *gérer* cet antagonisme que nous allons restituer. Nous disions gérer, car il nous semble entendu qu'on ne puisse véritablement le résoudre¹⁹⁰⁹. Reffermons cette parenthèse pour en venir aux trois points énoncés par John Marion Thoday. Le premier indique que dans un environnement stable, la flexibilité génétique ne sera pas sélectionnée ; le second que dans un milieu hétérogène la flexibilité phénotypique sera favorisée et ce davantage pour des espèces présentant une longue durée de vie ; le dernier que dans un environnement instable la flexibilité génotypique sera promue, à moins que les entités ne disposent d'une flexibilité phénotypique considérable. Les trois points de Thoday s'offrent à nous comme une confirmation de la première des intuitions que l'on formula en début de section, et dans laquelle nous avons omis de distinguer la diversité environnementale conçue spatialement par l'hétérogénéité de celle appréhendée temporellement par l'instabilité. Remarquons à présent ceci : si le milieu se distingue par une forte variation qui s'exprime dans les deux dimensions précédemment évoquées, il semble qu'à condition de bénéficier d'une grande longévité, et sans doute d'être motile pour endurer pleinement l'hétérogénéité avancée par Thoday, la plasticité est toujours positive, et mieux, elle serait même, si tant est qu'elle soit suffisamment développée, un atout supérieur à la flexibilité génétique. Mais que faut-il entendre par cette plus grande flexibilité phénotypique, synonyme de plasticité à l'échelle des organismes ? Comment fixe-t-il, si tant est qu'il existe, le seuil au-delà duquel elle surpassera sans conteste les vertus de la flexibilité génotypique que nous associions à la plasticité évolutionnaire, autrement dit l'évolutivité telle qu'elle est le plus souvent considérée ? Nous ne saurions répondre à ces questions pour l'instant.

Cependant, il est utile de rappeler que le progrès biologique, entendu comme une tendance croissante des êtres vivants à l'indépendance vis-à-vis de leur environnement, était associé à un mouvement complémentaire, soit l'existence d'un transfert de la flexibilité des populations aux organismes (cf. 6.1.3.2). À l'évidence, cette conception s'accorde bien avec celle de Thoday, mais il convient d'expliquer ce qui impulse cette tendance, et ce qui la rend possible. En premier lieu, on peut invoquer l'évolutivité cumulative au niveau génétique, mais

¹⁹⁰⁹ Sur ce point, voir notre critique du progrès selon Huxley qui le comprenait comme l'acquisition d'une plus grande indépendance vis-à-vis de l'environnement, mais encore notre spéculation sur une vie ayant réalisé ce progrès jusqu'à son terme, obtenu l'adaptation ultime et l'immortalité de telle sorte à ce qu'on puisse la comparer à Dieu (cf. 4.2.1.1). Nous nous sommes permis ce rappel justement parce que Thoday (1953, p. 112) reconnaît explicitement suivre à quelques détails près les conceptions de Huxley.

pour rendre compte de cette dynamique, il semblera nécessaire d'invoquer ou des déterminants passifs ou des déterminants actifs. Par un raisonnement analogue à ceux que nous déployâmes pour rendre compte de l'accroissement de la complexité (cf. 4.2.2.2), on posera les linéaments d'une explication par des contraintes passives. Quant aux contraintes actives, nos plus récents développements nous laissent croire qu'elles doivent se rapporter à une aggravation de l'instabilité ou un accroissement de la richesse de l'environnement qu'il semble rationnel d'attribuer à la diversification du vivant, et non aux facteurs abiotiques, et mieux, à des organismes présentant de la plasticité de telle sorte que la sélection naturelle pousse le plus grand nombre d'entre eux à exhiber cette même capacité de changement dans le temps court des êtres vivants, et non plus seulement celui de l'évolution. Toutefois, dans cette nouvelle itération de la course aux armes qui se rejoue sans cesse sur la scène d'une évolution rythmée par la sélection, tout le monde n'a pas les moyens d'exhiber la plasticité désirée, ou encore les conditions du milieu qui les aideraient en cela, mais d'un autre côté, ce caractère souhaitable admet une base génétique certaine. Pour emprunter une belle formule que l'on peut lire chez Laurent Loison, nous dirions que les « notions d'hérédité et de plasticité [sont] donc l'une par rapport à l'autre dans un rapport complexe de complémentarité/contradiction¹⁹¹⁰. » Avec le philosophe français, on comprend bien, sous réserve d'occulter dans un souci pédagogique la question de leur complémentarité, qu'une plasticité forte signifie une hérédité faible – et pour nous une inertie constitutionnelle limitée, mais inversement qu'une plasticité quasi-inexistante nous suggère que « l'hérédité ancestrale est plus forte que le milieu¹⁹¹¹ ».

Précédemment, nous affirmions être à la recherche d'un quantificateur de la continuité qui permet de tracer une ligne de démarcation entre la stabilité et la flexibilité. En ce qui regarde l'opposition que nous venons d'examiner, il ne fait pas de doute que l'héritabilité puisse l'incarner en raison de son opposition classiquement admise avec la plasticité et la prépondérance des facteurs environnementaux. Mais c'est peine perdue si l'on se souvient de

¹⁹¹⁰ Loison 2008, p. 307. Nous avons changé le temps du verbe être qui était à l'origine au futur. Aussi, et par honnêteté, il convient de dire que la plasticité dont il est question dans le texte de Loison diffère quelque peu de celle que nous envisageons en l'amalgamant à une évolutivité au niveau organismique. En effet, celui-ci discutait un propos de Caullery qui remarquait, comme il en a été question dans le corps du texte, d'une tendance croissante à l'autonomisation des êtres vivants. Mais la plasticité qu'il conçoit s'entend davantage comme une malléabilité des organismes en réaction au déterminisme extérieur venant de l'environnement, ce qui n'est pas sans rappeler l'idée d'induction environnementale de la variation.

¹⁹¹¹ Ibidem, p. 307. Il s'agit en fait d'une citation que Loison tire de l'œuvre de Costantin. Parce que nous n'avons pas lu cet ouvrage, le lecteur ne le trouvera pas, ainsi que celui de Caullery, en bibliographie. Néanmoins, il est avisé de lire Loison pour en apprendre sur ces auteurs et profiter des vues qui nous ont permis de progresser dans notre réflexion.

la liste de critiques que nous avons amassées à son sujet, et qui la rapprochent de la *fitness* en vertu de leur contextualité que l'on pourrait croire irrémédiable. En outre, l'un de ses composants, soit la variance environnementale affiche de même que la *fitness* une évidente pauvreté informationnelle, mais à un degré supérieur. En effet, cette variance n'est pas une quantité définie dans la théorie ; c'est davantage un amalgame de variables, et on la conçoit presque exclusivement par sa contribution à la variance phénotypique. C'est pour cette même raison qu'elle est à juste titre qualifiée de « variance résiduelle » (Hansen *et al.* 2011, p. 265). De plus, nous disions en section 8.1.2.2 que son ambiguïté s'accroissait davantage par tous ceux qui l'emploient comme un synonyme d'évolutivité au sens d'un potentiel de réponse des populations à l'action de la sélection, puisqu'elle inclut dans son expression la variance génétique additive. Cependant, nous avons alors mobilisé les auteurs précédemment cités afin de démontrer qu'on ne pouvait confondre les deux concepts. En effet, Hansen et ses collègues mirent en évidence la dissociation plus ou moins prononcée de ces deux acceptions en fonction des traits étudiés¹⁹¹² dont ils rendirent compte à l'aide de raisons que nous allons en partie présenter, parce que nous n'avons pas les moyens de toutes les exposer comme il conviendrait, et qu'il est préférable de se concentrer sur celles pouvant servir directement le progrès de notre enquête¹⁹¹³. Une première raison qu'il semble utile de mentionner implique la complexité de la relation entre l'héritabilité propre au trait considéré et aux valeurs de *fitness* qui lui sont associées¹⁹¹⁴. Une sélection normalisante peut réduire l'évolutivité comme potentiel de réponse à la sélection sans toutefois affecter la variance génétique additive (Hansen *et al.* 2011, p. 266). Cela fut remarqué également par Walsh et Lynch (2018, p. 160), puisqu'ils comprirent qu'une sélection stabilisante implique la non-linéarité de la transformation entre la valeur d'un caractère et de la *fitness*, et conséquemment qu'un caractère puisse « conserver une forte variance génétique additive quand bien même la variance génétique additive en *fitness* se rapprocherait de zéro. » Selon nous, ces remarques

¹⁹¹² Voici quelques exemples de la dissociation, ou plutôt de la plus ou moins grande corrélation entre ces deux sens de l'héritabilité ; pour les traits associés à l'histoire de vie, ils obtiennent un coefficient de corrélation $r = 0.09$. La décorrélation est encore plus marquée pour les traits comportementaux ($r = 0.06$). Seuls les traits physiologiques semblent autoriser que l'on confonde quelque peu les deux concepts ($r = 0.47$). Pour plus d'informations sur les valeurs présentées, nous renvoyons le lecteur à Hansen *et al.* 2011, p. 262-264.

¹⁹¹³ Cela dit, le lecteur pourra les découvrir en consultant les pages 267 à 270 de l'article mentionné. Parmi les motifs sur lesquels nous ne nous attarderons pas ici, citons néanmoins la corrélation entre les composants de la variance qui peut annuler la relation espérée entre la variance génétique additive et l'héritabilité, ou encore le fait que les traits complexes peuvent de nombreuses manières de changer.

¹⁹¹⁴ Notons que le caractère héritable de la *fitness* était présent dans la présentation axiomatique de l'évolution par sélection que proposa Lewontin (1970, p. 1), mais qu'il disparaîtra de ses formulations ultérieures, puisque c'est désormais la variation qui nous est introduite comme héritable (cf. Lewontin 1978, p. 220 ; Lewontin, in Levins et Lewontin 1985, p. 76). Nous suspectons derrière ce revirement que Lewontin avait senti toute la difficulté que posait la confusion entre ces deux hérabilités.

nous invitent à distinguer finement la stabilité du cadre sélectif de celle de l'environnement, puisque cette dernière peut à elle seule générer une forte héritabilité pour un trait (Hansen *et al.* 2011, p. 270) à propos de laquelle il est judicieux de déterminer dans quelle mesure elle peut être décorrélée des valeurs sélectives associées à ce trait. Or, c'est ce que nous nous proposons de faire en fractionnant l'évolutivité en deux composantes, mais encore en distinguant un couplage général de celui particulier que génère la sélection, étant donné que la bimodalité de son action se traduit différemment selon le rythme de l'évolution, ce qui fait que cette même donnée est susceptible de désobscurcir ce que la théorie place confusément dans l'idée de variance environnementale et indirectement d'héritabilité. Cette clarification devra être complétée par une description précise des flux d'énergie dans l'environnement et des quantités physiques qui en sont dérivées, comme nous le suggérons en présentant le cadre général dans lequel se construira une éventuelle simulation prédictive de l'évolution (cf. 9.1).

Mais revenons aux conclusions de Hansen et ses collaborateurs. Ils admettent (Ibidem, p. 268) que l'héritabilité ne peut nous servir uniquement en « tant que mesure de la réponse à la sélection artificielle », étant donné qu'il existe une corrélation négative entre l'héritabilité et le différentiel de sélection qui résulterait de l'hétérogénéité des « niveaux de variation environnementale » dans la nature, et que ces derniers sont négligeables dans les expériences d'évolution contrôlées. Ils tirent de ce constat l'explication de notre incapacité à produire en partant des données sur l'héritabilité des extrapolations d'une population à une autre, ou plus largement d'une échelle à une autre (Ibidem, p. 270), alors que c'est justement ce que l'on souhaiterait réaliser dans le cadre d'une théorie prédictive de l'évolution. Nous y voyons là une raison supplémentaire de préciser, comme nous le suggérons par la spécification des signatures rythmiques et l'inertie relationnelle, ce que cache la variance environnementale. Du fait de l'hétérogénéité de l'environnement, cette même variance peut agir comme un facteur d'inertie qui module le rythme de l'évolution, comme nous l'avons considéré en examinant *the breeder's equation* (cf. 8.1.2.2). Par cette considération, nous rejoignons leurs conclusions (Hansen *et al.*, p. 270), l'héritabilité et ses succédanés « ne devraient pas être utilisées comme une mesure du potentiel d'évolutivité dans les populations naturelles. » C'est pourquoi il nous a semblé pertinent d'évaluer ce potentiel par deux formes d'évolutivité dont les sens sont non ambigus, quoique leur conjonction puisse être délicate à estimer. Aussi, nous suggérons que nos deux composantes de l'évolutivité, parce qu'elles s'appliquent à différents niveaux de la hiérarchie organisationnelle, seront à même de traiter les problèmes d'échelles mentionnés et remplacer adéquatement l'héritabilité. En effet, notre proposition a pour mérite de délier les

deux types de continuité que porte le concept d'héritabilité utilisé par les généticiens. En effet, celui-ci opère une superposition entre une héritabilité qui se rapporte à la *fitness* et une autre qui se rapporte à des structures. L'héritabilité en *fitness* renvoie à un processus sélectif que nous interprétons comme la mesure d'un couplage entre les taux d'évolution d'un système biologique et ceux de la part sélective de son milieu. Ce couplage traduit véritablement le pilotage de la dynamique évolutionnaire par l'effet d'une force dominante, la sélection, qui contrôle l'état d'une variation réductible à un rythme qu'elle peut en fonction du contexte stabiliser, ralentir ou accélérer. Quant à l'héritabilité structurale, nous la rapportons à l'inertie constitutionnelle toutes les fois que l'on prête attention à la dynamique présente et passée d'un système biologique, mais encore son potentiel d'évolution abordé par la seule évolutivité recombinante. On peut ainsi établir un parallèle entre nos considérations et celles développées par Richard Lewontin (1970, p. 8) :

Le taux d'évolution est limité par la variation en *fitness* des unités sélectionnées. Cela a deux conséquences du point de vue de la comparaison entre les niveaux de sélection. Premièrement, la rapidité de réponse à la sélection dépend de l'héritabilité des différences de *fitness* entre les unités. L'héritabilité est maximale dans les unités où aucun ajustement interne ou réassortiment n'est possible, car ces unités transmettront à leurs unités-filles un ensemble d'informations inchangé.

Ici, l'on voit bien qu'il est question d'une héritabilité qui s'enracine dans les « différences de *fitness* entre unités » et d'une deuxième héritabilité dont on remarquera qu'elle est envisagée presque uniquement d'un point de vue structural, sans référence explicite à l'action de la sélection, car il est question d'un « réassortiment » interne que nous avons associé à l'inertie constitutionnelle et l'évolutivité recombinante. Cela dit, la sélection peut être saisie par l'idée de recombinaison, puisqu'elle décrit des combinaisons ou même des arrangements au sens mathématique, mais aussi dans une acception processuelle si l'on se concentre sur la mortalité différentielle. Ainsi, l'on comprend bien que l'inertie évolutionnaire peut être produite par l'action d'une sélection conservatrice ou d'une inertie constitutionnelle maximale qui relie de manière inextricable des structures biologiques, mais comme nous le suggérons avec Gould et Vrba, cette dernière possibilité ne peut véritablement devenir effective qu'en présence d'éléments physiquement et fonctionnellement liés à l'intérieur d'un corps au sens large, c'est-à-dire un organisme.

Quoi qu'il en soit, l'évolutivité recombinante peut être réalisée de différentes manières d'un point de vue structural, bien que nous ayons insisté sur le primat qu'il fallait accorder à la reproduction sexuée pour l'échelle populationnelle et à la plasticité du système nerveux chez les eumétazoaires (cf. 6.1.3.2). Pour mémoire, rappelons que c'est en la considérant que

Cope édifia sa doctrine de la non-spécialisation, mais aussi que le système nerveux réalise à nul autre pareil ce progrès que Julian Huxley associe aux adaptations tout-terrain, Thoday à la flexibilité, et Lewontin à la capacité homéostatique ; tout autant de mots et de labels pour dire l'évolutivité recombinaute comme mesure du gamut des variations accessibles par de simples réarrangements dans la structure d'une entité. Rappelons également que Lewontin semblait prêter une capacité antiévolutionnaire à la plasticité cérébrale qu'il convenait d'interpréter comme un ralentissement, si ce n'est un état de stase, affectant principalement la constitution génétique, la morphologie ou encore la physiologie, et donc un découplage entre la rapidité de l'évolution culturelle et l'évolution biologique. Néanmoins, le caractère hiérarchique de l'évolution biologique implique que des contraintes et des couplages en provenance des niveaux inférieurs d'organisation soient toujours possibles. En d'autres mots, l'apparition d'un mode rapide à haut niveau ne saurait les abolir. Ainsi, la question que posent les notions de rythme et d'évolutivité peut se résumer dans le cadre d'une théorie hiérarchique à la détermination du niveau auquel s'effectue le changement principal, celui qui semble dominer la dynamique d'ensemble car, dans le vocabulaire des couplages que nous avons adopté, il paraît entraîner le rythme des autres niveaux plus qu'ils ne l'entraînent, bien qu'en fait les niveaux inférieurs restent dans une conception réductionniste aux commandes puisqu'ils sont la condition des changements ayant lieu aux échelons supérieurs et qu'ils encadrent d'une façon ou d'une autre leur rythme d'évolution. Ainsi, et pour en revenir à l'évolution culturelle, il faut considérer qu'elle est contrainte dans un individu par les particularités de son architecture cérébrale, mais avant tout celle que l'on trouvera chez tout un chacun et qui nous destine à une senescence traduisant l'effritement progressif de l'évolutivité recombinaute réalisée par la plasticité cérébrale. En outre, la durée de vie contraint la quantité d'informations qu'un individu peut emmagasiner et l'on peut s'aventurer à cette hypothèse selon laquelle cette limitation invitait tôt ou tard son dépassement par la production de supports extra-cérébraux pour l'évolution culturelle qui permettront la démultiplication du potentiel qu'exprime l'évolutivité recombinaute en lui assurant une plus grande évolutivité cumulative. En d'autres mots, nous affirmons que les supports mnésiques non cérébraux, tant physiques que symboliques, confèrent à la plasticité cérébrale la cumulativité qui lui faisait défaut en vertu même de son évolutivité recombinaute qui génère un fort taux de changement et donc une remarquable labilité.

Il y a donc lieu de considérer encore la nature des transitions majeures de l'évolution avec les clés nouvelles que nous livrent nos deux concepts d'évolutivité. En section 3.3, nous

citions Maynard Smith et Szathmáry affirmant que l'évolution requiert des « répliqueurs héréditaires indéfinis [...] qui peuvent exister dans un nombre indéfiniment grand d'états, dont chacun peut être répliqué. » Dans notre perspective, cela signifie qu'un système ouvert, à l'évolutivité illimitée, est celui maximisant à la fois l'évolutivité cumulative et recombinante, et qu'en fonction du déséquilibre entre ces catégories complémentaires, on pourrait définir grossièrement les contraintes qui pèsent sur ce système et les transformations requises pour les compenser. On peut appliquer cette analyse aux acides nucléiques ou à la reproduction sexuée, mais nous préférons nous concentrer sur les particularités de l'évolution culturelle ou encore symbolique et que nous identifierons l'une à l'autre pour simplifier notre propos. Cette dernière dimension de l'évolution présente dans le cas général une évolutivité recombinante et cumulative que l'on pourrait croire illimitées. En effet, il n'existe pas *a priori* de contraintes physiques qui viennent borner les réassortiments entre les *atomes* de l'évolution culturelle, pas plus que l'on n'entrevoit de raisons qui viendraient empêcher dans une histoire le nombre de pages qu'on peut lui ajouter. Bien entendu les supports physiques de cette évolution vont restreindre ses potentialités, ainsi que son rythme¹⁹¹⁵. Aussi, il faut concevoir que l'évolution culturelle est capable de générer d'elle-même, mais de manière locale et sans doute réversible, des contraintes qui sont fixées par l'usage, c'est-à-dire par le produit des associations entre symboles et idées duquel résulte une sorte d'inertie constitutionnelle applicable à l'évolution culturelle¹⁹¹⁶. Mais ces contraintes peuvent être extrinsèques si l'on considère que des objets de la sphère culturelle se trouvent strictement associés à des valeurs sélectives, comme on peut le croire pour des doctrines religieuses à propos desquels on ne manquera pas de noter la formidable inertie, malgré les innovations et les schismes. Quoi qu'il en soit, l'évolution culturelle présente un potentiel de recombinaison si extraordinaire et une vitesse si grande par rapport aux personnes qui lui servent de véhicules qu'on puisse supposer que le neutralisme et les découplages caractérisent de manière massive, mais non exclusive, sa dynamique¹⁹¹⁷.

Nous pouvons revenir à l'interrogation que suscitait en nous la lecture de Thoday. Le rythme extrême de l'évolution culturelle a créé un environnement si fluctuant que la flexibilité phénotypique devait nécessairement l'emporter sur la flexibilité génétique comme solution pour que les humains s'y maintiennent adaptés, mais il faut ajouter à cette remarque qu'il y a

¹⁹¹⁵ De même, on pourra effectuer, comme d'autres l'ont assurément fait, un parallèle entre les échanges ou recombinaisons que permet la reproduction sexuée et leurs conséquences sur le rythme de l'évolution, avec ceux qu'effectue une personne au cours de son existence, ou encore des cultures entre elles.

¹⁹¹⁶ Il faudrait déterminer dans quelle mesure le principe de non-contradiction vaut contrainte pour l'imagination.

¹⁹¹⁷ Un tel découplage, fonction de la différence du rythme de renouvellement d'un élément porté ou transmis et d'un élément porteur, est aussi considéré par Williams (1992, p. 15).

fort à parier que ce rythme n'eut pas été aussi grand s'il n'était pas lui-même animé de temps à autre par un darwinisme des idées qui s'associe tantôt à celui des corps. C'est une question qui demande un examen attentif, car elle admet pour prolongement ultime l'existence d'un point d'arrêt de l'évolution culturelle, mais aussi de l'évolution biologique à laquelle elle est attachée, puisque l'on peut envisager un avenir dans lequel la compétition des corps et des idées aura enfin cessé, bien que nous n'excluons pas que la première puisse se délier de la seconde par une émergence révolutionnaire qui reste peu probable étant donné que l'histoire biologique nous a davantage accoutumés à l'empilement des dynamiques plutôt qu'à leur substitution pure et simple. Quoi qu'il en soit, cet horizon doit nécessairement indiquer le terme de notre enquête, car s'il existe une fin pour l'évolution culturelle, celle-ci engage d'un seul tenant la question du progrès de l'Homme considéré dans sa constitution physique, morale, et sociale, et en un mot sa résolution, définitive ou sans cesse ajournée, de la lutte pour l'existence. Il ne faut pas reculer devant ces interrogations aussi vertigineuses qu'elles puissent nous paraître, et nous devons accomplir le grand saut en plongeant dans le futur de notre espèce.

Chapitre X

Le futur de l'Homme et la prédiction de l'évolution

Introduction de ce chapitre

Kant (1800, p. 26) a rassemblé les nombreuses interrogations que l'on peut poser en philosophie sur la nature de l'Homme et l'étendue de ses perspectives dans cette série de questions : « 1° Que puis-je savoir ? 2° Que dois-je faire ? 3° Que puis-je espérer ? 4° Qu'est-ce que l'Homme ? » Cette tétralogie étant posée, il nous faut avouer que nous considérons comme Marjorie Grene (1995, p. 107-112) et Jean Gayon (2004, p. 293) que l'on peut repartir de l'apport darwinien pour investir et conférer à cette fameuse série une profondeur historique qu'elle ne saurait acquérir sans son aide¹⁹¹⁸. Nous avons d'ailleurs soutenu que c'est toute la philosophie de l'histoire qui pourrait profiter de l'évolutionnisme pour opérer une véritable réjuvenation de son contenu *moral* abîmé par la déroute de ses principaux représentants qui fut infligée par la main même de l'histoire¹⁹¹⁹. En vue de cette régénération, nous avons imposé une deuxième condition. Nous disions que la philosophie de l'histoire devait entamer une mutation afin qu'elle ne s'identifie plus à la chouette hégélienne que nous prenions pour le stigmate d'une philosophie dont la clairvoyance n'a d'yeux que pour le passé (cf. section 2.2.1). En d'autres mots, il faut prédire l'évolution. Sans même modifier les interrogations que Kant nous a léguées, on peut d'ores et déjà les accorder au futur de notre descendance ou celle de notre prochain. Il faut donc leur apporter des réponses, et c'est ce que nous ferons, puisque nous avons l'imprudence de croire que c'est là le but de la philosophie.

Voici comment nous procéderons pour couvrir dans un temps bref les questions portant sur le futur de notre espèce. Nous commencerons par dégager les particularités remarquables de notre dynamique évolutive (10.1). Puis, nous interrogerons des scénarios portant sur son

¹⁹¹⁸ Par honnêteté, il convient de dire que si nous partageons bien avec ces auteurs la même appréciation générale quant à l'affinité de la philosophie de la biologie, et dirions-nous de l'évolution, envers ces quatre interrogations, Grene et Gayon interprètent la portée de cet apport avec des sensibilités qui leur appartiennent.

¹⁹¹⁹ Empruntant la formule d'un Alfred Loisy (1902, p. 111), nous pourrions dire que Hegel (1807) annonçait l'absolu, et c'est le postmodernisme qui est venu. Quant au marxisme, on a tôt fait de l'enterrer avec les régimes qui s'en réclamaient, pour proclamer par une lecture nonchalante de Fukuyama (1989 ; 1992) la fin de l'histoire. Un pessimiste pourrait s'en tenir au diagnostic d'Adorno (1966, p. 3) : le monde était gros d'un changement, mais « il a avorté ». Soit, mais la philosophie de l'histoire est sur le point de connaître un recommencement, ce que l'on pourrait croire banal en philosophie, mais pas si l'on considère son rapport à la nature. En effet, quand Löwith (1949, p. 237) déclare que « Le problème de l'histoire ne peut pas être résolu au sein de son propre domaine », car on n'y trouve pas « la moindre indication d'un sens global et ultime », les évolutionnismes cosmique et biologique montrent l'un par les extinctions passées et l'autre par une possible disparition de la vie, un sens global effrayant, mais qui peut générer en l'Homme la volonté de défaire l'apocalypse annoncée.

futur et les préoccupations qui secouèrent les savants à ce sujet, ainsi que les jugements qu'ils purent émettre pour que l'on réponde à la deuxième question kantienne d'un point de vue évolutionnaire, et que l'on guide au mieux les prochains pas d'*Homo sapiens* (10.2). Il convient de préciser que notre corpus intégrera des textes de natures variées, avec des exposés doctrinaux, un petit nombre d'ouvrages d'anticipation, et principalement ceux écrits par des sommités de la biologie évolutive¹⁹²⁰, mais encore des travaux de philosophes, scientifiques et penseurs. Pour terminer, nous livrerons ce qui s'apparente plus à un sentiment qu'à un raisonnement bien formé sur la valeur paradoxale de notre capacité à prédire l'avenir (10.3).

10.1. Du passé au présent : considérations sur la dynamique évolutive de notre espèce

Précédemment, nous citions Lewontin qui associait à la plasticité cérébrale une capacité antiévolutionnaire. Si c'était bien le cas, et hormis quelques variations anecdotiques, le futur de notre espèce ne concernerait presque rien d'autre que l'évolution culturelle. On a d'ailleurs reproché à cet auteur et l'un de ses plus proches collègues de laisser entendre ou que notre évolution biologique était finie depuis une antique période, ou qu'elle s'était arrêtée, selon l'expression consacrée par les défenseurs de la sociobiologie et ses succédanés, au niveau du cou, offrant ainsi aux choses de l'esprit un empire qui n'appartient pas à la biologie. En effet, le collègue dont il a été question – S.J. Gould – prétexta de la célérité de l'évolution culturelle pour émettre ce jugement malheureux : « c'est pour cette raison que la sélection naturelle est pratiquement devenue insignifiante dans l'évolution humaine. Il n'y a pas eu de changement biologique dans notre espèce depuis 40.000 ou 50.000 ans. Tout ce que l'on appelle la culture et la civilisation fut construit avec le même cerveau et le même corps [que nos ancêtres]¹⁹²¹. »

¹⁹²⁰ Nous pensons notamment à Galton 1910 ; Haldane 1924b ; 1927 ; Muller 1935, et tant d'autres. Le lecteur intéressé pourra à l'occasion consulter l'ouvrage de Dixon (1990) que nous n'évoquerons pas tant dans la suite du texte car cette « anthropologie du futur » nous a paru plus plaisante que riche sur le plan théorique, bien qu'on y trouve ici et là des discussions informées sur les particularités morphologiques et adaptatives présentées par les espèces, à vrai dire pittoresques, qui descendront de l'Homme par les voies de la sélection ou du génie génétique, comme l'aquamorphe adapté à l'eau, le vacuomorphe à l'espace, l'homme-machine, les variétés de *dweller* adaptés aux écosystèmes des plaines, des forêts, de la Toundra, etc.

¹⁹²¹ Gould 2000, p. 19. Pour en savoir plus sur les vues de Gould à propos de l'évolution culturelle, il convient de lire Gould 1996, p. 269-271. Solomon (2016, p. 7) a cru pouvoir rapprocher la déclaration que nous avons produite de celle-ci que l'on doit à Mayr (1963, p. 652) : « Nous ne pouvons pas échapper à la conclusion que l'hominisation de l'Homme s'est soudainement arrêtée. » Cependant, le propos de Mayr est moins suspect que celui de Gould, puisqu'il se rapporte spécifiquement à l'évolution de la capacité crânienne et notamment à l'effet limitant de la taille du bassin féminin. En outre, le reste du texte, comme les autres œuvres de Mayr, nous suggèrent que l'évolution biologique humaine est tout sauf terminée. Cela dit, le lecteur trouvera chez Wallace (1864 ; 1870b) des formules qui donnent à penser un quasi-arrêt de l'évolution corporelle depuis que les facultés intellectuelles de l'Homme se sont développées, quoique cela ne concerne pas tout le corps, puisque le visage et

Plus tempérées furent les déclarations de Darwin (1871[2013], p. 404) et Julian Huxley (1957, p. 21) puisqu'ils considèrent que le développement de ce que le premier appelle les « qualités morales », et le second la sélection culturelle ou « psychosociale », tendent à remplacer la sélection naturelle au fur et à mesure de leurs progrès respectifs. Il n'y aurait donc pas lieu de considérer la substitution complète d'une dynamique par une autre comme nous l'avons récemment discuté (cf. 9.3). C'est également l'opinion de Dobzhansky (1962b, p. 287) pour lequel l'Homme évolue encore et toujours. D'après lui, « rien n'est plus faux » que d'affirmer de l'évolution culturelle qu'elle ait pu prendre le relais. Il est donc préférable de saisir qu'elles sont « entrelacées » comme le fit Muller (1959, p. 439), ce qui est traduisible selon les clés de lecture que nous avons proposées au chapitre précédent. Par exemple, l'évolution culturelle peut accélérer l'évolution biologique et l'on peut concevoir des analogues aux contraintes, mais encore aux échanges qu'effectue la reproduction sexuée dans ce domaine¹⁹²². En somme, l'évolution culturelle est capable de moduler l'action des différentes forces évolutives, et c'est tout particulièrement vrai de la sélection naturelle, bien que nous ayons admis que leur découplage pouvait être considéré comme la situation la plus fréquente¹⁹²³.

Quoi qu'il en soit, notre espèce dispose d'une diversité génétique amplement suffisante pour que la sélection fasse son office, et cela est d'autant plus vrai que notre population est importante¹⁹²⁴. En effet, à chaque génération une personne présente entre 91 et 238 nouvelles mutations, soit une valeur moyenne de 175 mutations par génome et par génération¹⁹²⁵. Mais les taux de mutation ne sauraient à eux seuls nous assurer que la sélection naturelle peut agir

la beauté sont appelés à subir quelques modifications, mais il reste que sur la base de ces considérations, Wallace (1870b, p. 327) croit qu'il n'y aura que peu de changement physique dans l'avenir. Nous y reviendrons en section 10.2, mais le lecteur intéressé par une réflexion sur les taux d'évolution dans le passé de notre espèce, et l'applicabilité de la théorie des équilibres ponctués comme du concept de stase pour décrire ce passé pourra consulter McHenry (1994) ou encore Gould 2002, p. 1173 *sqq.*, ainsi que la page 846 de l'édition originale.

¹⁹²² Sur cette accélération et l'existence de contraintes dans l'évolution culturelle, voir Huxley 1957, p. 22 et 32. Pour ce qui est de l'accélération de l'évolution biologique par l'évolution culturelle, le lecteur pourra examiner avec la prudence qui convient les thèses de Cochran et Harpending (2009) qui suggèrent une démultiplication du taux d'évolution pour certains allèles en lien avec l'agriculture. Ils postulent que de nombreuses adaptations cognitives furent sélectionnées pour cette niche écologique, mais c'est une hypothèse que l'on trouvait déjà chez Huxley (1941, p. 58) évoquant à ce sujet la tendance au calcul et à la prédiction, le goût de l'effort, etc. Voir aussi Hawks *et al.* (2007, p. 20757) sur l'influence d'une évolution culturelle rapide sur la variance reproductive.

¹⁹²³ Cf. 9.3. Le lecteur pourra également profiter des conclusions de El Mouden *et al.* 2013. Ils envisagèrent une évolution culturelle dans laquelle la sélection culturelle maximise la *fitness* culturelle et mobilisèrent l'équation de Price. Cependant, ils considèrent également les conditions de découplage entre les deux évolutions, leurs antagonismes et leurs possibilités d'alignements. Parmi ces alignements, on pourra considérer le fait religieux avec Huxley (1957, p. 280-281) puisqu'il qualifia les religions d'adaptations permettant de faire face aux grandes questions sur le monde. Dans cette perspective, le nihilisme semble évidemment maladaptatif.

¹⁹²⁴ Sur la relation entre taille des populations et l'accélération de l'évolution par l'augmentation consécutive du réservoir de mutations disponibles, voir Hawks *et al.* 2007, p. 20753. Ces mêmes auteurs associent cette dynamique aux migrations de notre espèce durant le Pléistocène supérieur (Ibidem, p. 20756).

¹⁹²⁵ Nachman et Crowell 2000, p. 302. On trouve des valeurs nettement inférieures chez Drake *et al.* (1998, p. 1674) qui donnent un nombre moyen de mutations nouvelles par zygote de 64.

efficacement si la variance en *fitness*, ou du moins une variance portant sur des indicateurs courants de la valeur sélective, n'est pas considérable. À ce propos, Fisher (1930, p. 190) a pu mettre en évidence une forte variance pour ce qui est de la fécondité, dont il attribue une part non négligeable à la chance. Il y aurait « donc suffisamment de place pour une sélection assez intense¹⁹²⁶ » dans notre espèce comme le note Crow (1958, p. 763-764) dans un article où il introduisit son index permettant de mesurer les opportunités de la sélection par le rapport entre une variance en fécondité et une variance en mortalité. Ainsi, la sélection peut toujours opérer en tirant parti des écarts de fécondité, même si la variance en mortalité s'effondre du fait des progrès de la médecine (Mayr 1963, p. 657). Cela dit, la mortalité précoce n'a pas toujours été aussi faible qu'elle ne l'est à présent. D'ailleurs, Fumagalli *et al.* (2011) laissent entendre que les pressions de sélection exercées par le parasitisme ont été dominantes dans l'histoire de notre espèce. La sélection n'a donc pas cessé de cibler l'Homme pour qu'il suive un chemin entièrement distinct du reste de la nature il y a quelques dizaines de millénaires, comme l'annonçait Gould qui affirma par ailleurs que les différences génétiques entre les populations de notre espèce devraient être négligeables. Si l'étendue précise de cette diversité, dont chacun sait qu'elle fait l'objet de controverses qui ne semblent ni tarir, ni se départir d'une regrettable contamination idéologique, n'est pas pleinement documentée, il reste que la sélection a profité des conditions variées qu'éprouvèrent nos prédécesseurs sur cette Terre pour modeler des adaptations locales qui suscitent plus l'étonnement scientifique que les débats viciés¹⁹²⁷. Évidemment, elle ne saurait expliquer à elle seule la diversité intraspécifique qu'exhibe notre espèce, car d'autres forces y ont contribué, et notamment la dérive, dont on peut estimer qu'elle a tenu un rôle notable dans le passé et qu'elle continue d'intervenir¹⁹²⁸, et ce d'autant plus que des « contraintes sélectives se sont amenuisées » de telle sorte que notre espèce thésaurise à ce jour une importante variabilité synonyme de potentiel adaptatif. Nous évoquons là le diagnostic de Templeton (in Losos *et al.* 2014, p. 812) qui opposa un vibrant « non » à la question de savoir si notre espèce avait cessé d'évoluer (Templeton 2010). Cet auteur considère que l'on doit penser notre histoire comme le résultat d'un arrangement particulier des influences qui se font entendre dans le concert des forces évolutionnaires (Losos *et al.* 2014, p. 811). Ce sont ces mêmes forces, avec l'action conjointe des facteurs

¹⁹²⁶ Crow 1958, p. 764. Le lecteur trouvera un commentaire de cet index et une formule semblable à celle que nous venons de citer chez Dobzhansky 1962b, p. 160-161.

¹⁹²⁷ Sur le rapport entre la diversité génétique et les barrières géographiques, voir par exemple Peter *et al.* 2019. Rees *et al.* (2020, tableau 1) présentent quant à eux une vue synoptique de ces adaptations locales et de leur base génétique. Un exemple fort étudié dans la littérature concerne l'adaptation à la vie dans les hauteurs, dont on remarquera avec l'exemple des Andins et des Tibétains qu'elle est multiréalizable (e.g. Beall 2007).

¹⁹²⁸ Cf. les travaux de Cavalli-Sforza 1969 ; Ackermann et Cheverud 2004, ou les considérations exprimées par Wright (1932, p. 364) et Wilson (1975, p. 300) sur l'importance de son action dans notre espèce.

environnementaux et des spécificités du genre humain, qui expliquent les tendances plus ou moins récentes que l'on peut découvrir dans la littérature scientifique¹⁹²⁹.

Mais concentrons-nous sur le cas de la sélection naturelle chez l'Homme puisque nous l'avons dignifiée en l'établissant comme le pouvoir dominant la dynamique évolutionnaire. Nous disions que la réduction de la mortalité imputable aux progrès de la civilisation et des sciences n'avait pas annulé le potentiel d'action du mécanisme sélectif. Cette réduction généra pourtant de poignantes inquiétudes chez les savants que nous évoquerons dans la prochaine section, car nous préférons nous concentrer ici sur des spécificités de la sélection chez l'Homme. En section 5.3, nous nous rangions derrière l'avis de Garrett Hardin à propos d'un processus sélectif qui ne saurait disparaître, mais seulement adopter de nouvelles formes. Plus récemment, nous considérons qu'une difficulté cruciale s'opposait à la conception d'une simulation prédictive de l'évolution. Celle-ci tenait à la délimitation d'une coupure entre un système biologique et son référentiel sélectif ; la césure est d'autant plus complexe à établir que des dynamiques peuvent se superposer les unes aux autres, comme c'est le cas pour la sélection qui vise des individus en eux-mêmes et en tant qu'ils appartiennent à un sexe, mais aussi celle qui départage des groupes potentiellement en conflit. C'est pourquoi il nous faut dire quelques mots de cet emboîtement. Commençons par la sélection de groupe. Notre statut d'espèce dominante fait que nous ne rencontrons pas « d'adversaire sérieux » selon la formule de Monod (1970, p. 204). D'où cette conséquence : la compétition intraspécifique éclipse presque totalement la compétition interspécifique. Et comme nous l'envisagions avec Darwin, cette compétition au sein de notre espèce n'oppose pas uniquement des individus esseulés, mais également des groupes. Il existe même chez certains savants une concomitance entre l'affaiblissement d'une sélection œuvrant par la mortalité différentielle par des causes aussi bien intrinsèques qu'externes, et le renforcement de la sélection de groupe dans notre espèce.

¹⁹²⁹ Citons, parmi les tendances anciennes les plus remarquables, la réduction de notre force musculaire et l'augmentation du volume crânien dont la base génétique a été étudiée par Oh Hye *et al.* 2015. Cette double tendance est interprétée comme un compromis adaptatif attendant à la réallocation de l'énergie des muscles vers le cerveau, mais encore pour une plus grande endurance par Bozek *et al.* (2014) qui se refusent à l'extrapoler en raison de l'abondance alimentaire qui caractérise notre temps. Aussi, nous mentionnerons l'évolution de notre dentition qui s'explique par la diversité des régimes alimentaires contraints par les spécificités locales (Von Cramon-Taubadel 2011 ; Katz *et al.* 2017), mais encore le jeu conjugué des contraintes développementales, de l'alimentation et de la sélection, comme l'a démontré à propos des dents de sagesse Carter (2016) dans sa thèse. Pour ce qui est des tendances récentes, notons les travaux de Sanjak *et al.* (2018) qui mirent en évidence l'action bien présente d'une sélection stabilisante, mais faible dans les populations contemporaines ; Fields *et al.* (2026) qui documentèrent l'évolution récente de traits dans les populations d'Angleterre sur les deux derniers millénaires, et enfin Byars *et al.* (2010) qui exploitèrent les résultats de l'étude Framingham pour mettre en évidence une sélection étirant la durée de la période reproductive chez des habitants du Massachusetts (voir encore Solomon 2016, p. 85 *sq.*). Toutefois, les changements de la ménarche et de la ménopause s'observent dans de nombreux pays développés, et pour la première, il semble plus prudent d'impliquer les progrès sociaux, et notamment l'amélioration de la qualité de la nutrition. Sur ce sujet, voir Kirk *et al.* 2001 ; Milot *et al.* 2011.

Ce basculement est tout à fait visible chez Darwin, mais encore chez Greg et Wallace¹⁹³⁰. Un autre fait d'importance à considérer dans notre simulation prédictive concerne l'entrelacement de la dynamique sélective avec l'évolution culturelle. À ce propos, il convient de remarquer que l'hérédité culturelle semble donner à la sélection de groupe une puissance qu'elle n'aurait pas autrement (cf. Okasha 2006, p. 159), et ce d'autant plus que les conditions requises pour son action, à savoir une forte variance intergroupe mais une faible variance intragroupe, sont rarement réunies (Losos *et al.* 2014, p. 197). Du point de vue génétique, on pourra envisager que la conjonction de la sélection de groupe et l'évolution culturelle est suffisamment forte pour induire la promotion d'allèles favorisant les comportements qu'une culture, ou encore une religion, en viennent à valoriser. La sélection de groupe peut en outre expliquer des phénomènes sociaux, à l'instar de l'ethnocentrisme et ses analogues, mais encore s'appliquer effectivement à l'histoire, que celle-ci porte sur de modestes tribus ou de vastes empires¹⁹³¹.

Quant à la sélection sexuelle, il faudra bien qu'elle soit également paramétrée dans une simulation prédictive en raison de son importance décisive pour notre espèce, comme nous l'a suggérée doublement Charles Darwin par le titre de son ouvrage de 1871 et l'ampleur des développements qu'il lui a consacrés¹⁹³². En recyclant la métaphore des vases communicants, nous pourrions concevoir qu'elle est d'autant plus grande que la sélection naturelle dans sa forme canonique est affaiblie¹⁹³³. Mais ce n'est là qu'une spéculation, et il faut s'assurer avec les données dont on dispose de la réalité de son action. Nonobstant l'évidente sélection intersexuelle des femelles par les mâles de notre espèce¹⁹³⁴, nous allons nous concentrer préférentiellement sur la sélection opposée, puisque c'est elle qui semble dominer dans le règne animal, et qu'un traitement complet du sujet serait hors de propos. Premièrement, il faut noter que les hommes peuvent faire l'objet d'une sélection dans la mesure où ils exhiberaient une plus grande variabilité et que le sexe-ratio est très largement déséquilibré dans les jeunes

¹⁹³⁰ Wallace (1864, p. 162) conçoit que la sélection agit fortement sur des animaux qui sont isolés et ne dépendent que d'eux-mêmes, mais ce n'est plus le cas de l'Homme chez lequel son action est « contrôlée ». Il laisse entendre que la sélection pour des qualités, telles que la sympathie, qui bénéficient à la cohésion d'un groupe sont justement celles qui président au déplacement d'une sélection ciblant l'individu vers une forme départageant ce qu'il appelle des races, des communautés ou encore des tribus dans la lutte pour l'existence. On retrouve donc à peu près le raisonnement de Darwin (1871). Quant à Greg, il reconnaît également « l'échec » de la sélection naturelle comme l'indique le titre de son article, tout en admettant une reconfiguration de son action opposant des cibles mal délimitées, puisqu'il est question de races, de civilisations ou encore de nations.

¹⁹³¹ Sur les applications que nous venons de mentionner, voir par exemple Wilson, in Sober 1994, chapitre 7 ; Wilson et Wilson 2007, p. 343 ; Hertler *et al.* 2020.

¹⁹³² Mais un non-darwinien en reconnaîtra aussi l'importance. Nous pensons à Rostand 1939, p. 30 ; 1953, p. 82.

¹⁹³³ Il en est effet possible que les conditions écologiques, comme la dangerosité du milieu dans le monde naturel, ou les conditions socio-économiques dans nos sociétés, modulent l'intensité de la sélection sexuelle. Sur cette hypothèse, voir par exemple les expériences de Endler 1983, mais aussi Marcinkowska *et al.* 2019.

¹⁹³⁴ Comme le relève à raison Touraille (2005, p. 193 et 200), le caractère exceptionnel de la sélection sexuelle exercée massivement par les mâles dans notre espèce est une hypothèse sous-étudiée chez Darwin.

âges en faveur de ce sexe¹⁹³⁵. La possibilité de son action étant certaine, nous pouvons à présent préciser les traits sur lesquels se porte son influence, ainsi que son mode de sélection. On pourra d'abord vérifier l'existence d'une sélection directionnelle massive des mâles en raison de leur musculature par les femelles, ce qui explique en grande partie le dimorphisme sexuel relatif à la force qui reste une donnée absolument cruciale pour rendre compte d'une variété de réalités sociales, et en particulier la division sexuelle du travail¹⁹³⁶. La sélection sexuelle peut également agir de manière normalisante pour des traits physiques¹⁹³⁷, mais encore pour des traits mentaux et d'autres qui se rapportent au statut social comme l'ont observé Gardner *et al.* (2020) en documentant l'existence d'une sélection sexuelle purifiante. Cela nous amène à considérer l'intrication de la sélection sexuelle avec l'évolution culturelle avec ce que Fisher appelle la « sélection sociale¹⁹³⁸ ». Pour ce qui est de l'évolution culturelle, il est tout autant manifeste que le dimorphisme produit par la sélection sexuelle apposa sa griffe au cœur des cultures humaines, de leurs productions comme de leur organisation, mais l'on reconnaîtra également que l'inverse est vrai¹⁹³⁹. Quand bien même la sélection sexuelle pourrait venir renforcer de manière synergétique l'action de la sélection générale, il convient d'admettre avec Fisher (1930, p. 247) que la sélection sexuelle est « exercée par l'opinion tribale » qui fixe par l'éducation, les représentations artistiques et tant d'autres méthodes, ce que l'on doit estimer chez un partenaire. Comme le rappelle Gouz (2010, p. 503) à la lecture de Haldane (1938), la *fitness* est tout à la fois un concept biologique et un « jugement social ». Et s'il existe du point de vue de l'organisation sociale des coûts et des bénéfices que l'on peut associer à des génotypes (cf. Dobzhansky 1962b, p. 317), la sélection sexuelle pourra être chargée, contre une sélection naturelle fonctionnant par élimination mais qui est en grande

¹⁹³⁵ L'hypothèse d'une plus grande variabilité des mâles fait l'objet de nombreuses recherches et il nous semble périlleux de la confirmer pleinement en l'absence de preuves empiriques fortes, même si des indices tendent à confirmer sa réalité. D'un point de vue génétique, on pourra toutefois admettre le plus fort de mutation chez les mâles (cf. Drake *et al.* 1998, p. 1674 ; Nachman et Crowell 2000, p. 297). Quant à l'existence d'un sexe-ratio qui donnerait matière à la sélection, elle est bien documentée. Il semble qu'au moins 169 pays présentent un sexe-ratio de 1.07 en faveur des mâles si l'on considère les années de jeunesse. Cf. Murray *et al.* 2018, p. 2007.

¹⁹³⁶ Sur l'existence d'une sélection sexuelle qui favorise les mâles les plus musclés, voir la méta-analyse produite par Lidborg *et al.* (2022), mais encore les données sur l'écart de force abyssal distinguant les mâles des femelles de notre espèce que l'on pourra lire chez Leyk *et al.* 2004 ; Kataoka *et al.* 2023.

¹⁹³⁷ Il existe par exemple une sélection en faveur de traits physiques présentant des valeurs moyennes, et une contre-sélection des personnes ayant une forte asymétrie comme on peut le lire chez Little *et al.* 2007, 2011 ; Solomon 2016, p. 102-109. On suppose le plus souvent que l'asymétrie indique une mauvaise constitution génétique, mais cette relation reste amplement discutée (e.g. Scheib *et al.* 1999 ; Rhodes *et al.* 2001).

¹⁹³⁸ Cf. Fisher 1930, p. 256. Il ne faut pas confondre cette sélection avec la théorie homonyme de Roughgarden.

¹⁹³⁹ Déjà Darwin (1871[2013], p. 336) admettait que la sélection sexuelle avait participé au développement des arts. Voir encore Miller (2000a) à ce sujet. Pour ce qui est de l'organisation sociale, on pourra admettre que le « corps constitue le point d'ancrage de la pensée et de l'ordre social. » avec Héritier (2003, p. 9) et qu'il fut sculpté par la sélection sexuelle avec les évolutionnistes. Rappelons que Françoise Héritier fut la directrice de thèse de Priscille Touraille qui démontra que la sélection sexuelle pouvait être altérée par les particularités de l'ordre social en étudiant le dimorphisme de taille qui se manifeste dans notre espèce (cf. Touraille 2005 ; 2008).

partie neutralisée, de rétribuer les bons et les mauvais élèves de cette gradation par l'accès différentiel à la reproduction. La sélection sexuelle est donc biaisée de manière générale par l'organisation sociale (Darlington et Mather 1949, p. 56), mais elle l'est encore si l'on considère que les classes sociales diffèrent par leurs critères en matière de choix du partenaire. Cela entraîne des conséquences tout à fait cruciales dans la mesure où l'on peut concentrer des qualités génétiques par des relations homogames¹⁹⁴⁰. Il est certes difficile de saisir dans quelle mesure ce processus peut expliquer des inégalités que l'on observe dans nos sociétés ou quelles en sont les limites. Si l'on peut même envisager avec Dobzhansky (1962a, p. 114) que la sélection sexuelle puisse créer des classes spécialisées dans une société, il convient d'adopter une saine prudence en reconnaissant avec ce savant que les unions intergroupes limitent son action, et que l'on ne peut pas totalement confondre les catégories sociales et génétiques, puisqu'il faut considérer les potentialités que les circonstances n'ont pas amené à leur plein développement (Dobzhansky 1962b, p. 307-308). Par conséquent, toute tentative de prédiction que l'on pourra faire sur l'action de cette sélection devra intégrer les particularités de l'environnement culturel dans lequel elle s'effectue. Solomon l'a bien compris puisqu'il envisagea ses mutations qui résulteraient des nouvelles technologies de la séduction, mais encore des migrations généralisées¹⁹⁴¹. Quand on pense la sélection sexuelle, il faut toujours le faire en considérant les influences sociales et écologiques que nous avons mentionnées, le progrès technologique, mais surtout la sélection de groupe.

¹⁹⁴⁰ Sur cette question voir Huxley 1941, p. 58-59 ; Darlington et Mather 1949, p. 58 ; Dobzhansky 1962a, p. 114. Plus récemment Plomin et Deary (2015) vérifièrent que l'intelligence est bien le trait le plus corrélé au sein d'un couple, et ce bien avant d'autres traits, qu'ils se rapportent à l'apparence physique ou au comportement.

¹⁹⁴¹ Cf. Solomon 2016, ch. IV. Sur l'altération de cette sélection par les migrations, voir Rensch 1959a, p. 177.

10.2. Des préoccupations et des spéculations sur le futur du genre humain

Dans cette section, nous allons analyser quelques scénarios sur cet avenir que nous estimons dignes d'être considérés¹⁹⁴². Une fois que nous aurons exposé ces scénarios et les vives préoccupations qu'éprouvèrent les savants à propos des plus alarmants (cf. 10.2.1), nous envisagerons les actions, ou peut-être les remèdes, que des penseurs jugèrent à même de prévenir leur réalisation, et plus généralement de guider notre espèce sur la route qui lui reste à parcourir avant qu'elle ne s'éteigne à son tour (cf. 10.2.2).

10.2.1. Des spéculations sur l'avenir de notre espèce et des inquiétudes à propos de cet avenir

Nous commencerons par discuter d'une tendance à l'homogénéisation génétique dont on s'apercevra qu'elle ne semble pas préoccuper les savants outre mesure¹⁹⁴³, puisqu'ils ne la croient pas susceptible d'engager directement la survie de notre espèce, quand bien même elle serait corrélée à une réduction de la diversité que les biologistes ont pour habitude de tenir pour délétère. Quoi qu'il en soit, la littérature que nous avons consultée nous indique qu'elle est universellement reconnue, que ce soit par les modernes ou les anciens. Darwin (1871, vol. I, p. 241) lui consacra quelques lignes, mais c'est davantage Wallace (1871b, p. 329) qui la discuta et prédit qu'il n'y aura plus qu'une seule race dans un lointain futur. Mais cette homogénéisation, contre les multiples tensions raciales qui ont pu agiter notre humanité, sera

¹⁹⁴² Parmi les prédictions que nous n'avons pas choisi de développer dans les lignes qui vont suivre, on compte notamment des travaux sur l'évolution de notre microbiome en raison des changements d'alimentation, des progrès de la médecine et de l'hygiène (e.g. Solomon 2016, p. 125 *sqq.*). Aussi, il convient de préciser que nous discuterons certains des quatre scénarios que l'on peut trouver chez Ward 2001, p. 152. Les voici : 1. Stase de notre espèce ; 2. Spéciation à partir de notre espèce, sur Terre ou dans l'espace ; 3. Symbiose avec des machines. 4. Apparition d'une eusocialité avec répartition du travail dans des castes qui se distinguent génétiquement les unes des autres. Nous ne discuterons que peu le dernier scénario, car nous l'avons déjà évoqué, et ce en relation avec la possibilité d'une société véritablement communiste, et la formation peut-être nécessaire d'une caste reproductrice dédiée. Nous n'accorderons pas grande attention non plus au premier, étant donné que la stase nous semble tantôt inintéressante du point de vue phénoménal, et improbable d'un point de vue processuel si l'on considère l'absence d'une sélection forte et conservatrice qui serait à même de maintenir notre espèce dans cet état, ou encore le fait que la technologie peut nous fournir les moyens de surmonter les contraintes que porte en elle notre constitution et qui pourrait chez d'autres espèces verrouiller en partie leur évolution. Cela dit, de nombreux auteurs ont embrassé l'hypothèse de la stase pour le futur de notre espèce. Nous avons déjà évoqué dans une note les considérations ambiguës de Wallace à ce sujet, mais l'on pourrait croire que les partisans de l'autonomie de l'évolution culturelle, comme l'étaient les regrettés Gould et Lewontin, auraient pu adopter une telle perspective pour les raisons que nous avons indiquées. Ajoutons que Rensch (1959a, p. 172) a supposé que l'on ne dût pas s'attendre à de grands changements de notre cerveau ou de nos sens dans un futur proche.

¹⁹⁴³ Néanmoins, ce n'est pas le cas pour la population générale dans laquelle elle fait l'objet de prises de positions passionnées et suscite d'interminables affrontements idéologiques entre ceux qui prétendent appartenir à un bord du paysage politique ou à son opposé.

tout sauf irénique dans la mesure où elle résulte selon lui de la victoire des races les plus « morales » (Wallace 1864, p. 169). Nous disions qu'elle était jugée bénigne, car pour Mayr (1963, p. 657), elle se traduira essentiellement par la perte des adaptations locales, ce qui ne saurait poser de menace pour notre survie étant donné que l'on peut considérer avec Muller (1959, p. 428) que la technologie y remédiera. Or, il est judicieux d'évoquer la technologie, car c'est par elle que l'homogénéisation se réalise et s'accélère comme le note Rensch (1959a, p. 174-177) pour lequel elle semble inéluctable, vu que la sélection sexuelle, dont on peut croire avec Darwin qu'elle participe de la formation et du maintien des races, se révélera incapable de la contrer. Quoi qu'il en soit, le biologiste allemand la juge bénéfique dans la mesure où elle réduira l'homozygotie. C'est là une appréciation franchement optimiste que ne partagent pas les savants qui l'associent non seulement à une baisse de la diversité génétique et donc de la diversité générale de notre espèce¹⁹⁴⁴, mais encore une « érosion » concomitante de la diversité culturelle qui semble délétère pour la dynamique de notre espèce, comme l'avance Jacob (1981, p. 118). En effet, on peut considérer d'un point de vue évolutionnaire que cette homogénéisation est synonyme d'inertie comme nous l'avons discuté tout au long de cette thèse en établissant un lien étroit entre la variabilité et l'évolutivité¹⁹⁴⁵. Cependant, les choses ne sont pas aussi simples, car l'inertie se manifestera lorsque cette homogénéisation sera pour ainsi dire achevée, et d'ici là, les croisements accéléreront localement l'évolution en augmentant l'évolutivité recombinante. Un même raisonnement peut être tenu quant au rapport entre la diversité génétique et la diversité culturelle étant donné que les migrations généralisées peuvent induire une baisse des coefficients de parenté dans les populations et de ce fait limiter des comportements altruistes¹⁹⁴⁶, mais une fois que la tendance homogénéisante atteindra un seuil qui reste à définir, la variance intergroupe s'effondrera de sorte que l'on se trouve ou avec une humanité apaisée ou un individualisme prédominant. Ainsi, on voit que cette tendance, quoiqu'elle ne semble pas susciter chez les évolutionnistes les déclarations

¹⁹⁴⁴ Nous pensons à Wilson (2002, p. 75-77) pour lequel cette tendance va s'accélérer au XXI^e siècle. Il faut également noter que, pour ce dernier, cette réduction de la biodiversité humaine est en quelque sorte la jumelle de la diminution de la biodiversité engendrée par les activités humaines globalisées. Nous y reviendrons.

¹⁹⁴⁵ Sur l'inertie évolutive de notre espèce résultant de cette homogénéisation croissante, voir aussi Templeton, in Losos *et al.* 2014, p. 814, mais il lui attribue aussi une positivité en lien avec la réduction de certaines maladies.

¹⁹⁴⁶ Cf. Wilson 1975, p. 300. On peut d'ailleurs interpréter dans ce sens la baisse de confiance dans les sociétés multiethniques que mirent en évidence Dinesen *et al.* 2020.

enflammées qu'on lui prête d'induire dans le grand public¹⁹⁴⁷, présente une ambivalence d'un point de vue évolutionnaire en fonction de l'échelle de temps considérée¹⁹⁴⁸.

Venons-en à présent au corollaire de la tendance précédente. Les moyens de transport rapides et efficaces, mais encore les progrès de ce qu'on appelle couramment la globalisation, ont en quelque sorte contracté la carte du monde si bien que l'isolement génétique des populations est devenue presque impossible et l'on peut en dire de même à propos d'une éventuelle spéciation¹⁹⁴⁹. Même Huxley (1942, p. 572) qui discernait dans les « fantaisies prophétiques » un « passe-temps dangereux pour les savants » admet sans réserve que l'on peut exclure l'éclatement de notre espèce en des lignées divergentes. Contre son verdict et ses précautions, nous allons néanmoins présenter quelques scénarios dans lesquels cette issue jugée chimérique se réalise malgré tout. Le premier est sans doute le moins « fantaisiste » dans la mesure où il prend pour point de départ l'une des causes restreignant la possibilité des spéciations, à savoir la mondialisation, pour l'annuler. En effet, l'on peut envisager qu'en cas d'effondrement de la civilisation avec la perte corollaire de nos moyens technologiques, et ce quelle qu'en soit l'origine, des populations pourraient diverger comme elles le firent dans un temps reculé pour devenir ce qu'elles ont été dans la terminologie darwinienne et qu'elles ne sont plus à présent : « des espèces à l'état naissant¹⁹⁵⁰ ». Pour rester dans une approche darwinienne de la question, on pourra également concevoir qu'après l'homogénéisation, des sous-groupes se forment une fois encore sous l'effet d'une sélection sexuelle qui participa jadis à la genèse des races, et profitera cette fois-ci d'une stratification non pas ethnique mais sociale pour enclencher la divergence¹⁹⁵¹. Cependant, c'est là une perspective si douteuse

¹⁹⁴⁷ Toujours est-il que l'on trouvera bien sous la plume de quelques savants des formules qui font entorse à la rigueur scientifique, comme chez Peter Ward (2001, p. 141) qui qualifie de « plaisante » l'unique couleur que devrait présenter notre espèce dans dix mille ans.

¹⁹⁴⁸ L'ambivalence que nous avons mentionnée était déjà perceptible chez les auteurs réputés racistes du XIX^e siècle, comme l'a démontré Doron dans sa thèse en analysant la « mixophilie » latente ou manifeste du discours savant de l'époque, mais encore la positivité dynamique que l'on associait aux croisements entre les races, et par exemple dans l'œuvre de Gobineau. Sur ces questions, voir Doron 2011, p. 22-23, 531 et 541 ; Gobineau 1853, p. 1164 ; Cazes 1986, p. 338.

¹⁹⁴⁹ Nous suivons le diagnostic de Mayr (1997b, p. 259) qui n'invoqua pas seulement la mondialisation pour soutenir l'improbabilité d'une spéciation, mais encore notre forte valence écologique (cf. Mayr 1963, p. 643).

¹⁹⁵⁰ Nous reprenons là l'expression darwinienne *incipient species* que nous avons déjà commentée (cf. 6.1.2). Sur la possibilité d'une spéciation résultant d'un collapsus civilisationnel, voir par exemple Losos *et al.* 2014, p. 814.

¹⁹⁵¹ C'est une hypothèse que l'on trouve discutée chez quelques auteurs qui n'insistent pas tous sur l'importance d'une synergie avec la stratification sociale pour qu'elle se réalise. Citons néanmoins Solomon (2016, p. 9) qui la considéra en partant de l'œuvre de Wells (1895) où, grâce au procédé qu'indique le titre de l'ouvrage, l'auteur nous conduit en l'an 802701 pour y découvrir les Elois et les Morlocks. Enfin mentionnons qu'Oliver Curry (2006) a également donné un écho à l'œuvre de Wells en imaginant la bipartition future de l'humanité en deux groupes, dont l'un concentre toutes les qualités (beauté, santé, intelligence, haute stature), tandis que l'autre en est dépourvu, ce qui invite naturellement à considérer que les inégalités sociales et la sélection sexuelle aient pu produire ce résultat. Quoi qu'il en soit, il sera vertement critiqué par Coyne sur son fameux *blog* qui lui opposera

qu'elle rende crédibles les hypothèses suivantes qui semblent tirées d'un catalogue de synopsis dédié à la science-fiction. On peut ainsi suggérer que l'altération génétique, et même la production de superhumains (Ward 2001, p. 148), creuse un abîme entre les hommes d'antan et une race néoformée de sorte que la reproduction soit impossible, mais aussi qu'elle se distingue suffisamment par son phénotype qu'on puisse la traiter comme une nouvelle espèce, et que le racisme dont on pouvait il y a quelques lignes envisager la fin prochaine, soit en fait une réalité de l'avenir, étant donné que cette humanité augmentée pourra dépasser de très loin tous les écarts que l'on voudra bien placer entre les peuples du présent. Enfin, on peut croire que le départ d'une partie de notre espèce dans l'espace qu'elle cherchera un jour à coloniser s'accompagnera non seulement d'une évolution rapide due aux mutations (Solomon 2016, p. 167 *sq.*), comme aux contraintes adaptatives que ces explorateurs subiront. Déjà Haldane (1927, p. 302) imaginait qu'une partie de notre espèce s'adapte afin qu'elle puisse vivre sur quelques planètes dont Vénus, mais il ignorait alors l'enfer qui y régnait. En comparaison, les réflexions de Bonnet et Woltjer (2008, p. 281) sont davantage terre-à-terre. Ils rejettent que l'évolution dans l'espace soit une perspective envisageable et même souhaitable à court terme, car il convient d'optimiser notre existence sur une Terre que nous abîmons, en modifiant notamment notre utilisation de l'énergie, mais ils acceptent que sur le très long terme, seule la colonisation de l'espace nous permettra d'augmenter nos chances de survie en tant que lignée, bien que l'extinction soit en définitive inévitable (Ibidem, p. 293).

Au chapitre IV, nous avons mis en évidence la réticence extrême avec laquelle les savants ont appréhendé le concept d'extinction sans faire de référence particulière au destin de notre espèce. Mais comme nous le disions par ailleurs, cette éventualité n'était même pas considérée par de prétendus grands philosophes des siècles passés (cf. 2.2.1). À ce propos, même des connaisseurs en matière de biologie du siècle dernier se montrèrent incapables de véritablement l'accepter. Nous pensons à Teilhard de Chardin (1955, p. 190) qui exclut notre disparition par des cataclysmes, mais considère timidement notre fin par le chaos entropique généralisé, pour conclure que l'Homme est « irremplaçable ». Rostand (1963, p. 7) se montre presque plus prudent en admettant que si aucune catastrophe ne vient ruiner notre domination écologique, alors « l'homme peut compter que son bail planétaire lui sera maintenu durant des trillions d'années. » Des trillions ! Si seulement Rostand avait été Académicien dans le monde anglo-saxon, on aurait pu le croire mesuré. Mais laissons-là ces questions d'échelles, car

la tendance homogénéisante que nous avons discutée. Le lecteur retrouvera des liens internet menant à la fantaisie de Curry et la réponse de Coyne dans la section idoine de la bibliographie.

l'immortalité hypothétique que nous accorde le biologiste ne l'empêche pas de considérer notre remplacement par une version plus évoluée (*Homo sapientor*) ou encore le danger d'une rencontre avec des extraterrestres, et enfin celui que portent les œuvres de l'atome (Ibidem, p. 8-14). De même, Ward (2001, p. 155 *sqq.*) ne parvient pas à identifier clairement la cause de notre éventuel trépas collectif. Il lui semble qu'un cataclysme, comme ceux que nous étudîâmes au chapitre VII, puisse réduire la population mondiale, mais non nous supprimer. Sa plus vive inquiétude porte sur les impacts d'astéroïdes contre lesquels il réclame des mesures, mais ni la guerre atomique, ni le changement climatique et les maladies ne lui semblent capables de nous condamner à moins qu'ils ne nous affectent de manière conjuguée. D'ailleurs, il estime que nous puissions survivre jusqu'à la limite d'habitabilité de la Terre, ce qui nous distinguerait d'une espèce moyenne de notre classe qui présente une longévité typique allant de 1 à 3 Ma. Mais, avec une pointe d'ironie, il rappelle que nous n'en sommes qu'à nos débuts et que nous ne sommes peut-être pas une espèce moyenne (Ibidem, p. 167). Ainsi, on le voit bien avec ces trois auteurs, nous sommes « trop confiants » à propos de notre avenir, comme le dit Wells (1897, p. 178) qui remarque notre incapacité à penser notre propre extinction (Ibidem, p. 172). Scott Solomon, pour sa part, n'éprouve pas de telles difficultés. Il a en outre envisagé une hypothèse que les précédents ont manqué de considérer, soit notre fin par l'érosion progressive du gonosome Y à laquelle on peut associer une baisse continue de la fertilité. Sur cette extrapolation hypothétique – puisqu'il faut encore que notre technologie ne soit d'aucun secours, les prédictions varient fortement¹⁹⁵². Pour clore ce court paragraphe sur notre extinction, nous aimerions présenter une prédiction que firent les biologistes à propos de notre non-extinction. Pour Huxley (1942, p. 571), il est improbable qu'émerge une lignée semblable à la nôtre. La raison en est donnée par Simpson (1949, p. 286) qui conçoit que l'Homme ferme par sa seule présence bien des éventualités d'évolution : « aucun animal capable de rivaliser avec l'homme au point de vue de l'intelligence, de l'organisation sociale [...] ne fera son apparition tant que l'homme continuera à exister. L'homme a sa zone d'adaptation bien en main et il est tout à fait capable de la défendre. » Mais il n'exclut ni la

¹⁹⁵² Cf. Solomon 2016, p. 121. Sykes (2004) évoque une disparition dans 125.000 ans si rien n'est fait, mais l'on pourrait tout aussi bien garder un seul sexe ou produire un chromosome artificiel. Quant à Aitken et Graves (2002), ils prévoient la fin de l'Homme, dont on ne sait plus dire si la majuscule est appropriée, dans 10 Ma. Enfin, Hugues *et al.* (2012) considèrent le caractère aventureux de ces extrapolations en démontrant le rythme discontinu de ce processus à l'aune d'une comparaison de ce phénomène chez différentes lignées.

possibilité de notre disparition, et quoique cela lui paraisse improbable, ni celle d'une espèce prenant après notre extinction un chemin similaire à la nôtre¹⁹⁵³.

Soit, mais cela n'arrivera pas tant que nous savons utiliser à bon escient nos deux atouts les plus puissants : l'intelligence et la technologie. Le second atout nous semble, si tant est qu'elle poursuive son développement, à même de prévenir la plupart des causes d'extinction que nous avons jusqu'alors évoquées. La route sera longue, tout comme le sera celle qui mènera à la transformation génétique de notre espèce par les moyens qu'elle nous livrera et qui se rapprochent chaque jour d'un présent que de grands biologistes pensaient naguère inatteignable. Nous faisons là une référence à Monod (1970, p. 207) qui la traita comme une « illusion », car c'est quelque chose que la nature nous « interdit pour l'instant et sans doute à jamais », ou encore Muller (1959, p. 459) qui admet que les mutations dirigées ne seront pas à notre portée dans un proche avenir, quoiqu'il suggérât que l'on puisse produire le cas échéant des télépathes, mais l'on découvre une profusion de modifications possibles chez d'autres auteurs¹⁹⁵⁴. On peut se montrer dubitatif devant cet étalage phantasmagorique de potentialités à propos duquel il est difficile de trier ce qui peut advenir de ce qui restera scellé dans la fiction. Toujours avec Hermann J. Muller, on peut estimer raisonnable que l'on se contente de modifications qui améliorent l'adéquation du biologique au culturel, ou encore juger que ce que peuvent nous apporter les mutations dirigées resteront toujours limitées en comparaison des produits d'une technique transcendant les capacités de la matière organique. Ici encore, il y a dans la promesse de l'homme augmenté de nombreuses possibilités à envisager¹⁹⁵⁵, mais nous commencerons par étudier la plus néfaste du point de vue évolutionnaire. Samuel Butler

¹⁹⁵³ Ibidem, p. 285. Cette considération ne manque pas de nous évoquer la contingence de l'histoire que nous avons pourtant critiquée d'un point de vue philosophique. En effet, on peut lire chez Russell et Séguin (1982) la description d'une espèce proche des raptor, un troodontidae présentant un important coefficient de céphalisation. Les auteurs imaginent que si la crise K/T n'avait pas frappé sa lignée, il aurait peut-être évolué pour gagner en intelligence et même ressembler étrangement à l'Homme sur le plan physique, ce qui valut à Russell de nombreuses critiques. Quoiqu'il en soit, cette histoire contrefactuelle nous invite à laisser, en l'absence d'une connaissance qui tutoie l'omniscience, entrouverte la porte de l'histoire, comme le fit Séguin de manière critiquable avec son dinosauroïde. Sur ce dinosaure qui n'est jamais devenu homme, voir aussi Losos 2017.

¹⁹⁵⁴ Par exemple, Huxley (1942, p. 574) discute de facultés mentales qui pourront être améliorées par la génétique, comme nos capacités mnésiques et de raisonnement, notre perception, etc. Ward (2001, p. 151) imagine que l'on se dote d'un mode de nutrition autotrophe, mais il reconnaît que nous devons démultiplier le rendement médiocre de la photosynthèse. Enfin, il envisage la production de castes génétiquement distinctes, ce que nous avons déjà discuté en rapportant l'avènement d'un état communiste à la suppression de la compétition reproductive, mais encore avec la possibilité d'un racisme et des inégalités magnifiés dans l'avenir.

¹⁹⁵⁵ Pour une discussion générale et d'un point de vue historique et philosophique du concept d'Homme augmenté, mais ne discutant pas spécialement de modifications de l'humain par l'ajout de parties mécaniques, voir Bateman et Gayon 2012. Pour en revenir à la mécanisation du corps, on peut lire chez Bernal (1929, chapitre III) la description d'une humanité future qui n'a presque plus que le cerveau d'organique et qui est associée à des parties mécaniques remplaçables en fonction de ses besoins. Pour Bernal (1929, p. 51), ce futur état n'est que la conséquence logique de la mécanisation du monde que nous avons engagée.

(1863) a écrit un court essai dans lequel il s'imagina que l'on perfectionne nos machines au point qu'elles en viennent à se reproduire d'elles-mêmes et nous supplanter. Frank Herbert lui rendit l'hommage qu'il convient dans son œuvre. Dans notre terminologie, nous rappellerons qu'une telle éventualité relève d'une variété d'émergence révolutionnaire, c'est-à-dire une innovation majeure au sortir de laquelle une nouveauté ou défait les régularités qui sont pourtant sa base d'émergence, ou s'en dissocient de sorte que les régularités nouvelles qu'elle introduit ne se superposent pas aux anciennes¹⁹⁵⁶. Nous le réaffirmons : la chose est suspecte, car inédite. Sans doute est-il plus sensé de considérer un scénario de transition dans lequel nous nous engageons dans une symbiose avec des machines qui nous offrent de réaliser des prouesses, tant par le mouvement que par l'esprit, mais si à un moment où un autre nous en venons, comme c'est déjà le cas, mais de manière négligeable, à leur faire porter le poids d'une partie, ou l'entièreté, de notre physiologie reproductive¹⁹⁵⁷, alors deux scénarios sont à considérer. Pour les appréhender, il faut se souvenir que les phénomènes d'endosymbiose s'accompagnent le plus souvent de la simplification, ou pourrait-on dire de la dégénérescence, de l'un des partis engagés dans cette relation¹⁹⁵⁸. La première éventualité réaliserait en quelque sorte l'hypothèse de transition que nous avons évoquée : la partie inorganique des futurs cyborgs effectue la mécanique fondamentale de la reproduction jusqu'au jour où les éléments organiques s'atrophient si complètement qu'ils disparaissent. Dans la deuxième éventualité, les parties mécaniques ou électroniques ne s'autonomisent jamais, mais nous devenons dépendants de ces dernières, si bien que le jour où surviendra un effondrement des structures qui les produisent et les maintiennent en état, nous serons voués à l'extinction. Nous ressemblerions alors aux fourmis esclavagistes dont Darwin (1859, p. 219) qualifiait les instincts de « remarquables » et « merveilleux », tout en admettant qu'elles sont « entièrement dépendantes de leurs esclaves » sans lesquels elles se révèlent « totalement impuissantes ». À la vérité, l'on ne s'écarterait pas tant de notre propos s'il nous prenait de lire dans la promesse que porte la symbiose avec les machines les deux premières phrases inscrites sur la peau de chagrin¹⁹⁵⁹. Bien qu'infiniment moins préjudiciables, la régression de nos facultés physiques, comme la force, l'endurance, les réflexes et les sens, et celle de nos capacités cognitives qui résulteraient d'une hybridation malheureuse avec des éléments synthétiques ou d'un usage pernicieux de la technologie, n'en restent pas moins préoccupante. Bostrom (2004) considéra

¹⁹⁵⁶ Cf. 3.3.2. Sur cette question, voir par exemple Peter Ward (2001, p. 148 *sqq.*) qui envisage que l'évolution darwinienne puisse être supplantée par cette évolution d'un nouveau genre.

¹⁹⁵⁷ La chose fut en quelque sorte considérée par la littérature d'anticipation écrit par des évolutionnistes. Nous pensons notamment à l'ectogenèse que discutèrent Haldane 1924b et Muller 1935.

¹⁹⁵⁸ Cf. 4.2.2.3. Cela dit un même scénario peut être considéré dans le cas d'une ectosymbiose.

¹⁹⁵⁹ « Si tu me possèdes, tu possèderas tout. Mais ta vie m'appartiendra. » Balzac 1831.

l'érosion de nos facultés intellectuelles qui surviendraient par le téléchargement de modules dans notre cerveau, mais encore une hypothèse qui semble tout à fait capable de produire les mêmes effets. Précisons d'emblée que l'auteur postule des conflits entre des subdivisions de l'humanité future. C'est alors qu'il admet que seul ce qu'il appelle un singleton peut contrôler l'évolution de l'Homme et plus largement de la planète. Ce singleton pourra revêtir la forme d'un gouvernement mondial, démocratique ou dictatorial, ou « [d']une machine à la fois bienveillante et suprêmement intelligente¹⁹⁶⁰. » Cette divinité électronique de substitution, qui n'est pas sans rappeler la singularité de Kurzweil, surpasse donc de très loin les maigres talents que la nature a pu placer en l'Homme. Si l'on admet son hypothétique bonté, elle incarnera la providence de sorte que nous n'ayons plus besoin de nous mêler de science – donc de prévoyance si l'on en croit Comte (1830, p. 63), et qu'il ne nous restera plus qu'à sombrer peu à peu dans une lente et douce apathie dégénérative.

Ainsi, nous abandonnerions l'intelligence, ce trésor adaptatif qui nous a permis de nous hisser dans la chaîne des êtres, et qui reste, malgré tous ses travers, notre meilleure chance de défaire le pronostic d'une extinction annoncée dans quelques millions d'année par les données statistiques de la paléontologie. Or, si le règne du despote numérique peut ne jamais advenir ou qu'il débute dans un futur fort lointain, nous pouvons dès maintenant nous inquiéter de quelques tendances sur l'évolution de notre intelligence. Cependant la chose reste hasardeuse, car les tendances préhistoriques sur l'accroissement de notre volume crânien et le progrès corrélatif des facultés intellectuelles dans la lignée humaine demeurent cernés de zones d'ombre¹⁹⁶¹. Pour ce qui est de l'histoire plus récente, on observe depuis plusieurs milliers d'année une tendance contraire : notre volume crânien se réduit et cette réduction ne semble pas pouvoir s'expliquer par celle de notre masse corporelle (cf. Stibel 2021 ; DeSilva *et al.* 2021). Ces derniers envisagent, sur la base d'une comparaison avec les fourmis, que notre intelligence s'est externalisée, en d'autres termes elle devient plus collective. Pour sa part, Stibel (2021, tableau 2) confirme la diminution de l'encéphalisation depuis les 1.000 dernières années qu'il associe à une sélection en défaveur des capacités cognitives que semblent mettre

¹⁹⁶⁰ Bostrom 2004, voir la section 11 de son article.

¹⁹⁶¹ Voici cependant quelques hypothèses à ce sujet. Pour González-Forero et Gardner (2018), l'augmentation de la capacité cérébrale dans notre lignée semble s'expliquer en partie par le développement des relations sociales, mais davantage par la nécessité de surmonter des défis écologiques. On se souviendra que l'hypothèse de l'hiver de Wallace (1864, p. clxiv) associait une sélection favorisant les plus hautes intelligences à des environnements à la fois fluctuants et rigoureux qui nécessitent donc des capacités prédictives augmentées, et plus généralement de raisonnement afin de bien gérer les ressources.

en évidence les GWAS sur lesquelles il s'appuie¹⁹⁶². Toutefois, l'auteur reconnaît que depuis moins d'un siècle on observe une hausse des résultats de QI en lien avec l'amélioration de l'éducation et des conditions de vie. Toujours est-il que cet effet Flynn (Flynn 1984 ; 1987) ne se prolongera pas indéfiniment et qu'il sera peut-être insuffisant pour compenser la régression génétique de nos facultés cognitives (Ibidem, p. 10-12). Même si la part d'hérédité dans le déterminisme de ces facultés a toujours fait l'objet de virulents débats, les artisans de la Synthèse Moderne ont envisagé presque exclusivement la tendance précédente du point de vue sélectif et génétique. Sur ce sujet, ils s'accordent pour reconnaître dans la baisse de fécondité des personnes dotées d'un haut quotient intellectuel, et qu'ils associent avec plus ou moins de critique aux classes sociales supérieures, une tendance dysgénique des plus inquiétantes¹⁹⁶³.

Venons-en à la tendance qui généra le plus de commentaires chez les biologistes et dont on s'apercevra bien vite qu'elle est liée, directement ou indirectement, au développement de nos facultés cognitives. Elle porte sur l'affaiblissement de la sélection dans nos sociétés que l'on peut craindre précisément parce que le processus sélectif est l'arbitre du changement qui veille constamment au bien-être comme au progrès des êtres vivants dans la nature (cf. 4.2.1.1 et 5.1). Le constat de son déclin semble universellement partagé, et l'on trouve autant de manières qu'il n'y a de savants pour le formuler. Pour Carrel (1935, p. 359), « la sélection naturelle n'a pas joué son rôle depuis longtemps. » Quant à Rensch (1959a, p. 174), il admet

¹⁹⁶² Nous manquons de données pour conclure sur la réalité de cette tendance à l'échelle planétaire, mais il reste que de nombreuses études semblent aller dans ce sens, à l'exemple des résultats de Kong *et al.* (2017) réalisés à partir des informations de plus de 100.000 Islandais.

¹⁹⁶³ Sur cette hypothèse, voir par exemple Haldane 1932b, p. 89 ; Huxley 1953, p. 173 ; Rensch 1959a, p. 87 ; Mayr 1963, p. 658. Plus dramatiques sont les conclusions de Dutton et Woodley of Menie (2018) qui rendent compte d'un possible déclin de la civilisation occidentale par l'inversion de la dynamique sélective portant sur les traits cognitifs qui leur semble opérer depuis la révolution industrielle. Les auteurs se montrent pessimistes et citent d'éventuelles solutions (sélection sociale des hauts QI, renouveau religieux, modification génétique, cf. chapitres 8 et 9), mais aucune ne semble décisive à leurs yeux. Certes, ces auteurs sont bien connus pour leurs positions controversées, mais il nous a semblé utile de les mentionner, car ils associent expressément la sélection sur les facultés cognitives à la sélection de groupe, ce qui nous paraît sensé et demande que l'on considère d'un même tenant la sélection sexuelle puisqu'elle est liée à cette dernière (cf. 10.1). Il faut noter que Dobzhansky (1962b, p. 315) rapporte explicitement cette tendance au tandem formé par la sélection sociale (au sens de Fisher) et donc la sélection sexuelle. À ce propos, Miller (2000b) a tenté de démontrer qu'il y avait pourtant une sélection sexuelle des personnes en fonction de leur intelligence, ce qu'une étude récente de Driebe *et al.* (2021) tempère. Quoi qu'il en soit, et sans entrer dans le détail, il faut bien comprendre que ces études portent sur des échantillons de taille limitée, et il conviendrait de déterminer dans quelles conditions la sélection socio-sexuelle agit de manière directionnelle en faveur des plus hautes intelligences ou de manière normalisante. En outre, la chose est discutable dans la mesure où l'intelligence est un prédicat ambigu. Enfin, notons une voix dissonante en la personne de Williams (1966, p. 14-16). Il rejette qu'il y ait une sélection directe en faveur des hautes intelligences. Son argument consiste à nier l'existence d'une corrélation entre la fécondité et le génie intellectuel, pour admettre que les très hautes intelligences sont, à l'image de Leonard de Vinci, un résultat accessoire de facteurs développementaux idiosyncrasiques et d'une sélection générale pour la compréhension d'instructions simples qui peuvent contribuer directement à la *fitness*.

qu'elle s'est comme « éteinte » dans nos sociétés, ce que Rostand (1963, p. 16) exprime en disant qu'elle a perdu « de son âpreté et de sa rigueur épuratrice ». Nous pourrions étendre cette liste fort modeste comme nous l'avons fait en d'autres occasions, mais il nous importe davantage de discuter ici les causes de cet affaiblissement et ses conséquences. Pour le dire brièvement, Darwin considère qu'en raison du progrès de leurs qualités morales, les hommes civilisés « font obstacle au processus de l'élimination¹⁹⁶⁴ » des individus dont la constitution est nuisible pour leur propre survie ou le groupe auquel ils appartiennent. À ce sujet, Greg (1868, p. 354) conclut que la sélection a régressé, mais ne s'est pas complètement arrêtée. Cependant, l'auteur obscurcit son discours de formules ambiguës en affirmant qu'elle est « suspendue » ou « inversée » (Ibidem, p. 356). Quoi qu'il en soit, les effets délétères, tant sur la constitution physique et morale de l'Homme en général, ou encore, et c'est une spécificité de l'auteur, sur les différentes classes sociales avec une considération toute particulière pour la dégradation de la classe dite supérieure, sont pleinement constatés. Il met en cause les comportements moraux, mais encore la médecine. C'est là une double accusation que l'on trouve également chez Huxley (1941, p. 81) qui tient pour responsable de la dégradation de notre matériel génétique d'une part la médecine, et d'autre part la charité qui s'incarne notamment par les services sociaux.

Ainsi, il semble que l'on puisse résumer les causes du déclin de la sélection par deux grandes causes qui marchent ensemble : la sympathie et la technologie médicale. Comme

¹⁹⁶⁴ Cf. Darwin 1871[2013], p. 282, voir aussi en page 286 où est exprimée l'idée que la civilisation met un frein au mécanisme sélectif. Nous citons à dessein une édition française, car il nous semble nécessaire d'en dire ici quelques mots. Cette traduction est précédée d'un texte intitulé « l'anthropologie inattendue de Charles Darwin » signé par Patrick Tort. Cette addition nous semble réitérer dans une moindre mesure la trahison philologique qu'opéra Royer par sa préface de *L'Origine des espèces*. En effet, Tort s'en sert pour promouvoir à l'aide d'une interprétation suspecte du texte darwinien son concept d'effet réversif de la sélection qu'il avait déjà introduit dans de précédents ouvrages, comme Tort (1983 ; 2008) ou encore le manifeste contre la sociobiologie qu'il dirigea (Tort 1985). On voit bien qu'il cherche dans *La filiation de l'Homme* une justification pour son appréciation de la discontinuité entre l'Homme et le reste du vivant. Ce faisant, il tente d'imposer à son lecteur la justesse d'une dialectique marxisante par laquelle le propos darwinien est d'une part vidé de ses nuances et d'autre part couvert de formules évoquant la négation de la négation, puisqu'il est question de « l'élimination de l'élimination » ou encore d'une sélection « ayant sélectionné son contraire », ce qui lui permet, non sans indulgence, d'affirmer « La grande vérité de l'effet réversif » (cf. Tort, in Darwin 1871[2013], p. 56 et 58). Rien n'est moins vrai que cette vérité niant l'existence d'une sélection de groupe qui se développe en parallèle aux instincts sociaux, et qui, si l'on excepte le passage sur l'extension illimitée de la sympathie qu'éprouve potentiellement l'Homme pour le reste de la nature (Darwin 1871, p. 103), est bien chez Darwin l'une des causes de la lutte parfois mortelle entre peuples, races, tribus et nations. En outre, Tort (Ibidem, p. 55) pense que les instincts sociaux viendraient « libérer » l'Homme d'une sélection agissant par le tandem de la compétition et de l'élimination, mais néglige de considérer que ces deux termes sont à l'œuvre dans toute société en ce qu'elles constituent des référentiels sélectifs par leur organisation et par la sélection sexuelle qui désigne une compétition et l'élimination, non pas d'individus, mais de lignées génétiques. Pour résumer, nous dirions que les formules héritées de la dialectique de Engels sont impropres à représenter la superposition des dynamiques sélectives que nous avons considérée dans notre thèse. C'est pourquoi, en dépit de l'excellente facture de l'édition proposée par Tort et ses collègues, nous préférons renvoyer le lecteur à Darwin (1871, vol. I) en page 168 et au-delà où il trouvera les passages correspondants à ceux que nous avons cités à partir de la traduction française.

nous le disions, elles sont intimement connectées au progrès général des facultés intellectuelles, tant et si bien que l'on pourrait pasticher la formule de Robespierre sur les fondations principielles d'un gouvernement populaire en révolution, pour décrire la situation que nous avons en vue : « le ressort de l'inefficacité de la sélection chez l'Homme est à la fois la sympathie et l'intelligence : la sympathie, sans laquelle l'intelligence est funeste ; l'intelligence, sans laquelle la sympathie est impuissante¹⁹⁶⁵. Si la sélection maximise le bien, son échec est flagrant d'un point de vue socio-historique, mais qu'en est-il d'un point de vue génétique ? Nachman et Crowell (2000, p. 303) indiquent que le taux de mutations délétères est élevé dans notre espèce, mais on ne saurait l'interpréter de manière brute comme le signe d'une démission de la sélection. Après tout, les évolutionnistes ont envisagé des causes environnementales ou encore notre *flirt* technologique avec l'atome¹⁹⁶⁶. Cependant, il demeure que de nombreux troubles impactant fortement le bien-être, et donc la *fitness* de ceux qui en souffrent, ou encore de la société dans son ensemble, font l'objet d'une sélection, ou du moins ne sont pas contre-sélectionnés. Une étude a établi qu'au Royaume-Uni de nombreux troubles psychologiques et comportementaux (TDAH, dépression, etc.) sont en recrudescence en raison d'une *fitness* reproductive plus élevée de ceux qui véhiculent le terrain génétique favorisant leur apparition. Toutefois, on peut considérer avec les auteurs qu'il n'y a là qu'une corrélation et qu'ils ne font pas l'objet d'une sélection directe (cf. Hugh-Jones et Abdellaoui 2021, p. 16). Pour Comings (1996), il est indéniable que l'augmentation des troubles comportementaux et mentaux s'explique par l'accumulation de mutations délétères impulsée partiellement par la sélection. À en croire le titre de son livre (*The Gene Bomb*), notre génome serait une vraie bombe à retardement. L'ouvrage est certes controversé, mais on peut donner raison à son auteur quand il argumente que les généticiens devraient expliquer au grand public les implications de cette tendance (cf. Comings 1997, p. 876).

Quant aux diverses mutations associées à des syndromes n'impliquant pas directement le psychisme ou le comportement, la situation est des plus préoccupantes, comme le perçoit Kondrashov (2017) en admettant que sur les quelques cent mutations nouvelles que présente un zygote, un dixième se révèle délétère (Ibidem, p. 78). À l'en croire, il est grand temps de déclarer, comme on a pu le faire pour le cancer, « une guerre contre les mutations » (Ibidem, p. 257), et peut-être viser l'horizon d'un monde « utopique » où leurs formes préjudiciables

¹⁹⁶⁵ Discours du 18 pluviôse de l'an II (5 février 1794). Nous avons remplacé le gouvernement par l'inefficacité de la sélection, l'intelligence par la terreur, la vertu par la sympathie. La formule originale se trouve page 296 du recueil de textes de Robespierre présent dans la bibliographie.

¹⁹⁶⁶ Voir par exemple Dobzhansky 1962b, p. 292-293 ; Rostand 1963, p 11.

auront été éliminées non par l'eugénisme qu'il réprovoque, mais par les techniques du génie génétique¹⁹⁶⁷. Cela dit, il faut que la technologie soit sans risque et puisse être déployée massivement, ce qui ne devrait pas arriver dans les décennies qui viennent, mais l'histoire saura peut-être nous faire mentir. Ainsi, il est judicieux d'envisager avec Muller à propos duquel Kondrashov a rappelé le scepticisme sur la faisabilité des mutations dirigées, un futur dans lequel les mutations délétères se sont accumulées de manière vertigineuse. Considérant cela, le prix Nobel entrevoit un avenir sombre où le fardeau génétique s'est alourdi si bien que toutes les forces vives de la société sont absorbées par le traitement médical de leurs conséquences. Les technologies ne sont pour lui que des palliatifs retardant l'échéance de notre dégénérescence qu'il juge inévitable, bien qu'elle doive se produire dans un temps éloigné qu'il compte en millions d'années (cf. Muller 1959, p. 429-432). Quant à Hardin (1959, p. 287), il comprend que l'on pourrait toujours évincer les mutations létales que le danger resterait important, puisque l'on additionnerait dans le patrimoine génétique de notre espèce un nombre conséquent de mutations sub-létales, de sorte que les souffrances, physique et psychique, deviennent son quotidien et la pathologie sa normalité¹⁹⁶⁸.

Si l'on veut éviter un avenir qui déjà se profile, nous sommes tenus de gagner la guerre des mutations, et ce quelle que soit la stratégie employée. Cela étant dit, on peut dès maintenant critiquer la tactique actuelle de gestion du fardeau mutationnel. Sur ce point, Odum (1971, p. 163-166) fit quelques remarques qu'il nous semble utile de méditer. Pour lui, la médecine représente une solution suboptimale par rapport à ce que réalise la nature par les prédateurs, les maladies, etc. En outre, elle est viciée, car c'est un système de maintenance de l'erreur en ceci qu'elle « soutient, et permet sa continuation. » Du point de vue énergétique, sa médiocrité se double d'une précarité qu'il lui a semblé utile de relever : elle consomme une puissance gigantesque et n'est rendue possible que par les énergies fossiles. Son diagnostic appelle les commentaires suivants. Premièrement, un monde qui avance à marche forcée vers la sobriété énergétique par un revirement salutaire de sa consommation jusqu'alors effrénée pour pallier le réchauffement climatique, ou simplement contraint par l'épuisement nécessaire de la manne carbonée, ne pourra soigner les nombreux blessés de la guerre des mutations, ou ce soin ne sera prodigué qu'à un petit nombre. Deuxièmement, un monde qui s'effondre et perd de son *impetus* technologique encourt un terrible retour de bâton : la dégénérescence et l'extinction seront au pas de sa porte, et dussions-nous perdre notre technologie, nous devons

¹⁹⁶⁷ Voir tout spécialement les sections 14 et 15 de son ouvrage.

¹⁹⁶⁸ Sur le coût humain et matériel croissant d'un génome chargé de mutations, voir Dobzhansky 1962b, p. 287.

recommencer l'escalade accomplie par nos ancêtres avec une constitution génétique diminuée. Ainsi, on ne peut pas traiter le problème de l'accumulation des allèles délétères comme un danger dont l'affrontement peut être sans cesse reporté sous prétexte que la médecine en gère les effets. On pourrait accuser Jacques Monod d'être un partisan de la fuite en avant lorsqu'il dit du danger qu'il « ne pourrait devenir cependant très sérieux qu'à longue échéance : disons dix ou quinze générations, plusieurs siècles¹⁹⁶⁹ » Mais il n'en est rien, car Monod a entrevu d'autres « menaces » qui grondent à l'horizon, et nous pensons qu'elles sont tout aussi graves, si ce n'est davantage que le péril mutationnel. Nous les aborderons en dernier, car il convient pour l'heure d'évaluer les actions recommandées par les biologistes en vue du traitement des problèmes que nous avons étudiés et de quelques autres qui s'y rapportent.

10.2.2. Des recommandations pour préserver le devenir évolutionnaire de notre espèce

De nos récents développements, nous retirons l'idée qu'il est trompeur de réduire l'état particulier de la sélection dans notre espèce à sa seule perte de vigueur, car il faut appréhender le coût, énergétique et humain, de cet affaiblissement, mais aussi considérer que la sélection s'exerce toujours vu que l'environnement culturel agit comme une seconde nature, bien que celle-ci n'oriente guère de manière optimale le changement qu'elle arbitre, ce que l'on peut reprocher parfois à la sélection naturelle. Aussi, il nous a été donné de saisir que le problème de la sélection était à la fois une question morale et technique, puisque ces deux termes se conjuguent dans une pratique, la médecine, dont le développement s'explique en partie par l'asthénie du mécanisme darwinien. Par conséquent, la solution est déjà indiquée : la guérison de l'humanité présente et l'exercice d'une saine prophylaxie pour celle qui vient requièrent que l'homme, qui a échappé au pouvoir de la sélection, se l'approprie pleinement comme l'envisageait Wallace¹⁹⁷⁰. Nous serons alors « comme maîtres et possesseurs de la nature » selon l'expression de Descartes (1637, p. 146) dont on oublie trop souvent de préciser qu'elle

¹⁹⁶⁹ Cf. Monod 1970, p. 207. Il faut noter que Mayr (1963, p. 654) ne semble pas percevoir toutes les données du problème, puisqu'il conçoit que l'augmentation des génotypes délétères est un non-problème, tant que nous avons la technologie pour nous aider. En effet, il ne considère ni l'éventualité d'une surmédicalisation du genre humain, ni le coût énergétique de notre stratégie thérapeutique.

¹⁹⁷⁰ Cf. Wallace 1864, p. 169-170. Il imagine alors un futur dans lequel l'Homme est pratiquement devenu le maître de la sélection, et donc de l'évolution, si bien que la Terre est couverte des produits de la sélection artificielle. L'humanité future qu'il conçoit, dont nous avons déjà dit quelques mots, semble vivre une sorte d'utopie où les qualités esthétiques et morales ont atteint leur maximum, et les lois restrictives sont abolies.

se rapporte à un objectif moral qui est la « conservation de la santé ». Mais ici survient un paradoxe. Nous devons incarner la sélection, mais n'est-ce pas déjà le cas ? Ne peut-on point dire avec Horkheimer (1947, p. 84-85) que la raison, si tant est qu'on la réduise à n'être qu'un « organe » produisant de l'adaptation, mais lui-même produit de la nature et donc de la sélection, « professe n'être qu'un simple serviteur de la sélection » ? Néanmoins, notre raison est limitée dans ses perspectives, comme nous le disions en opposant les sélections naturelle et artificielle (cf. 5.2), et, qui plus est, elle est entravée par des préceptes moraux dont ne s'embarrasse pas la nature. D'où il vient que l'Homme devrait exercer la sélection avec plus de clairvoyance et de rigueur qu'il ne le fait sans l'admettre, et c'est en ces quelques mots que réside l'essentiel du projet de l'eugénisme que nous allons maintenant considérer.

Si l'on parcourt la littérature depuis Galton qui définit la « science des biens nés¹⁹⁷¹ » jusqu'à la constitution de la Synthèse Moderne, on apercevra bien vite que l'écrasante majorité des évolutionnistes, qu'on les classe maladroitement à gauche comme à droite, ont embrassé l'eugénisme comme solution aux problèmes que nous avons indiqués. Néanmoins, ils ne sont pas tous accordés sur la manière d'exercer cette science nouvelle, et notamment en ce qui concerne la valeur de sa forme négative qui fonctionne par élimination et de sa forme positive dont le ressort est la promotion de ce que l'on juge être bon ou adapté. Contrairement à ce que l'on peut lire parfois, Darwin (1871, vol. II, p. 403) ne s'oppose pas à l'eugénisme négatif, excepté dans ses formes les plus rudes qui sont celles associées aux drames que l'on connaît. En effet, son soutien timide à l'eugénisme négatif s'exprime par une recommandation à laquelle il ne croit pas vraiment, vu qu'il l'espère plus qu'il ne le sollicite : les personnes dotées d'une mauvaise constitution devraient s'abstenir d'eux-mêmes ou par l'éducation de se reproduire. Pour Julian Huxley (1941, p. 70), l'éducation et l'ingénierie sociale doivent servir la promotion d'un eugénisme négatif qu'il faut favoriser¹⁹⁷². Haldane (1932b, p. 91) pense qu'il faut prévenir la reproduction des inaptes, mais aussi qu'ils sont la faute de la société en ceci que leur existence même dépend de son état de perfectionnement à un moment donné. Il admet son efficacité, mais également ses limites¹⁹⁷³, ce qui l'amène à donner une importance

¹⁹⁷¹ Cf. Galton 1883, p. 24. C'est la science de « l'amélioration du troupeau, qui ne se confine nullement au bon accouplement, mais qui, et tout spécialement chez l'Homme, prend connaissance de toutes les influences qui tendent à octroyer, ne serait-ce que modestement, aux races ou aux lignées les plus adaptés de l'emporter plus rapidement sur les lignées non adaptées qu'ils ne l'auraient fait sans cela. » Ibidem, p. 25. Ici, il convient de remarquer que la sélection artificielle ne fait qu'accélérer ce que peut réaliser la sélection naturelle.

¹⁹⁷² Cet eugénisme négatif, qu'il destine massivement à ce qu'il appelle les basses classes génétiques, s'appuie sur la contraception, mais aussi l'interdiction de la reproduction pour quelques incapables qui devront être possiblement stérilisés. Cf. Huxley 1941, p. 66.

¹⁹⁷³ Sur les positions de Haldane vis-à-vis de l'eugénisme négatif, il convient de lire Haldane (1938), mais encore la thèse de Simon Gouz où elles sont clairement rassemblées et commentées. On y trouvera disséquées les

supérieure à l'eugénisme positif, comme on pourra le lire également chez de très nombreux auteurs¹⁹⁷⁴. Par le jeu de citations présentées en note, on perçoit tout à la fois l'unité et la désunion, ou du moins l'hétérogénéité des eugénistes. Celle-ci s'explique notamment par des raisons politiques étant donné que les auteurs marxistes (e.g. Haldane et Muller), ou encore ceux qui expriment une affinité envers le socialisme tentent de concilier des aspects de cette science nouvelle avec des impératifs contradictoires, et notamment ceux de l'environnement social et idéologique dans lequel ils évoluent. Cela les conduit inévitablement à une sorte d'éclectisme dans leur approche pratique de l'eugénisme, mais encore à vouloir ajuster cette dernière au progrès qui découle de l'évolution de l'environnement social. Les considérations que nous venons d'exposer sont tout à fait visibles dans les écrits de Haldane¹⁹⁷⁵, mais encore dans *le manifeste des généticiens en faveur de l'eugénisme*¹⁹⁷⁶. Aussi, nous disions qu'au-delà

propositions de Haldane relatives à la limitation des mariages consanguins, les gains de *fitness* (environ +10 %) que l'on peut espérer de l'élimination des tares, et une réflexion sur l'efficacité de la stérilisation des porteurs de maladie à transmission dominante. Sur ces sujets, voir Gouz 2010, p. 451, 499 et 510.

¹⁹⁷⁴ Voici d'ailleurs une sélection d'œuvres et d'auteurs ayant reconnu l'intérêt de l'eugénisme négatif, mais encore ses limites, et ont plébiscité l'eugénisme positif, avec parfois une distance critique. Greg (1868, p. 359-361) soutient à la fois les deux formes d'eugénisme. Il pense la démocratie comme un obstacle et envisage une sorte d'examen pour accéder à la reproduction. Cette idée d'examen est manifeste dans la fiction de Galton (1910) où des lois et une stricte notation encadrent la reproduction. Toujours dans le registre de la fiction, Haldane (1924b) imagine un futur dans lequel les embryons se développent hors utérus (ectogenèse) et sont le produit d'hommes et de femmes dont les qualités génétiques sont estimables. Ce même Haldane (1932b, p. 129) conçoit d'ailleurs le gâchis de tant de personnes douées qui ne se reproduisent pas, et suppose que dans le futur bien réel, et non fictif, l'eugénisme sera répandue et qu'il sera socialement promu afin de sélectionner les époux et les enfants sur la base d'un diagnostic génétique (cf. Haldane 1927, p. 144-145 et 193-195). Fisher pense qu'il faut favoriser la reproduction des mieux dotés et discerner dans les allocations familiales, telles qu'elles sont données dans certains pays comme la France, un système néfaste (cf. Fisher 1930, p. 257-258 et 265). Carrel (1935, p. 359-365) reconnaît l'intérêt de l'eugénisme négatif, mais aussi son insuffisance pour le développement de l'humanité : il convient d'aider les forts pour que se développe une « aristocratie héréditaire ». Dans une fiction qui fait écho au *Daedalus* de Haldane, Muller (1935) apporte un vibrant soutien à l'eugénisme positif avec son idée d'eutélégenèse qui décrit une insémination artificielle de femmes-réceptacles par la semence d'hommes supérieurs. Ce soutien est réitéré dans sa fameuse lettre à Staline qui fut laissée sans réponse (cf. Muller 1936). Il ne se départira pas de cette appréciation générale dans ses travaux ultérieurs. Dans sa vision pessimiste, si rien n'est fait, tout le monde sera invalide (Muller 1950, p. 146). Il faut donc agir et se servir de l'eugénisme qu'il qualifie de « sagesse » (Ibidem, p. 150) et préfère toujours à l'eugénisme positif au regard de la faible efficacité de sa forme négative (Ibidem, voir le point 10). Enfin, on trouvera des conclusions similaires dans un texte plus tardif : le tout environnemental ne réglera pas nos problèmes (Muller 1959, p. 428), il faut sélectionner positivement et si possible viser la production de génies et d'artistes (Ibidem, p. 444 *sq.* et 453). Rostand (1953, p. 83) soutient l'eugénisme positif, mais admet que cela réveille la conscience sociale, et qu'il sera donc difficile de le mettre en œuvre. Pour Huxley (1957, p. 311), l'eugénisme est bien une « tâche morale ». Hardin (1959, p. 268-269) reconnaît la faible efficacité de l'eugénisme négatif dans le cas des allèles récessifs et apporte un soutien critique à l'eugénisme positif. Rensch (1959a, p. 204 *sq.*) soutient également l'eugénisme positif ; de même pour Mayr (1963, p. 661), quoiqu'il en appelle à une forme modérée.

¹⁹⁷⁵ En effet, Huxley (1941, p. 82-83) reconnaît pleinement la situation conflictuelle entre les partisans de l'eugénisme et ses adversaires qui estiment que le progrès viendra presque uniquement par des changements dans l'environnement. Pour surmonter cet état, il estime que les eugénistes doivent s'emparer des outils de la sociologie, et plus largement tous les outils intellectuels qui serviront le progrès social que désirent également les eugénistes. D'où l'éclectisme que nous évoquons dans le corps du texte.

¹⁹⁷⁶ Dans ce texte célèbre, les auteurs, dont bon nombre ont été cités précédemment, présentent six conditions à remplir pour favoriser l'amélioration génétique ou encore biologique des populations. Il s'agit : 1. Nécessité de changement sociaux importants. 2. Dépassement des conflits de races, classes et nations. 3. Aides sociales 4.

de leur différence, les eugénistes présentaient une évidente unité qu'il nous faut expliciter. En dehors des exceptions qui auraient pu nous échapper, nous avons constaté qu'ils valorisaient davantage l'eugénisme positif que l'eugénisme négatif, sans pour autant le rejeter, sauf s'il s'agit, bien entendu, de condamner ses formes qui nécessitent l'élimination non pas d'une lignée de gènes en interdisant l'accès à la reproduction ou en le défavorisant, mais des individus. Or, il nous semble que ce fond commun doctrinal ne fait que répliquer les deux modes fondamentaux d'action de la sélection. Sous le masque de l'eugénisme négatif, nous percevons une imitation de la sélection conservatrice, avec toutes ses déclinaisons possibles (normalisante, purifiante). Quant à l'eugénisme positif, il mime la sélection directionnelle. De là, on comprend que les auteurs précités ne peuvent vraiment exclure une forme négative qui protège les populations de la dégénérescence, comme le fait sa contrepartie naturelle, mais qu'ils sont aussi spontanément enclins à valoriser l'avatar d'une sélection directionnelle, puisqu'elle est *in fine* chargée de la tendance progressiste qu'ils chérissent, consciemment ou non, en tant qu'évolutionnistes. Ainsi, nous affirmons que l'eugénisme n'est qu'un décalque de la sélection naturelle, ce qu'il faut immédiatement nuancer, car nous avons fait remarquer que l'eugénisme réalise en accéléré ce qu'aurait produit son modèle avec plus de temps¹⁹⁷⁷. On retrouve là l'idée d'une évolution à saisir par le rythme, mais encore l'élément qui nous paraît distinguer au mieux l'évolution culturelle de l'évolution biologique. En somme, on pourrait croire que les eugénistes sont les serviteurs impatients de la sélection, mais à bien considérer les contradictions dans lesquelles ils sont empêtrés, on dira également qu'ils ne peuvent la servir fidèlement. Avec Greg (1868, p. 362), nous serions presque tenté de les condamner davantage, ainsi que leur projet, car à l'en croire « aucune prohibition artificielle, ou restriction, aucunes lois imposées du dessus et de l'extérieur, ne peuvent restaurer la sélection ». De manière antisymétrique à notre réception de la sélection artificielle, ou de l'eugénisme comme modulation du rythme de la sélection naturelle, Greg suppose que par cette voie on ne peut en vérité que retarder l'inévitable. Son diagnostic dérive en grande partie des contradictions que nous avons indiquées, puisqu'il est question des tendances contraires qui traversent « nos communautés modernes pleines de complications ». L'eugénisme serait en définitive inefficace, ce que des auteurs contemporains ont considéré. Nous pensons tout particulièrement à Sarraf *et al.* (2019, p. 18) décrivant vivement le caractère adéquat de ce que l'on pourrait appeler l'eugénisme nouvelle vague, pratiquée non plus par des instituts privés

Maîtrise et aide à la procréation. 5. Meilleure éducation aux principes de la biologie. 6. Sélection consciente qui demande que l'on s'accorde sur les qualités à favoriser. (Crew *et al.* 1939, p. 521). À noter que les auteurs plébiscitent aussi l'eugénisme positif, sans rejeter l'eugénisme négatif (Ibidem, p. 522).

¹⁹⁷⁷ Cf. notre commentaire accompagnant la définition de l'eugénisme par Galton dans une note de cette section.

ou d'autres contrôlés par un état, mais des individus souhaitant améliorer leur progéniture¹⁹⁷⁸. D'après eux, cette pratique pourrait aggraver les difficultés auxquelles elle prétend remédier. Nous reviendrons sur leurs conclusions, mais nous pouvons d'ores et déjà considérer que la sélection d'embryons ne semble pas en mesure de délivrer des gains importants¹⁹⁷⁹. Quoi qu'il en soit, elle devrait être à même d'incarner efficacement une sorte d'eugénisme négatif dans un cadre familial. Au niveau populationnel, une telle pratique finirait par épuiser la variation, si le taux de mutation n'était pas rehaussé. Comme le considère Simpson (1949, p. 293), la « sélection volontaire » est insuffisante si l'on ne sait produire des mutations dirigées. Une fois que nous le pourrons, l'Homme « sera vraiment le maître de l'évolution ». Aussi, il faut savoir dans quelle direction on doit orienter la variation, ce qui était déjà le problème que posait de manière plus ou moins implicite le point numéro 6 du manifeste des généticiens. En outre, il faudra s'entendre sur l'étendue de la variation que l'on croit souhaitable.

C'est pour toutes ces raisons que le problème de l'eugénisme est indissociable, tant du point de vue de ses propres fins, que d'un point de vue politique, de celui relatif à la gestion de la diversité humaine. Cette considération était présente en substance dans les critiques que portèrent Dobzhansky (1962b, p. 330) et Mayr (1997b, p. 260) à ce qui est presque l'impensé du projet eugénique. Le premier visa nommément Muller et son utopie où l'on insémine à la chaîne pour produire de grands hommes à l'égal des génies d'antan ; pour lui, cela revient à supposer qu'il existe une sorte d'homme idéal et néglige que c'est notre diversité qui fut et reste « le ferment de notre tension créative ». Quant à Mayr, il en appelle à la démocratie pour condamner l'eugénisme dans ses formes rudes et rappelle que l'on ne sait pas comment faire le mélange adéquat qui nous permettra, on le devine, d'avancer dans la bonne direction tout en conservant la variation nécessaire à ce mouvement synonyme de progrès. Cela dit, nous suggérons que le problème de la diversité ou encore du bon mélange n'était pas totalement un impensé, car les eugénistes n'ont cessé de le considérer, mais ils se montrèrent incapables de le résoudre. En effet, Huxley (1941, p. 299) admet explicitement qu'il faut sélectionner, mais aussi que la sélection consciente ne doit pas être utilisée pour supprimer une diversité qu'il considère précieuse. Tous s'accordent pour constater que la diversité est bénéfique et que l'uniformité génétique n'est pas souhaitable. Il convient donc d'éviter ces deux extrêmes : le mélange total qui tendrait à l'annulation de la diversité par une lente homogénéisation et la ségrégation totale qui nous priverait de croisements productifs puisqu'ils génèrent bien de la

¹⁹⁷⁸ Sur le retour de l'eugénisme et sa mise en œuvre par des particuliers, voir Gayon et Jacobi 2006.

¹⁹⁷⁹ Cf. Karavani *et al.* 2019. Il est question de gagner tout au plus 2/3 cm et quelques 2.5 points de QI.

variation¹⁹⁸⁰. Ici, il est utile de rappeler ce qui a été dit du tandem évolutivité-diversité (cf. 6.1.3.2). Nous avançons que la diversité pouvait se lire comme une prévoyance ; une manière de préparer l'avenir et par là même les défis futurs qu'apporte un environnement en constante mutation. Cela, Hardin (1959, p. 275) l'a pleinement reconnu, ce qui lui donna de formuler cette critique édifiante de l'eugénisme que nous allons restituer. Selon lui, les utopies, et le monde que vise l'eugénisme en est certainement une, ont en commun de ne pas tolérer ce qu'il appelle de manière rhétorique des déchets (*wastes*). Or, les déchets sont le produit et le matériau de l'évolution que l'on doit tolérer et non éliminer, bien qu'on ne puisse pas tous les sauver. Pour rejoindre nos considérations sur l'identité entre la diversité et l'évolutivité, nous ajouterons que Garrett Hardin affirme de ces « déchets » qu'ils pourront se révéler utiles dans l'avenir¹⁹⁸¹. Et c'est ainsi que le problème de l'eugénisme rencontre celui de la prédiction de l'évolution et qu'on saisit de manière évidente qu'incarner la sélection résume la politique tout entière comprise comme la gestion de la diversité et d'un mal nécessaire que l'on doit choisir. Nous disions un mal, car en dépit de la promesse que portent les déchets de Hardin, il faut accepter que bon nombre d'entre eux souffrent de leur état ou feront souffrir le reste du corps social, notamment par la criminalité. Il faut donc fixer un seuil de douleur acceptable. Nous sommes en présence d'un dilemme : ou l'on exerce une forte sélection en appliquant certaines des mesures préconisées par les eugénistes et l'on appauvrit nécessairement cette assurance-vie évolutionnaire qu'est la diversité, ou l'on poursuit indéfiniment la recherche du juste milieu, du bon mélange, et l'on se retrouve encore une fois à requérir le secours de la médecine entendue dans un sens large, ce qui inclut les institutions sociales et mêmes pénitentiaires, puisqu'elle sera chargée de ce mal nécessaire que l'on a accepté sans vraiment en prendre la responsabilité. Néanmoins, il existe une autre solution : la possession d'une théorie prédictive qui nous donnerait de viser la bonne direction par l'eugénisme tout en nous informant dans quel contexte les déchets se révéleront trésors. Mais cette théorie confine à l'omniscience et semble inaccessible. C'est pourquoi nous allons l'oublier pour le moment et revenir au monde du quotidien qui est celui de la politique dont nous disions qu'elle est toujours une gestion de la diversité et d'un mal nécessaire, étant donné que parler de diversité en biologie, cela revient bien souvent à inviter dans son discours le mot d'inégalité¹⁹⁸². Cette

¹⁹⁸⁰ Sur ce problème du bon mélange, voir tout particulièrement Simpson (1949, p. 292-293) et Huxley (1942, p. 571), ou encore Dobzhansky (1962a, p. 112) qui conçoit comme ces derniers que la diversité est une ressource précieuse et qu'elle est même « la norme adaptative de notre espèce. »

¹⁹⁸¹ Le lecteur intéressé par les propos de Hardin (1959) pourra consulter le chapitre 13 intitulé *In praise of waste* de son ouvrage (p. 259 et au-delà) et tout particulièrement la page 279 dont nous avons résumé le message.

¹⁹⁸² Cela dit, on ne peut pas confondre les deux termes, puisque l'inégalité inclut une notion de performance que l'on ne trouvera pas obligatoirement dans l'idée de diversité.

inégalité est sociale comme nous l'avons vu avec Haldane qui en fit porter la responsabilité à une société imparfaite qui, dans une sorte darwinisme inversé, est l'environnement devant s'ajuster à ses membres inadaptés. D'où il vient qu'admettre la société comme un référentiel sélectif, nonobstant la particularité que nous venons d'indiquer, nous donne d'appréhender le problème de la diversité comme un problème biologique classique, car il y aura toujours des personnes qui seront plus ou moins bien adaptées à cet environnement en vertu de leur constitution génétique, à moins d'imaginer une société tendant à l'infinie diversité et qui ne peut donc pas faire société, car elle ne saurait plus fournir de traits d'union entre ses membres. À l'inverse, une société qui tend à régler de manière forte le problème de la diversité, c'est-à-dire avec la rigidité des utopies, tendra vers un autre excès : elle dépensera toutes ses forces, et donc celles du peuple, pour apporter une solution au problème de la diversité-inégalité. Cette considération s'applique tout autant à l'eugénisme qu'à l'égalitarisme. Si la société niait les inégalités de don génétique totalement, ce qu'elle ne fait jamais en réalité, mais seulement à des marges déterminées historiquement, elle serait incapable de produire l'égalité de fait tout en donnant à chacun de s'épanouir en vertu de leurs dons, ou elle en arriverait fatalement au paradoxe de l'égalité : dans une société où les inégalités d'origine environnementale tendent à être résorbées, les inégalités d'origine génétique, par un effet de contraste malsain que procure sans doute la passion pour l'égalité, s'exprimeront avec plus de force que dans un environnement en lui-même inégalitaire. Cette relation, qui ravive les difficultés du concept d'héritabilité, est certes discutable, mais nous sommes tenu de l'évoquer étant donné que les évolutionnistes l'ont considérée¹⁹⁸³. Parmi ces derniers, et la chose ne manquera pas d'à-propos, un célèbre communiste a justement écrit un recueil d'article intitulé *The Inequality of Man*. Il s'agit de John Haldane (1932b, p. 22) qui exposa dès les premières pages de son livre le socle du problème, à savoir que la nature (lisez l'hérédité) et l'environnement (*nurture*¹⁹⁸⁴) sont les deux sources d'inégalité. Partant de ce simple constat, il s'essaie comme on pouvait l'espérer à la quadrature du cercle que nous avons délimitée. On souhaite une société où la quasi-totalité des hommes et des femmes sont heureux et utiles¹⁹⁸⁵, et pour ce faire il faut déterminer les capacités de chacun, mais celui-ci pense que l'hérédité est un mauvais principe quand il s'agit de choisir leurs occupations (Ibidem, p. 28). Sur ce point, il a raison, car il faut aussi prendre en compte le parcours de vie, mais l'on retrouverait alors la nécessité d'un ordre

¹⁹⁸³ Voir par exemple Huxley 1941, p. 45 ; Rensch 1959a, p. 188.

¹⁹⁸⁴ On se souviendra que ce mot, qui vivait de manière paisible dans la langue anglaise, a été propulsé par Galton (1874) dans l'arène de débats infinis menant au corps-à-corps la biologie, l'anthropologie et la sociologie.

¹⁹⁸⁵ Voir Haldane (1932b, p. 87), mais aussi Dobzhansky (1962a, p. 112) sur la nécessité de donner à chacun les moyens de réaliser ses potentialités qu'il raccroche au problème, si ce n'est le danger, de l'égalitarisme.

social qui posséderait la prédiction parfaite et donc l'omniscience, car il devra être à même de modifier sa propre diversité de sorte qu'il soit capable d'accueillir les différences de constitution génétique, mais encore la diversité des existences qui ont orienté les potentialités génétiques dans des directions données. Quoi qu'il en soit, Haldane rêve véritablement d'une société avancée, et nous dirions apaisée, où la diversité et l'inégalité seraient acceptées, et, comme c'est le cas en météorologie, on pourrait les connaître, c'est-à-dire les prédire, sans toutefois les contrôler (Ibidem, p. 33). Ainsi, il fait porter à l'éducation et donc à la population la charge de ce que l'on aurait pu croire tenir de la responsabilité d'une organisation sociale progressiste, puisqu'il demande à chacun d'accepter une inégalité résiduelle inéliminable, ce qui nous semble être un double renoncement pour un communiste. Nous ne saurions dire si le futur qu'il entrevoit se réalisera, car cela dépendra de la valeur de cette inégalité résiduelle¹⁹⁸⁶, mais aussi de sa perception et de sa distribution entre des individus ou des groupes (sexes, ethnies, cultures) qui sont tantôt engagés, de leur gré ou non, dans une compétition aux dimensions multiples pour laquelle les inégalités servent de classement, mais ils peuvent aussi entrer dans une concurrence pour l'égalité si tant est qu'ils évoluent dans une société égalitariste l'établissant paradoxalement comme critère sélectif.

D'où il vient que le problème politique de la diversité est encore biologique, puisqu'il s'agit de concevoir dans quelle mesure et à quel niveau la compétition est profitable. Selon Fisher (1930, p. 257), une humanité qui désirerait progresser sur le plan biologique ne peut réaliser ce vœu dans le cadre d'une civilisation permanente qui serait « rigide ou stagnante », elle doit donc tolérer une forme interne de contradiction, et pour nous cela revient à parler de compétition ou encore de lutte pour l'existence. Or, nous disions que politiquement, il faut fixer des luttes acceptables et en supprimer d'autres que l'on tient pour non souhaitables. C'est donc sans surprise que les auteurs marxistes recommandent que l'on supprime la compétition entre les classes et les nations. Mais ils ne sont pas les seuls. Pour Rensch (1959a, p. 207), il faut favoriser la venue d'un gouvernement mondial qui nous libérera du règne cruel de la nécessité. Citons encore Huxley (1941, p. 73) qui entend que l'on se défasse des entités nationales et que l'on prépare l'avènement d'un état « socialisé » (Ibidem, p. 287). Cependant, nous serions tenté de lui objecter qu'une telle révolution, mais encore la valorisation outre mesure de la cohésion sociale qu'elle implique, renforcerait le conformisme de sorte que la pensée conceptuelle qu'il estime être notre plus grande capacité évolutive pourrait s'appauvrir

¹⁹⁸⁶ Cette question est critique pour ce qui est des différences entre populations, et tout particulièrement pour les mesures de l'intelligence puisqu'elles sont corrélées à de nombreux facteurs de réussite dans une compétition aux formes multiples (e.g. économie, science, sport).

ou stagner, puisque son entretien et son développement nécessitent une forme quasi-libre de compétition¹⁹⁸⁷. Contre ces auteurs, nous invoquerions Hardin (1959, p. 276) qui entend préserver la compétition intergroupe, dont celle entre les nations, et s'oppose davantage aux auteurs communistes et ceux qui appellent de leurs vœux un état mondial dans la mesure où le planning et l'organisation lui semblent non seulement inefficaces, mais contradictoires avec sa conception d'une évolution humaine qui doit suivre la nature en ce qu'elle tolère des « déchets » et donc une contradiction interne que nous avons reçue comme synonyme d'évolutivité. Cependant sa position exige une sorte de renoncement à la prédiction de l'évolution puisqu'il déclare ceci : « Il y a de la grandeur dans cette vision de la vie d'un système cybernétique complexe qui produit de l'adaptation sans prédiction, du *design* sans planning, et du progrès sans diktat¹⁹⁸⁸. » Aussi, sa pensée présente une contradiction puisqu'il veut émuler en quelque sorte une nature aux actes aveugles, mais entend restreindre d'une certaine manière la compétition entre les groupes, vu qu'il souhaite que celle-ci ne puisse aboutir à la destruction totale d'un des partis en présence (Ibidem, p. 276). Or, cela n'est possible que s'il existe une manière de réguler cette compétition, et par exemple une entité supranationale. Cette inconsistance exceptée, on notera que son plaidoyer pour le maintien d'une compétition intergroupe démontre la cohérence de sa doctrine d'une compétition à laquelle on ne peut pas échapper et que nous avons illustrée par la métaphore des vases communicants. En effet, Hardin perçoit que dans un monde unifié, le flot de la compétition se déverserait quasi-exclusivement sur les individus et s'intensifierait conséquemment (Ibidem, p. 274 *sq.*). Or, c'est sur le maintien d'un haut niveau de compétition interindividuelle que les évolutionnistes, à commencer par Darwin, ont fait reposer la dynamique du progrès. Il affirme que si l'Homme veut progresser, il doit être soumis à une « lutte sévère » (Darwin 1871, vol. II, p. 403), car sinon il sombrera dans l'indolence, synonyme au choix de dégénérescence ou de stagnation évolutionnaire. Il convient d'encourager la compétition reproductive entre les individus sur la base de leurs dons respectifs, ce que Royer a également admis¹⁹⁸⁹, ou encore Fisher (1930, p. 257-258) : « Le plus évident réquisit pour une société capable d'effectuer un progrès évolutionnaire, en accord avec ses besoins, consiste en ceci que la reproduction doit

¹⁹⁸⁷ Pour prolonger cette critique, nous rappellerions que Huxley (Ibidem, p. 75) reconnaît l'existence d'une base génétique à nos tempéraments et souhaite que l'on sélectionne en faveur d'une plus grande sociabilité, ce qui est évidemment contradictoire avec sa volonté d'entretenir une diversité qu'il chérit, et tout particulièrement pour ce qui est de la pensée, étant donné qu'une sociabilité exacerbée tend rapidement au conformisme dont on sait qu'il est négativement corrélé avec la créativité, qu'elle soit artistique ou scientifique.

¹⁹⁸⁸ Cette citation se trouve en page 297 de Hardin 1959. Nous renvoyons le lecteur à cette même page et à celles qui précèdent pour y lire les éléments de sa conception que nous avons tenté de synthétiser.

¹⁹⁸⁹ Elle conçoit la « fausseté » de nos lois politiques qui entravent une compétition et l'individualisme qu'elle pense favorables au progrès. Cf. Royer 1862, LXI et LXII.

être d'une manière ou d'une autre plus active parmi ceux qui réussissent [en vertu de leurs dons biologiques] qu'elle ne l'est chez ceux qui ne le sont pas. »

De ces déclarations émerge une difficulté que l'on ne peut passer sous silence. Si l'on ne tempère pas la compétition reproductive, on générera inéluctablement des inégalités d'accès aux ressources, et suivant la métaphore des vases communicants, si nous en venions à les limiter à un niveau ou un autre, le locus de la compétition se déplacerait, et pour le cas de notre espèce du niveau intraspécifique vers l'interspécifique. Mais à borner la compétition reproductive, c'est comme si on la truquait, et nous ne pouvons plus imiter la nature selon le vœu de Hardin. Cependant, cet auteur considère qu'il s'agit bien d'une nécessité, étant donné qu'une croissance effrénée signifie la « ruine » pour tous par l'épuisement des ressources (Hardin 1968, p. 1244), et que l'injustice est préférable à la « ruine totale¹⁹⁹⁰ ». Une régulation est nécessaire et l'on saisit une fois encore que les conceptions de Hardin semblent appeler des solutions supranationales qu'il devrait rejeter, ou une régulation non intentionnelle par le jeu des maladies, famines et de la guerre. Toutefois, il se montre très pessimiste sur la possibilité d'une « solution technique » au problème de la démographie (Ibidem, p. 1248). Par cela, on mesure l'inconsistance de son désir d'imiter la sélection (cf. Hardin 1959), car l'on saisit bien avec Mayr (1963, p. 662) que la sélection naturelle ne peut arrêter, du moins dans une forme canonique qui tend à promouvoir la fécondité individuelle, la surpopulation. Pour ce même auteur, la surpopulation est bien le plus grand danger et peu nombreux sont les savants que nous avons consultés qui n'exprimèrent pas avec la plus fervente conviction un même et solennel avertissement¹⁹⁹¹. Malheureusement, la diffusion et l'acceptation de ce jugement raisonnable ont été considérablement affaiblies par les prédictions ratées des tenants du malthusianisme. Nous pensons au révérend anglais et aux travaux du couple Ehrlich¹⁹⁹². La technologie est bien une innovation majeure de l'évolution qui présente non seulement une

¹⁹⁹⁰ Cf. Ibidem, p. 1247. Il déclare même que « la liberté de se reproduire est intolérable » Ibidem, p. 1246.

¹⁹⁹¹ Notons tout de même que cette position malthusienne est vivement rejetée par Royer (1862, p. LIV), qui attaque l'économiste britannique en considérant que c'est de notre fécondité, « cette exubérance », que nous tirons notre « perfectibilité ». Royer est assurément une voix solitaire si l'on considère les nombreux auteurs qui discernent dans la surpopulation un péril certain, si ce n'est « le plus grand cancer de tous » comme le déclare Odum (1971, p. 54). Le lecteur intéressé pourra lire les préoccupations de quelques évolutionnistes sur l'état présent et futur de notre démographie en suivant les références que nous allons indiquer : Huxley 1957, p. 306 ; Rensch 1959a, p. 177-183 ; Dobzhansky 1962b, p. 301-302 ; Wilson 2002, p. 75 *sq.* Enfin, et sans en dénier l'importance, Barrau (2019) pense qu'il ne s'agit pas de l'élément le plus important sur lequel il faut porter nos efforts de préservation de l'environnement. En effet, celui-ci paraît accessoire dans la liste des 25 propositions qu'il soumet à son lecteur (c'est le point no. 7). Celle-ci mêle sans les hiérarchiser quelques pistes pour l'action à des « dimensions » d'une révolution anthropologique qui encourt le risque d'une dispersion contre-productive, puisque ces composantes se rapportent marginalement à des questions pratiques, et porte davantage sur des approches « aléthique » ; « poétique » ; « sémiotique » ; « sémantique ».

¹⁹⁹² E.g. Ehrlich 1968 ; Ehrlich 2004 ; 2009.

évolutivité potentiellement infinie, mais elle a pour conséquence de générer perpétuellement des perspectives démographiques en rehaussant la capacité d'accueil de l'environnement¹⁹⁹³, ridiculisant de ce fait les prophéties des malthusiens. Néanmoins, son prix est connu de tous. Comme nous le disions l'inéliminabilité, ou encore le réalisme de la compétition, implique que nos gains démographiques s'effectuent tôt ou tard aux dépens de ceux qu'auraient pu réaliser d'autres espèces. De surcroît, les innovations agricoles du XX^e siècle participent doublement au réchauffement climatique : en rejetant une quantité massive de gaz à effet de serre (du fait du procédé Haber-Bosch et de la mécanisation), mais aussi en nourrissant la croissance de notre démographie qui consomme des ressources impliquant le rejet de ces mêmes gaz. Il y a donc lieu d'endiguer la surpopulation pour nous protéger de la menace que fait peser le changement climatique et, quand bien même celle-ci devait être contenue ou annulée par la technologie¹⁹⁹⁴, il restera nécessaire d'agir pour le vivant. Cependant, une telle action sera difficile à conjuguer avec des objectifs de baisse des inégalités¹⁹⁹⁵, sauf si l'on admet que cette baisse doit s'effectuer par un nivellement général du niveau de vie par le bas. Quoi qu'il en soit, nous sommes tenus et pressés de prendre en main une situation des plus préoccupantes : elle l'était déjà il y a quelques décennies¹⁹⁹⁶, et l'est davantage actuellement pour bon nombre d'indicateurs écologiques (Ceballos *et al.* 2015). Selon Eldredge (1998, p. 140), nous sommes en train de causer un véritable génocide du vivant, et la sixième extinction de masse qui se profile à l'horizon « est bien réel ». Or, nous croyons avec Ceballos *et al.* (2017, E6094) que la surpopulation est bien la cause ultime (*the ultimate driver*) de cet état de fait. Cela était visible dans les travaux de Wilson (2002, p. 50) et l'acronyme HIPPO (cf. 4.2.1.2), puisque les différents facteurs d'extinction et de dégradation se rapportent tous au deuxième P qui est celui désignant notre population devenue une force géologique incontournable et l'une des premières en termes de biomasse, si bien que parler d'anthropocène pour notre temps n'est pas tout à fait galvaudé¹⁹⁹⁷. Cela dit, la situation n'est

¹⁹⁹³ Sur l'agriculture et l'augmentation de la capacité d'accueil, voir par exemple Eldredge 1998, p. 145.

¹⁹⁹⁴ Cf. 7.2.3. Il était question plus spécifiquement de technologie permettant de réagir au réchauffement plus tardif et plus puissant que produira l'évolution de la constante solaire. Cependant, les possibilités actuelles sont bien réelles, et il ne faut pas méjuger de leur réussite. Nous pensons par exemple à l'utilisation accélérée de l'altération des silicates, l'absorption à l'aide de catalyseurs ou de carboxylases modifiées par le génie génétique, mais encore la libération stratosphérique d'aérosols à même d'induire un forçage radiatif négatif.

¹⁹⁹⁵ Nous pensons à Wilson (2002) qui entend tout à la fois préserver la biosphère (Ibidem, p. 128), mais également le niveau de vie des pauvres et baisser les inégalités (Ibidem, p. 189).

¹⁹⁹⁶ Cf. Pimm *et al.* (1995) qui considéraient alors des taux d'extinction très élevés (environ 200 espèces/msy).

¹⁹⁹⁷ Nous profiterons de la réapparition de ce mot pour citer à nouveau la thèse de Federau (2016, p. 96) puisqu'il y examine l'acronyme IPAT que nous pouvons rapprocher des questions précédemment évoquées sur le lien entre la démographie et le niveau de vie. Il faut noter également que l'auteur considère l'homogénéisation de la biodiversité (Ibidem, p. 104 et 159) que nous avons étudiée en regard de celle de notre espèce avec Wilson (2002, p. 77). Voir aussi Myers et Knoll 2001, p. 5389. Enfin, et pour faire écho à nos analyses sur les thèses de

pas pour autant désespérée et nous avons les moyens d'agir sur les multiples facteurs par lesquels on dégrade les écosystèmes (cf. Wake et Vredenburg 2008, p. 11472). On pourra lire un même diagnostic chez Barnosky *et al.* (2011) pour lesquels la situation est certes inquiétante, mais pas sans issue. En outre, il est peut-être excessif ou contreproductif de parler, du moins à l'heure où nous écrivons ces lignes, d'une véritable extinction de masse¹⁹⁹⁸. Il nous faut de meilleures données sur l'état de la biosphère et les conséquences de nos actions, car du reste, nous ne manquons pas de raisons pour la protéger. Il est vrai que ces motifs puissent être anthropocentrés en ce qu'ils dérivent de notre volonté de préserver les ressources que nous consommons. Nous pensons notamment aux 40.000 espèces couramment exploitées par l'humanité (Eldredge 1998). Ainsi, et en dehors d'un bond en avant technologique doublé d'une régression morale nous donnant d'abandonner le monde organique en tant que milieu, il convient de gérer nos ressources pour éviter la disparition¹⁹⁹⁹. À cette dimension utilitariste s'ajoute une considération morale, un amour pour le vivant que Darwin appréhenda comme une extension toujours plus grande de la sympathie que nous portons pour notre prochain qui nous rapproche par l'intellect de Dieu, et que Wilson résumera par le mot de biophilie²⁰⁰⁰. Pour lui donner corps nous devons en tant qu'espèce établir un « équilibre entre nous et le reste du vivant » et cultiver une éthique du contentement par laquelle nous affirmerons collectivement : « c'est en assez²⁰⁰¹ », car il faut sauver l'environnement. Ce sont là de beaux vœux, mais qui ne sauraient se soustraire à la critique. Selon Richard Lewontin (2000, p. 68), le précédent slogan sur la sauvegarde de l'environnement se heurte à l'impossibilité effective d'arrêter d'une évolution qui inclut des

Hardin, l'auteur livre un commentaire des plus instructifs sur les solutions à apporter, et notamment la formation d'une intendance planétaire proposée par Crutzen (cf. Federau 2016, p. 181).

¹⁹⁹⁸ C'est aussi ce que considère le spécialiste de l'extinction du Permien, Doug Erwin, dans une interview de Peter Brannen pour *The Atlantic* que le lecteur retrouvera dans la section site de la bibliographie. Par ailleurs, il faut également considérer les prédictions erronées sur la vitesse et l'intensité du délabrement de la biosphère. À ce sujet, Lamkin et Mille (2016, p. 788) considèrent qu'il est imprudent d'affirmer que le taux d'extinction contemporain vaut 1000 fois celui d'arrière-plan car les données ne soutiennent pas une telle affirmation. En outre, ils constatèrent le désastre des prédictions fondées sur la relation entre le nombre d'espèces et l'aire de répartition. Par exemple, au XX^e siècle, Myers prédisait qu'un million d'espèces devaient s'éteindre d'ici l'an 2000, quand Lovejoy annonçait un quart du total, et le couple Erlich la moitié. Même Wilson a manqué de prudence à ce sujet (Ibidem, p. 788, tableau 1). Admettant un taux d'extinction d'arrière-plan de 0.1 espèce par million d'espèces et par an, et un nombre vérifié de quelques 834 espèces éteintes depuis 1500 d'après l'UICN (2015) qu'ils arrondissent à 1.000, ils trouvent un taux d'extinction d'environ 1 espèce/msy, ce qui est 10 fois supérieur au taux d'arrière-plan. Toutefois, la situation est des plus préoccupantes : si l'on prend en compte les espèces possiblement éteintes, et celles qui risquent de s'éteindre dans les prochaines années, on obtiendrait alors des taux allant respectivement de 10 à 57 espèces/msy (Ibidem, p. 788).

¹⁹⁹⁹ Cf. Wilson 2002, p. 128. Mais encore les écrits de Diamond (2006) sur ces civilisations qui disparaissent par l'épuisement d'une partie de leurs ressources.

²⁰⁰⁰ Cf. Darwin 1871, vol. I, p. 100-101 ; vol. II, p. 405 ; Wilson 1984 ; Wilson 2002, chapitre VI.

²⁰⁰¹ Les deux expressions entre guillemets proviennent toutes deux de Eldredge 1998, p. 151 et 194. À noter que la deuxième résonne spécialement avec les propositions de la philosophie orientale qui définissent le sage comme celui qui sait prononcer cette même phrase. Nous pensons au *Tao Te King*, XLVI.

extinctions. De même, Maris (2006, p. 128) note bien le problème qu'il y a à vouloir conserver l'environnement en le figeant²⁰⁰². Et quand bien même nous deviendrions par quelque miracle scientifique souverain en ce monde comme peut l'être Dieu dans le ciel, grâce à une technologie permettant de contrôler si bien l'évolution qu'elle la bloquerait à notre envie, nous pourrions toujours nous inquiéter de cet équilibre que nous devons nous-même atteindre, car il signifie la stagnation, si ce n'est un arrêt de notre évolution s'opposant à notre appétence pour le progrès, l'histoire, et le changement²⁰⁰³.

10.3. De la valeur paradoxale de notre capacité à prédire l'évolution

On le voit par ces dernières lignes, notre action se rapporte d'une manière ou d'une autre à ce qu'il convient d'encourager dans la nature, et qu'on la pense toujours en fonction de ce qu'elle favorisa dans le passé et le présent. C'est la question d'une morale de l'évolution qui est ainsi posée. Or, si l'on ne peut véritablement sauver l'environnement par la production hypothétique, et presque inconcevable, d'une stase planétaire qui transgresserait d'une nouvelle manière cette morale supposée, nous sommes à ce jour la seule espèce capable de garantir, malgré nos regrettables excès, le développement maximal de la biodiversité, et ce de deux manières : 1. En protégeant par notre technologie la Terre des causes d'extinction qui frappèrent la vie dans le passé (cf. 7.2). 2. En disséminant la vie dans l'espace afin qu'elle s'accroisse dans des proportions inégalées, et qu'elle ne soit plus rivée à un lieu que l'on sait condamné sur le long terme. Ces propositions expriment certes toute la démesure d'un destin cosmique de notre espèce que l'on pouvait déjà lire dans les propositions du cosmisme russe, même si la résurrection ne semble pas à figurer²⁰⁰⁴. Cela dit, nous n'avons pas la naïveté de croire que la technologie fera tout, car non seulement nous avons médité l'enseignement qui

²⁰⁰² Sur l'évaluation des stratégies de préservation de l'environnement en ce qu'elles peuvent relever d'une préservation confinante à l'immobilisation de l'évolution, ou encore accompagner le mouvement évolutionnaire en favorisant les spéciations, voir notamment Myers et Knoll 2001, p. 5391.

²⁰⁰³ Sur cet équilibre à construire, et l'horizon possible d'une société statique comme réponse aux dégradations que nous occasionnons dans la biosphère, voir Bonnet et Woltjer 2008, p. 403

²⁰⁰⁴ Il y a chez Fiodorov (1906) toute l'hubris et la détresse d'une humanité voulant réformer le cosmos et réaliser les promesses de l'apocalypse chrétien par les sciences. Nous avons déjà envisagé une telle réforme de l'univers en discutant de l'hypothèse d'une vie qui parviendrait à réorganiser l'univers de sorte à prolonger indéfiniment son existence. Enfin, pour ce qui est de la résurrection par la science, s'il n'est pas interdit de concevoir la chose pour une technologie disposant de la connaissance exacte du passé de sorte qu'elle puisse copier la constitution physique des organismes disparues, il semble que nous nous essayons déjà dans ce domaine en tentant de ramener à la vie quelques espèces récemment disparues (e.g. Zimmer 2013).

se cache dans le mythe de Dédale²⁰⁰⁵, mais aussi parce que nous laissons entrevoir par l'idée même d'une « morale de l'évolution » que le problème était d'ordre philosophique, et c'est ce que nous discuterons dans cette ultime section.

Tout d'abord, nous commencerons par accepter en suivant les évolutionnistes qui nous précèdent la nécessité de ce destin si particulier. Pour reprendre leurs mots, nous dirions que le temps est venu pour le genre humain de choisir et « contrôler sa destinée » de sorte qu'il puisse entretenir « le progrès pour lui-même et pour la vie » ; cela relève même d'un « devoir cosmique » selon Huxley à qui nous avons emprunté ces éléments de langage²⁰⁰⁶. Si nous ne le faisons pas, autrement dit si nous refusons d'être « l'agent du processus évolutif sur Terre » (Huxley 1957, p. 288), nous ne pourrions pas réaliser nos potentialités, et, fait plus grave, « l'Homme et ses œuvres sombreront dans l'oubli²⁰⁰⁷ », car tout cela aura été à jamais dissous par l'effervescence d'un monde en constante transformation. Contre cette perspective funeste, il n'est d'autre voie sotériologique que la « connaissance totale » vers laquelle nous devons nous acheminer, comme le devine Wilson (1975, p. 301). Seulement, nous suggérons que la connaissance ne saurait suffire pour nous guider, car le problème est d'ordre moral en raison de la nécessité d'agir en conformité avec la « morale de l'évolution ». Cela est tout à fait clair dans ce propos de Jantsch (1980, p. 262-263) : « Il est de notre devoir d'agir avec l'évolution, non contre elle. [...] De manière générale, nous pouvons définir un comportement éthique comme un comportement qui favorise l'évolution. » Bien que l'auteur évoquât dans ce même texte le bouddhisme, étant entendu selon lui que ce destin implique une forme de lâcher-prise (Ibidem, p. 260), il nous semble difficile de cerner les contours de ce stoïcisme évolutif qui prend forme sous nos yeux. C'est pourquoi il pourra être utile d'écouter les paroles de Simpson (1949, p. 261-268), car c'est l'un des rares auteurs qui précisa et critiqua ce que porte l'idée d'une morale de l'évolution. L'analyse du paléontologue s'inscrit dans la continuité de notre citation de Jantsch, puisqu'il écrit que « le comportement moral est celui qui favorise la vie. L'évolution est bonne [...] parce qu'elle a favorisé la vie. » À partir de ce point de départ, il déploya plusieurs critiques qui convergent pour défaire cette idée que l'on

²⁰⁰⁵ Sur le problème de Dédale, voir les remarques de Pierre-Henri Gouyon faites dans le cadre d'une conférence pour les Mardis de l'espace donnée le 17 février 2009, et dont voici un lien pour l'écouter :

<https://www.youtube.com/watch?v=UrdPaxfrbqs&t=5430s> Le moment-clé se situe à environ 1h30 du début. Sur cette même question, nous orienterons également le lecteur vers Dobzhansky (1962b, p. 332) qui déclare à propos du fardeau mutationnel que « le remède à notre dépendance génétique à la technologie, c'est toujours plus de technologie, et non moins ». La morale du mythe de Dédale se résume donc ainsi : la technologie résout toujours les problèmes à ce prix : elle en crée d'autres.

²⁰⁰⁶ Les citations proviennent respectivement de Huxley 1941, p. 80 ; 1942, p. 578 ; 1957, p. 17.

²⁰⁰⁷ Haldane 1932b, p. 145. L'idée d'oubli ou encore de néant (*oblivion*) comme destin d'une humanité qui se refuse à embrasser le contrôle de l'évolution, et donc de l'avenir, est aussi lisible chez Muller 1959, p. 460.

puisse prendre la survie pour un « bien moral ». La première nous donne de percevoir que du point de vue de l'évolution, la survie des uns n'est pas celle des autres. Simpson comprend que l'on ne sort de ce faux-pas qu'en visant non pas une survivance pour un petit nombre, mais pour le plus grand nombre possible, ce qu'il croit vain, car à bien considérer l'histoire de la vie, on est forcé d'admettre que « la survivance est finalement impossible » (Simpson 1949, p. 262). C'est pourquoi il admet que toutes les morales de l'évolution sont vouées à l'échec puisqu'elles manquent le caractère changeant de l'évolution, et qu'en conséquence il faut réserver l'idée de morale à une recherche proprement humaine sans égard pour l'histoire de la vie (Ibidem, p. 268). Cette conclusion semble discutable, car elle implique que l'on puisse s'émanciper de la morale de la survivance, comme d'autres auteurs purent le dire de manière ambiguë²⁰⁰⁸. Que l'Homme puisse ajouter d'autres sens à la morale fondamentale de l'évolution qui est celle de la survivance, c'est un fait, mais qu'il puisse s'en départir est un non-sens, car toutes les dimensions qu'il pourra additionner reposent logiquement sur cette dernière qui en est la condition. Mais revenons-en à Simpson. Il affirme que la survivance est impossible, et l'on voudra bien lui accorder qu'il s'agit là d'une proposition sensée en ce qu'elle n'est que l'expression d'une autre *morale de l'évolution*. Or, c'est la vie tout entière qui vise l'immortalité par la reproduction et l'Homme n'y déroge pas. Si la continuité de sa vie est impossible, l'humain doit le savoir, car jamais il n'en fera l'expérience. C'est pourquoi la prédiction de l'évolution est nécessaire pour entendre la morale de l'évolution, ce que Simpson reconnaît en indiquant que les tentatives visant à tirer un enseignement de l'histoire biologique et fonder une morale de l'évolution « demandent que l'on essaie de découvrir ce que projetait l'évolution, ou même ce qu'elle semble vouloir, et qu'elles partent du principe que ce qui facilite ce dessein est moralement bien²⁰⁰⁹. » Soyons-en assurés : ou le destin de notre espèce atteint sa dimension cosmique, mais alors elle est tenue de s'engager pleinement dans le chemin prédictif, ou il s'arrête sur la Terre qui l'a portée, au terme qui lui est fixé. La chose est indubitable si l'on tient la prédiction pour le pouvoir adaptatif suprême, comme ce fut le cas de Dobzhansky qui l'encensa par des mots éloquents²⁰¹⁰, mais encore parce qu'elle

²⁰⁰⁸ Huxley (1942, p. 576-577) qui déclare que pour avancer dans la vie il faut raccorder un but à des valeurs, et que les « buts dans la vie ne sont fabriqués [par nous], ils ne sont pas trouvés [déjà existants] ». Or, il (1927, p. 380) écrit aussi ceci « Je crois que le devoir de l'Homme peut être résumé par ces mots : plus de vie, pour son prochain comme pour lui-même ». C'est un véritable condensé de la morale de la survivance étendue. Ainsi, et pour reprendre sa précédente formule, nous dirions que parmi les « buts » il y en a au moins un qui n'est jamais complètement fabriqué, mais trouvé, ou mieux légué par ceux qui nous précèdent et il s'agit bien de la survie.

²⁰⁰⁹ Simpson 1949, p. 268.

²⁰¹⁰ « La valeur adaptative de la prévoyance ou de la prédiction est trop évidente pour être démontrée. C'est elle qui a élevé l'Homme au rang de seigneur de la création. » Dobzhansky 1962b, p. 340. Pour faire écho à cette formule, nous pourrions citer Löwith (1949, p. 115) qui saisit bien que dans l'œuvre de Comte « la prescience rationnelle » remplace « la providence chrétienne ».

peut transcender les limites d'une sélection dont la « vision ne porte pas au loin », ce qui fait que l'on ne peut pas entièrement s'appuyer sur elle afin de guider notre espèce et la conduire vers la « survie infinie²⁰¹¹ » que l'on désire pour notre descendance ou même la vie.

Mais comme nous le suggérons en citant E.O. Wilson, la prédiction de l'évolution n'est possible qu'à condition de se diriger d'un pas décidé vers la connaissance absolue. Or, sur ce chemin se trouvent les périls d'une technologie mal utilisée, mais encore le danger moral dont nous annonçons l'existence avec Monod (cf. 10.2.1) et dont il nous faut dévoiler la nature. Il y a déjà un siècle, Spengler annonçait en des mots prophétiques l'abandon de la science par l'Occident dont le corps fatigué devrait bientôt expulser l'esprit faustien qui le tourmente : « après deux siècles d'orgies scientifiques – on en a assez. Ce n'est pas l'individu, mais l'âme de la culture qui en a assez²⁰¹². » Un siècle plus tard, Sarraf *et al.* (2019, p. 1) en confirmèrent la réalité : il y a bien un déclin et celui-ci se traduit par une « perte de vigueur existentielle », une réduction de la natalité et de l'innovation si l'on se compare à nos prédécesseurs. Mais leurs propos, ou celui de Spengler, n'auraient que peu de valeur s'ils n'étaient là que pour déplorer la situation pathétique de ce microcosme qui s'est cru nombril du monde parce qu'il s'abreuve de presque toutes ses mamelles. Non, car il y a bien chez ces auteurs une vigilance épistémique pour les causes du déclin des civilisations, et cette attention atteint des proportions épiques dans le livre de Sarraf *et al.* (Ibidem, p. 286-289) en ce qu'ils interrogent, à la lueur des thèses de Conway Morris, l'éventualité d'une convergence régressive frappant les humains, mais encore d'hypothétiques civilisations extraterrestres, ce qui expliquerait que notre galaxie paraisse sans vie, ainsi que la paradoxe de Fermi²⁰¹³. Selon eux, la diminution de l'intelligence comme la recrudescence des valeurs qu'ils qualifient de nihilistes, telles que le narcissisme, le repli sur soi et le malthusianisme, expliquent que des mondes soient « filtrés » et ne florissent pas en dehors de leur berceau planétaire. Si nous partageons leur « pessimisme biocosmique » (Ibidem, p. 285), il n'en va pas de même pour leur diagnostic comme leurs solutions, puisqu'ils envisagent une convergence pour l'accumulation de mutations délétères et recommandent une sélection en faveur de l'intelligence, ce que nous ne discutons pas, mais

²⁰¹¹ Cette citation et la précédente sont empruntées à Muller 1959, p. 423.

²⁰¹² Spengler 1918-1923[2021], tome 1, p. 522.

²⁰¹³ Cela dit, les auteurs n'excluent ni des causes extrinsèques, comme une fin par des cataclysmes (e.g. astéroïdes), ni que les peuples de l'espace s'auto-détruisent par leur propre technologie (cf. Sarraf et al. 2019, p. 286). Mais dans les deux cas, l'intelligence paraît en cause et l'on aurait tort de concevoir avec Carl Sagan (1977, chapitre IX) ceci : « Dès lors que des êtres intelligents produisent une technologie à même d'amener l'autodestruction de leur espèce, l'avantage sélectif associé à l'intelligence devient plus incertain. » En effet, s'il est évident qu'un manque de prévoyance, et donc d'intelligence, peut expliquer une disparition prématurée par les engrenages des extinctions de masse, l'hypothèse de l'autodestruction nous paraît plus relever d'un déficit d'intelligence, si tant est qu'elle soit non intentionnelle.

encore la promotion d'une forte sélection de groupe (Ibidem, p. 287), afin de maintenir des valeurs prosociales et donc une forte fécondité qui s'appuieraient notamment sur les filets de sécurité qu'assurent la religiosité ou la croyance au progrès face au « nihilisme » dont il a été question²⁰¹⁴. Nous leur objectons que la sélection de groupe ne peut se maintenir facilement à un niveau élevé dans une civilisation arrivée au stade planétaire puisqu'elle exprime en son sein les tendances à l'homogénéisation dont il fut question dans la précédente section. Quant à la religiosité et la croyance au progrès, elles sont capables de soutenir la *fitness* et la logique d'une sélection de groupe – le passé l'illustre parfaitement, mais nous doutons que leurs formes anciennes puissent servir pour les problèmes que nous avons en vue, car elles devront affronter le développement toujours plus grand d'un savoir scientifique vis-à-vis duquel se creuse leur inadéquation, et la question particulière que pose la prédiction de l'évolution et celle parente du nihilisme que Sarraf *et al.* (2019) n'ont fait qu'é luder.

Or, nous croyons que le nihilisme a bien un rapport avec « les ténèbres et le royaume » entrevus par Monod (1970) qui perçut d'une même acuité la crise morale qui affecte nos sociétés et dessine pour elles une période critique (Ibidem, p. 209 et 214). Elle se rapporte à une connaissance objective capable d'éroder la force des valeurs ou d'apporter, selon son propre mot, leur ruine (Ibidem, p. 214 et 220-221). Quant à Julian Huxley (1942, p. 573), il se demande si l'on doit faire mourir le mammifère en nous pour que vive l'Homme nouveau de la connaissance : « Ici, le problème des valeurs doit être affronté. » Il a raison, car nous disions qu'il existe une valeur qui se cache au plus profond de nos instincts et qui n'est autre que la morale de la survivance que l'on peut rapprocher du vouloir-vivre. Ne nous y trompons pas : la référence à Schopenhauer (1819) est féconde, car le philosophe était ignorant de ce que désormais nous savons et critiquable sur ce qu'il croyait savoir. Non seulement, il maltraite la question du suicide en n'y voyant que l'affirmation paradoxale du vouloir-vivre qui ne trouve plus d'autre voie de s'exprimer dans une vie accablée par les « circonstances » (Ibidem, p. 499), mais il croit que le vouloir-vivre « ne peut, en sa qualité de chose purement métaphysique être détruit par aucune puissance ; seul son phénomène peut être anéanti en tel point de l'espace et du temps. Le vouloir vivre lui-même ne peut être supprimé par aucune connaissance²⁰¹⁵. » Mais une fois qu'il a « converti et aboli la volonté », l'Homme biologique, toujours en vie, est laissé seul avec la « connaissance » à contempler un monde qui se révèle

²⁰¹⁴ Sur ces points, voir tout particulièrement les pages 259 et 284 de ce même ouvrage. Quant à leur hypothèse d'une accumulation de mutations délétères affectant possiblement les hommes comme les extraterrestres (Ibidem, p. 289), elle nous semble sensée, mais nous ne saurions dire si elle affecte principalement la dynamique civilisationnelle par leur modèle d'amplification par épistasie sociale (Ibidem, chapitre 7).

²⁰¹⁵ Ibidem, p. 502.

« néant²⁰¹⁶ ». Ce faisant, il surestime la douleur devant un néant qu'il ne pense pour la vie que relatif (Ibidem, p. 512-514). Or, nous savons contre lui que les espèces sont périssables ; nous discernons, dans l'incertitude d'une connaissance justement inachevée, la fin de la vie dans le temps long de l'évolution cosmique et un monde vidé de « tous ses soleils et toutes ses voies lactées²⁰¹⁷ ». Sa philosophie n'est que lamentations et redite de ce que l'Orient a mieux dit, si elle ne comprend pas que la connaissance a une évolution et une histoire, en d'autres mots une vie, et qu'elle ne peut rester statique dans l'esprit d'un humain endormi par « cet océan de quiétude²⁰¹⁸ » et suspendu à un néant par l'ultime ascèse à laquelle il nous convie, tant qu'elle n'a pas fini le chemin qui lui reste à parcourir. Sur cette route, la connaissance se charge certes de douleur selon le mot de L'Ecclésiaste²⁰¹⁹. La douleur, mais encore la vieillesse et sa fatigue, tout cela n'est rien face au défi de la prédiction de l'évolution et les terreurs qu'elle annonce. Ces terreurs sont les deux formes de la fin de l'histoire. La première prolonge l'angoisse de la mort individuelle, en apercevant au loin ou la fin de l'humanité ou celle de la vie dans sa totalité. Elle obscurcit la nature du stoïcisme évolutionnaire que nous aperçûmes chez Jantsch, car elle signe l'arrêt d'une évolution que l'on doit à la fois accepter et favoriser. Après tout, on peut appliquer à la lettre la sagesse qu'Épicure conseilla à Ménécée et faire de la philosophie une manière d'apprendre à mourir, mais celui-ci la destinait à des individus et non à la vie. Comment fera-t-on d'un véritable nihilisme biologique une éthique, une morale ? Par elle, le cynique « à quoi bon ? » devient une réponse acceptable contre tous ceux qui parlent de développement durable. N'est-ce point l'envers de la sagesse et l'expression d'une vanité que de prolonger ce dont le terme est assuré ? Néanmoins l'on ne raisonne pas ainsi parce que l'on ignore cette heure pour nous-même, et pour la vie parce qu'on la croit fort lointaine. Une connaissance qui tend à l'omniscience et achève de prédire l'évolution ne peut voir les choses ainsi. La fin connue, l'impuissance est son lot. Plus tôt dans cette thèse, nous faisons valoir l'existence d'une contradiction entre l'omniscience et l'omnipotence (cf. section 2.1.1). Hormis si l'on accepte que la seconde vienne restreindre la première, l'omniscience abolit le possible et signifie le contraire de l'omnipotence²⁰²⁰.

C'est ici qu'il faut considérer la deuxième fin de l'histoire. En deuxième partie, nous suggérons que si la vie – et peut-être la descendance de l'humanité – continuait à progresser,

²⁰¹⁶ Ibidem, p. 515-516 pour les trois derniers éléments cités.

²⁰¹⁷ Ibidem, p. 516.

²⁰¹⁸ Ibidem, p. 515.

²⁰¹⁹ *La Bible*, L'Ecclésiaste, chapitre 1, verset 18 : « Car en beaucoup de sagesse, il y a beaucoup de chagrin. Qui augmente le savoir, augmente la tristesse. »

²⁰²⁰ Cette considération exigerait pour Dieu une analyse en acte et en puissance que nous ne produirons pas ici.

elle pourrait un jour lointain atteindre l'apothéose et une sorte d'adaptation ultime par laquelle s'achève le progrès (cf. 4.2.1.1). Or, le progrès conditionne notre manière de penser la grande histoire qu'est l'évolution, mais aussi la petite, puisqu'on le désire pour nos enfants (Hardin 1959, p. 287). Considérons avec Dobzhansky (1950, p. 221), l'intérêt de lire Toynbee (1934-1961) avec les yeux d'un biologiste, et davantage pour le problème qui nous occupe. Pour ce dernier, l'homme et les rythmes de son histoire sont le produit entre une inertie, une variabilité et des « challenges » (Ibidem, vol. I, p. 205 *sqq.*). Et quoiqu'il pense la sélection de manière principalement négative, on observera qu'il établit un parallèle entre sa théorie et cette dernière (Ibidem, p. 272-273). Dans sa perspective, le progrès s'entend comme une suite de « challenges » qu'il faut surmonter, sans quoi survient la stagnation suivie de la mort pour une civilisation (Ibidem, vol. V, p. 12-13). Cependant, une vie qui a atteint la deuxième fin de l'histoire, et ne peut plus évoluer sur le plan physique ou même culturel, n'a plus rien à surmonter ; elle ne peut plus rien espérer pour son avenir, et il est douteux qu'elle puisse recommencer un mouvement qui a atteint ses limites. On sait que Toynbee affirma des civilisations qu'elles meurent davantage par suicide que par des causes extérieures (Ibidem, p. 334), et c'est en cela que la deuxième fin est terrible, car une vie privée d'évolution ne vaut pas mieux que la mort, et il ne fait aucun doute qu'en sachant prédire l'avenir on peut entrevoir la première fin comme la seconde pour être frappé d'effroi par une morale de l'évolution qui nous livre fatalement au nihilisme.

En divers recoins de cet exposé, nous suggérons avec Camus que le suicide était la question philosophique par excellence²⁰²¹. Nous savons tous que ce problème est lié à celui du nihilisme, mais désormais il s'associe à la prédiction d'une évolution dont le dénouement n'est pas assuré. À l'horizon d'une extinction venant faucher la vie par les chemins qui la surprennent, ne pas prédire « est le plus grand des crimes²⁰²² », c'est un véritable suicide. Prédire l'évolution, c'est encore en accepter la morale, aussi négative qu'elle puisse être. Nous sommes au bord d'un précipice et ce serait reculer de croire que l'impossibilité de prédire parfaitement nous sauve des visions terrifiantes d'une évolution sans issue, car c'est un faux-fuyant. De même, nous pourrions laisser le soin à quelques savantes machines de penser pour nous ce qui se trouve par-delà cet abîme afin que nous nous réfugiions dans un ultime obscurantisme ne signifiant rien d'autre qu'un renoncement à notre passion pour le savoir. Elles pourront certes nous aider à voir au loin, mais il semble qu'à la question « où va

²⁰²¹ Cf. les sections 2.2.3 ; 3.1.1 ; 3.2.1.

²⁰²² Pour reprendre la formule que l'on peut lire d'un des commentateurs de Sun Tzu [1972], dans l'article 3.

la vie ? », comme à toutes celles qui s'y rapportent et que nous venons de contempler, l'humanité et sa descendance devront apporter par un alliage de science et philosophie des réponses dont ne saurions prédire l'exacte nature, mais dont nous avons le sentiment et l'espoir qu'elles offriront à une espèce en quête d'infini la morale d'une histoire qui nous a échappé.

Conclusion générale

Nous partîmes de cette observation : la biologie de l'évolution se félicite de pouvoir expliquer les particularités de ses objets, mais ses prétentions semblent s'évanouir lorsqu'elle tente de prédire leur devenir. Devant cette asymétrie, il nous a paru indiqué de la confronter aux thèses de Hempel qui prévoit une symétrie entre l'explication et la prédiction. Nous nous sommes donné à cœur de les restituer au chapitre premier afin de discerner pour quelles raisons la science du vivant ne parvenait pas à s'y conformer. Parmi ces motifs, on trouvait la complexité de ses objets, et un discours sur sa spécificité en tant que science historique dont le maître-mot fut la contingence. Cela nous conduisit à produire une analyse des sciences historiques et de ce concept-clé au cours de laquelle nous avons rejeté la contingence du vivant que professaient Gould et d'autres auteurs pour lui préférer une imprédictibilité ancrée dans les limitations de notre connaissance. Ayant remarqué que les notions de contingence et d'imprédictibilité avoisinaient celles de l'émergentisme, nous avons pris soin au troisième chapitre de défendre un réductionnisme que nous estimions préférable pour une entreprise prédictive qui doit obligatoirement s'enraciner dans les données de la physique. Cependant, nous avons reconnu que la multiréalisabilité des propriétés biologiques constituait une réelle difficulté pour cette même entreprise. Après quoi, nous avons interrogé les perspectives à ce jour modeste des modélisations informatiques de l'évolution, ce qui nous offrit de mesurer tout le chemin à parcourir pour rattraper la climatologie que nous tenions pour le modèle à imiter, mais aussi de penser, avec l'émergentisme en tête, comment un programme devrait intégrer le caractère hiérarchique du vivant et son ancrage dans le monde physique afin de prédire l'évolution. Ainsi s'acheva notre première partie.

En seconde partie, nous avons interrogé la légalité des sciences de l'évolution dont nous avons rapporté l'élément caractéristique au fait de la reproduction. Puis nous nous sommes attelé à l'étude de six tendances et régularités qui capturent l'évolution dans ses grandes lignes de sorte que l'on puisse se fonder sur elles pour prédire. Nous en avons constaté les insuffisances et leur interpénétration, mais encore leur connexion à la sélection qui requérait en tant que loi centrale du changement biologique une analyse dédiée que nous avons produite au chapitre V au cours duquel fut mise en évidence la double cumulativité du mécanisme darwinien, dont la première porte sur des organismes ou des groupes et la seconde sur des structures à l'intérieur d'un organisme. Cela fait, une deuxième clé de lecture fut déployée : il

s'agissait du tandem de la sélection-de et la sélection-pour. Il nous a semblé judicieux de le croiser avec les trois déclinaisons suivantes de la sélection : la nature, l'Homme et le sexe, et de l'appliquer à l'analyse des niveaux de sélection. À cette occasion, nous avons proposé des arguments pour envisager la sélection multi-niveaux de manière dynamique et unitaire en décrivant le processus sélectif à n'importe quel niveau comme le rapport entre des écarts de *fitness* avec la répétition des entités qui les exhibent, ce qui nous permit de renforcer notre interprétation d'une sélection dont le caractère essentiel est la cumulativité. Cette cumulativité a ensuite été rapportée à la *fitness* que nous comprenions, de même que la sélection, comme un résumé de l'histoire que l'on peut toujours saisir comme une fréquence dont le changement dynamique doit être rapporté aux échelles adaptées. Le sixième chapitre proposa d'examiner les expansions qu'a connues la théorie de l'évolution depuis ses premiers âges jusqu'à son développement actuel. En considérant quelles ressources nouvelles pouvaient servir le mieux un projet prédictif, nous avons reconnu que les notions de contraintes et d'évolutivité semblaient les plus prometteuses. Cette dernière notion fut principalement envisagée suivant le schème de la recombinaison des structures. Ici encore, une attention toute particulière a été donnée aux échelles, avec l'examen des deux niveaux de la plasticité, celles des organismes et celles des lignées. Enfin, nous avons reconnu que les extensions récentes de la synthèse ne bouleversaient pas radicalement son contenu, mais aussi que le problème de la prédiction requérait cependant une nouvelle synthèse qui ne s'établirait non plus à l'intérieur de la seule biologie, mais de manière transdisciplinaire et sous la bannière de l'évolution cosmique.

Pour donner les meilleurs chances à un projet prédictif dans ce cadre, la biologie doit accepter sa dépendance aux autres sciences et repenser les relations qu'elle entretient avec ces dernières. Au chapitre sept, nous avons argumenté que cette connexion devait s'envisager par les notions de rythme et de couplage. Après quoi, le huitième chapitre proposa un examen des références que font les biologistes à la physique pour concevoir de manière dynamique et donc potentiellement prédictive leur objet. À cette occasion, nous avons insisté sur les notions d'inertie et de résultante, ce qui nous renforça dans la conviction que l'évolution pouvait être pensée comme une dynamique, moyennant quelques amendements.

Ces modifications furent proposées au chapitre neuf qui inaugurerait la dernière partie. Il s'agissait d'appréhender l'évolution cosmique selon des fréquences que l'on peut superposer pour dessiner des rythmes dont la métrique fondamentale porte sur des flux énergétiques. Cela fait, nous avons envisagé deux formes d'inertie pour penser le couplage des rythmes évolutifs d'une part à l'intérieur d'un système biologique et d'autre part avec son environnement. Deux

formes d'évolutivité furent alors définies pour évaluer les possibilités qui s'offrent à une entité biologique donnée. Nous avons confronté ces quatre notions à la structure hiérarchique du vivant, mais encore à une requalification de la sélection qui l'établit comme une forme particulière de couplage entre la variation du rythme dans un système biologique et celle de la fraction sélective de son milieu. Enfin, le dixième chapitre interrogea le futur de l'évolution humaine tel que l'envisagent les plus grands évolutionnistes. Des perspectives sombres furent évoquées, mais encore la nécessité de prédire l'évolution pour faire progresser la vie et notre descendance, quitte à ce que l'on aperçoive la fin d'une histoire qui n'est pas terminée, et que l'on doive surmonter les terreurs qui accompagnent cette vision.

Voilà pour la rétrospective. Quant aux regrets, et même s'ils sont vains, il faut bien dire ceux qui nous travaillent. D'un point de vue formel, l'accumulation excessive de références a pu nuire au propos, mais elle répondait à notre souhait de rendre hommage à ceux qui nous avaient fourni les moyens de notre réflexion. Pour ce qui est des carences méthodologiques de notre travail, nous croyons qu'elles s'expliquent en partie par les spécificités du sujet, et en premier lieu sa nouveauté, puisqu'aucune thèse ou livre ne lui avaient été dédiés pour en proposer un traitement quasi-exhaustif. C'est pourquoi il nous a été impossible d'adopter une démarche qui permet non seulement de s'orienter dans un champ de recherche déjà balisé, mais encore de s'y distinguer. Quant aux auteurs et dimensions du sujet que nous n'avons pas suffisamment traités, nous reconnaissons pleinement que certains savants auraient mérité une plus ample considération, et qu'une analyse de la plus-value prédictive que l'on peut retirer des études génomiques de masse manque à l'appel, et particulièrement au chapitre X. Cela dit, nous n'avons pas utilisé bon nombre des ouvrages consultés dans le cadre de cette thèse, et il semble qu'un travail sur la génomique contemporaine requiert que l'on se concentre presque exclusivement sur ce champ de recherche. Quoi qu'il en soit, c'est davantage l'inachèvement et l'absence de formalisme de l'esquisse d'une théorie prédictive proposée au chapitre IX qui constituent selon nous les points faibles de cette thèse.

Cependant, nous n'abandonnons pas nos efforts en la matière ; de même en ce qui concerne les éléments de notre enquête pour lesquels nous nous sommes particulièrement investi, tels que le rapport entre la philosophie de l'histoire et les sciences de la nature, ou encore le futur de notre espèce. Quant à la constitution d'une théorie prédictive, il faudra bien du temps et de l'aide afin que notre proposition prenne davantage la forme qui convient, et si jamais elle tient de ces pensées qui ne sont pas « fondamentalement [...] vraies » selon le mot de Gayon qui ornait la fin de l'introduction, nous trouverions quelques réconforts à ce qu'elle

soit de celles qui « font repère » et guident par ses errances, que d'autres sauront dépasser, la marche d'une science que nous souhaitons voir progresser.

Bibliographie

Ouvrages non attribués :

La Bible (TOB). Société biblique française & Éditions du Cerf, 1988.

ANONYME (2011). Microbiology by Numbers. *Nature Reviews Microbiology*, vol. 9, p. 628.

National Research Council (2001). *Improving the Effectiveness of U.S. Climate Modeling*. Washington (DC) : The National Academies Press.

Ouvrages par ordre alphanumérique :

Abel Othenio (1932). La loi biologique de l'inertie. *Revue générale des sciences pures et appliquées*. Tome 43^{ème}. Paris : Gaston Doin et Cie, p. 372-377.

Abrams Marshall (2009). The Unity of Fitness. *Philosophy of Science*. Vol. 76(5), p. 750-761.

Ackerly David (2009). Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *PNAS*, vol. 106, suppl. 2., p. 19699-19706.

Ackermann R.R., and J.M. Cheverud (2004). Detecting Genetic Drift versus Selection in Human Evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 101, p. 17947–17951.

Adams Fred and Greg Laughlin (1999). *The Five Ages of the Universe*. New York: The Free Press.

Adorno Theodor W. (1966). *Negative Dialectics*. London & New-York: Routledge, 1973.

Aitken R., Marshall Graves J. (2002). Human spermatozoa: The future of sex. *Nature*, vol. 415, p. 963.

Alberch P. (1991). From genes to phenotype: Dynamical systems and evolvability. *Genetica*, vol. 84, p. 5-11.

Alexander Samuel (1920-1927). *Space, Time and Deity*. The Gifford Lectures at Glasgow. London : Macmillan & Co, 1934 pour la présente édition. Le tome I est de 1920 ; le tome II de 1927.

Aligica P.D. (2003). Prediction, explanation and the epistemology of future studies. *Futures*, vol. 35, p. 1027-1040.

Alizon Samuel (2006). *Évolution de la virulence des parasites : apports des modèles emboîtés*. Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), Evolution.[q-bio.PE].

Alizon Samuel (2016). A Visionary Pioneer of Parasite Ecology and Evolution. *The American Naturalist*, vol. 187(6), p. ii-iii.

Alizon Samuel and Sofonea Mircea T. (2021). SARS-CoV-2 virulence evolution: Avirulence theory, immunity and trade-offs. *J. Evol. Biol.* Vol. 34, p. 1867–1877.

Allen Andrew P., James F. Gillooly, Van M. Savage, and James H. Brown (2006). Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *PNAS*, vol. 103(24), p. 9130–9135.

Allmon Warren D., Patricia Kelley, and Robert Ross [Eds.] (2008). *Stephen Jay Gould. Reflections on His View of Life*. Oxford (UK): Oxford University Press.

Allen Joel Asaph (1877). The influence of Physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*. Vol. 1, p. 108–140.

Altenberg L. (1994). The evolution of evolvability in genetic programming. In Kinnear J.K.E. [Ed.] *Advances in genetic programming*. Cambridge (MA): MIT Press, p. 47-74.

Althusser Louis (1982). *Le courant souterrain du matérialisme de la rencontre*.

Alvarez L.W., W. Alvarez, F. Asaro, and H.V. Michel. (1980). Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction. *Science*, vol. 208, no. 4448, p. 1095–1108.

Amundson R. (1994). Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology. *Philosophy of Science*, vol. 61, p. 556-578.

Amundson R. (2005). *The changing role of the embryo in evolutionary thought: roots of eco-devo*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.

Anderson Chris (2008). The End of The Theory: The Data Deluges makes the Scientific Method Obsolete. Article en ligne sur le site *Wired* (06.23.2008).

Andler Daniel, Anne Fagot-Largeault, Bertrand Saint-Sernin (2002). *Philosophie des sciences*. 2 Tomes. Paris: Folio Gallimard.

Antonovics J., van Tienderen P.H. (1991). Ontoecogenophyloconstraints? The chaos of constraint terminology. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 6, p. 166-168.

Ao Ping (2004). Mathematical Structure of Evolutionary Theory. Depuis l'adresse suivante : <https://arxiv.org/abs/q-bio/0403020>

Ao Ping (2005). Laws in Darwinian Evolutionary Theory. *Physics of Life Reviews*, vol. 2, issue 2, p. 117-156.

Archimède. *Œuvres complètes*. Tome 2 : Des spirales. De l'équilibre des figures planes. L'Arénaire. La Quadrature de la parabole. Édition et traduction : Charles Mugler. Paris : les Belles Lettres, 1971. (Collection des Universités de France).

Arendt Detlev (2003). Evolution of Eyes and Photoreceptor Cell Types. *Int. J. Dev. Biol.* Vol. 47, p. 563-571.

Ariew André and Lewontin Richard C. (2004). The Confusions of Fitness. *Brit. J. Phil. Sci.* Vol. 55, p. 347–363.

Aristote. *Organon : Seconds Analytiques*. Traduction de J. Barthélémy Saint-Hilaire, Paris : Ladrance, 1838.

Aristote. *Physique*. Traduction Henri Carteron. Paris : Les Belles lettres, 1966. Nous utilisons également la traduction de Jules Barthélemy-Saint-Hilaire éditée à Paris chez Libraire philosophique de Ladrance, 1862.

Aristote. *Éthique à Nicomaque*. Traduction de Richard Bodéüs, Paris : GF-Flammarion, 2004.

Aristote. *Métaphysique*. Traduction de Jules Barthélémy Saint Hilaire, Pocket, 1991.

Armstrong D.M. (1983). *What is a Law of Nature?* Cambridge University Press.

Arnold A.J., D.C. Kelly. and W.C. Parker (1995). Causality and Cope's Rule: evidence from the planktonic Foraminifera. *Journal of Paleontology*, Vol. 8, p. 113-129.

Arnold J. Stevan (2003). Performance Surfaces and Adaptive Landscapes. *Integr. Comp. Biol.* Vol. 43, p. 367–375.

Aron Raymond (1938). *Introduction à la philosophie de l'histoire*. Paris : Gallimard, 1986.

Asimov Isaac (1956). The Last Question. *Science Fiction Quarterly*, Nov. 1956.

- Ayala Francisco J. (1968). Biology as an Autonomous Science. *America scientist*, vol. 56(3), p. 207-221.
- Ayer A.J. (1956). What is a Law of Nature? *Revue International de Philosophie*, vol. 10, p. 144–165.
- Bachelard Gaston (1938). *La formation de l'esprit scientifique*. Paris : Vrin, 2004.
- Bachelard Gaston (1951). *L'activité rationaliste de la physique contemporaine*. Paris : PUF.
- Bacon Francis (1620). *Novum Organum*. Édition libre de droit.
- Bacon Francis (1625). *Essays*. Édités, annotés et introduits par Mayr Augusta Scott. New York (NY) : Charles Scribner's sons, 1908.
- Bailhache Patrice (2005). Sciences historiques et classification des sciences. *Cahier François Viète*. Série I – No. 9-10 : Les sciences des causes passées, pp. 9-32.
- Bailer-Jones Coryn A.L. (2009). The evidence for and against astronomical impacts on climate change and mass extinctions: A review. *International Journal of Astrobiology*, vol. 8, p. 213-239.
- Bainville Jacques (1924). *Histoire de France*. Paris : Arthème Fayard.
- Bak Per, C. Tang (1989). Earthquakes as a self-organized critical phenomenon. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, vol. 94 (B11), p. 15635-15637.
- Bak Per, K. Christensen, L. Danon, T. Scanlon (2002). Unified scaling law for earthquakes. *Physical Review Letters*, vol. 88 (17), p. 178501.
- Bak Per (2013). *How nature works: the science of self-organized criticality*. Springer Science & Business Media.
- Baker John R. (1938). The Evolution of Breeding Season. In G.R. de Beer [Ed.] *Evolution: Essays on Aspects of Evolutionary Biology*. Oxford: Clarendon Press, p. 161-177.
- Baleka Sina, Victoria L. Herridge, Giulio Catalano, Kirsty E.H. Penkman, Michael Hofreiter, Johanna L.A. Pajmans (2021). Estimating the dwarfing rate of an extinct Sicilian elephant. *Current Biology*, vol. 31, p. 1-7.
- Baldwin James Mark (1896). A New Factor in Evolution. *The American Naturalist*, Vol. 30, No. 354 (Jun. 1896), pp. 441-451.

- Baldwin James Mark (1902). *Development and evolution*. New York (NY): Macmillan.
- Baldwin James Mark (1909). *Darwin and the Humanities*. Baltimore: Review Publishing Co.
- Balibar Françoise (1984). *Galilée, Newton lus par Einstein. Espace et relativité*. Paris : PUF.
- Ballinger Clint (2013). Contingence, déterminisme et « just-so stories » » *Tracés. Revue de Sciences humaines* [En ligne], 24 | 2013, mis en ligne le 01 janvier 2017, consulté le 26 août 2018. URL : <http://journals.openedition.org/traces/5627> ; DOI : 10.4000/traces.5627. Traduction de Marc Lenormand et Pierre Saint-Germier.
- [de] Balzac Honoré (1831). *La peau de chagrin*. Paris : LGF, le livre de poche.
- Bambach Richard K., Andrew H. Knoll, and Steve C. Wang (2004). Origination, Extinction, and mass Depletions of Marine Diversity. *Paleobiology*, vol. 30(4), p. 522–542.
- Bapteste Éric (2003). *Phylogénie générale des Eucaryotes basée sur l'analyse de multiples marqueurs*. Thèse de doctorat en biologie de l'Université Paris 3.
- Bapteste Éric (2007). *Au-delà de l'Arbre du vivant : pour une phylogénie postmoderne*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1.
- Bapteste Éric (2018). *Tous entrelacés ! Des gènes aux super-organismes : les réseaux de l'évolution*. Paris : Belin.
- Bapteste Éric and Huneman Philippe (2018). Towards a Dynamic Interaction Network of Life to unify and expand the evolutionary theory. *BMC Biology* 16:56.
<https://doi.org/10.1186/s12915-018-0531-6>.
- Barberousse Anouk, Kistler Max, Ludwig Pascal (2000). *La philosophie des sciences au XX^{ème} siècle*. Paris : Champs Flammarion.
- Barberousse et Samadi (2009). Pourquoi et comment formaliser la théorie de l'évolution ? In Thomas Heams & Philippe Huneman & Guillaume Lecointre & Marc Silberstein (dir). *Les mondes Darwiniens*. Édition revue et augmentée (2011). Paris : Éditions Matériologiques, p. 361-388.
- Barberousse Anouk, Bonnay Denis, Cozic Mikaël [Dir.]. (2011). *Précis de philosophie des sciences*. Paris : Vuibert.

Barlow Miriam and Hall G. Barry (2002). Predicting evolutionary potential: in vitro evolution accurately reproduces natural evolution of the β -lactamase. *Genetics*, vol. 160, p. 823-832.

Barnosky Anthony D. (1999). Does Evolution Dance to the Red Queen or the Court Jester? *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 19, Issue sup. 003, p. 1-93.

Barnosky Anthony D. (2001). Distinguishing The Effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene Mammal Evolution in the Northern Rocky Mountains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 21(1), p. 172–185.

Barnosky Anthony D. and Brian P. Kraatz (2007). The Role of Climatic Change in the Evolution of Mammals. *BioScience*, vol. 57, no. 6, p. 523-532.

Barnosky Anthony D., Nicholas Matzke, Susumu Tomiya, Guinevere O. U. Wogan, Brian Swartz, Tiago B. Quental, Charles Marshall, Jenny L. McGuire, Emily L. Lindsey, Kaitlin C. Maguire, Ben Mersey & Elizabeth A. Ferrer (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, vol. 471, p. 51–57 (03 March 2011) doi:10.1038/nature09678.

Bar-On Yinon, Phillips Rob, Milo Ron (2018). The biomass distribution on Earth. *PNAS*, vol. 115(25), p. 6506-6511.

Barrau Aurélien (2019). *Le plus grand défi de l'histoire de l'humanité*. Paris : Michel Lafon.

Barrett Rowan D.H., Stefan Laurent, Ricardo Mallarino, Susanne P. Pfeifer, Charles C.Y. Xu, Matthieu Foll, Kazumasa Wakamatsu, Jonathan S. Duke-Cohan, Jeffrey D. Jensen, Hopi E. Hoekstra. (2019). *Linking a mutation to survival in wild mice*. *Science*, vol. 363, p. 499-504.

Barrick Jeffrey E. and Lenski Richard E. (2013). Genome Dynamics during Experimental Evolution. *Nature Reviews Genetics*. vol. 14(12), p. 827–839.

Barros D.B. (2008). Natural selection as a mechanism. *Philosophy of Science*, vol. 75(3), p. 306-322.

Barsbai Toman, Dieter Lukas, Andreas Ponderfer (2021). Local Convergence of Behavior across species. *Science*, vol. 371, issue 6526, p. 292-295.

Bateman Simone, Jean Gayon (2012). L'amélioration humaine. Trois usages, trois enjeux. *Médecines/Sciences*, vol. 28, p. 887-891.

Bates Henry (1862). Contribution to an Insect Fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconidae. *Trans. Linnean Soc. London*, vol. 23, p. 495-566.

- Bateson William (1894). *Materials for the study of Variation treated with special regard to discontinuity in the origin of species*. London (UK): Macmillan.
- Bateson William (1914). President's address. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, p. 3-38.
- Baym Michael, Tami D. Lieberman, Eric D. Kelsic, Remy Chait, Rotem Gross, Idan Yelin, Roy Kishony (2016). Spatiotemporal microbial evolution on antibiotic landscapes. *Science*, vol. 353, issue 6304, p. 1147-1151.
- Beall Cynthia M. (2007). Two routes to functional adaptation: Tibetan and Andean high-altitude natives. *PNAS*, vol. 104(S1), p. 8655-8660.
- Beatty John (1980). What's wrong with the received view of evolutionary theory? *PSA* 2, p. 397-426.
- Beatty John (1984). Chance and Natural Selection. *Philosophy of Science*, vol. 51, no. 2, p0 183-211.
- Beatty John (1987). Natural Selection and the Null Hypothesis. In Dupré J. (ed.) *The Latest on the Best: Essays on Evolution and Optimality*. Cambridge (MA): MIT Press, p. 53–75.
- Beatty John (1992). Random drift. In Keller E.F. & Lloyd E.A. [Eds.] *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press, p. 273-281.
- Beatty John (1995). The Evolutionary Contingency Thesis. In Gereon Wolters and James G. Lennox [Eds.] *Concepts, theories, and rationality in the biological sciences*. The second Pittsburgh-Konstanz colloquium in philosophy of science. Pittsburgh (PA): University of Pittsburgh Press, p. 45-81.
- Beatty John (2006). Replaying the tape of life. *The Journal of Philosophy*, vol. 103(7), p. 336-362.
- Beatty John (2008). Chance Variation and Evolutionary Contingency: Darwin, Simpson (The Simpsons) and Gould. In Ruse Michael (ed.) *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*. Chapter 8, p. 189-210.
- Bekenstein Jacob D. (1981). Universal Upper Bound on the Entropy-to-Energy ratio for Bounded Systems. *Physical Review D*, vol. 23(2), p. 287-298.

- Bell G. (1982). *The Masterpiece of Nature: The Genetics and Evolution of Sexuality*. Berkeley, Los Angeles (CA): University of California Press.
- Bell J.S. (1964). On The Einstein Podolsky Rosen Paradox. *Physics*, vol. 1(3), p. 195-200.
- Bely E. Alexandra (2010). Evolutionary Loss of Animal Regeneration: Pattern and Process. *Integrative and Comparative Biology*, vol. 50, no. 4, p. 515–527.
- Bensaude-Vincent Bernadette (2004). L'énergétique d'Ostwald. In F. Worms (dir.). *Le moment 1900 en philosophie*. Villeneuve d'Asq : Presses Universitaires du Septentrion.
- Benton Michael J. (2009). The Red Queen and the Court Jester: Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time. *Science*, vol. 323, p. 728-732.
- Benton Michael J. (2018). Hyperthermal-driven mass extinctions: killing models during the Permian-Triassic mass extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, vol. 376(2130).
- Bergmann Carl (1847). Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*. Vol. 3(1), p. 595–708.
- Bergson Henri (1907). *L'évolution créatrice*. Paris : Félix Alcan, quatrième édition de 1908.
- Bergson Henri (1934). *La pensée et le mouvant*. 16ème édition mise à jour. Collection « Quadrige » Paris : PUF, 2009. [Nous citons aussi l'édition de 1969, toujours chez PUF]
- Bernal John Desmond (1929). *The World, the Flesh, and the Devil. An Enquiry into the Future of the Tree Enemies of the Rational Soul*. London: Kegan Paul, Trench, Trübner & Co.
- Bernard Claude (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*. Paris : J.B. Baillière et Fils.
- Bernard Claude (1878). *Leçons sur les phénomènes communs chez les animaux et les végétaux*. Paris : J.B. Baillière et Fils.
- Bichat Marie François Xavier (1800). *Recherches physiologiques sur la vie et la mort*. Paris : Victor Masson, 1852.
- Bigelow J., Ellis B., & Pargetter R. (1988). Forces. *Philosophy of Science*, vol. 55(4), p. 614–630.

Birger Schmitz, David A.T. Harper, Bernhard Peucker-Ehrenbrink, Svend Stouge, Carl Alwmark, Anders Cronholm, Stig M. Bergström, Mario Tassinari and Wang Xiaofeng (2008). Asteroid breakup linked to Great Ordovician Biodiversification Event. *Nature Geoscience*, vol. 1, p. 49–53.

Birks H.J.B. and Birks H.H. (2008). Biological responses to rapid climate change at the Younger Dryas–Holocene transition at Kråkenes, western Norway. *The Holocene*, vol. 18(1), p. 19–30.

Bitbol Michel (1998). *L'aveuglante proximité du réel*. Paris : Flammarion.

Blandin Patrick (2007). De la protection de la nature au pilotage de la biodiversité : conférence-débat organisée par le groupe Sciences en questions, Paris, INRA, 4 octobre 2007, Versailles, Quæ, 2009.

Bloch Marc (1946). *L'étrange défaite*. Paris : Société des Éditions Franc-Tireur.

Blomberg S.P. & Garland Theodore Jr. (2002). Tempo and Mode in Evolution: Phylogenetic Inertia, Adaptation and Comparative Methods. *J. Evol. Biol.* Vol. 15, p. 899–910.

Blount Z.D., Borland C.Z. & Lenski R.E. (2008). Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, vol. 105, p. 7899–7906.

Bognon-Küss Cécilia (2018). *Entre chimie et biologie : nutrition, organisation, identité*. Thèse de doctorat de philosophie des sciences de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.

Bohm David (1952). A Suggested Interpretation of the Quantum Theory in Terms of "Hidden" Variables. I. *Phys. Rev.* Vol. 85, p. 166-179. II. *Phys. Rev.* Vol. 85, p. 180-193.

Bohr Niels (1948). On the Notions of Causality and Complementarity. *Science*, New Series, Vol. 111, No. 2873 (Jan. 20, 1950), p. 51-54.

Boltzmann Ludwig (1905). *Populäre Schriften*. Leipzig: J.A. Barth.

Bondi Hermann (1977). The lure of completeness. In R. Duncan and M. Weston-Smith [Eds.] *Encyclopedia of Ignorance*, vol. 1. Oxford: Pergamon.

Bonnet Roger-Maurice and Lodewijk Woltjer (2008). *Surviving 1000 Centuries: Can We Do It?* Berlin : Springer Verlag.

Borel Émile (1914). *Le hasard*. Paris : Félix Alcan, 1920 pour la présente réédition.

Bossuet Jacques-Bénigne (1681). *Discours sur l'histoire universelle*. Paris : Garnier-Flammarion, 1966.

Bostrom Nick (2004). The Future of Human Evolution. In Charles Tandy (ed.) *Death and Anti-Death: Two Hundred Years After Kant, Fifty Years After Turing*, Ria University Press: Palo Alto, California, p. 339-371.

Bouchard Frédéric & Alex Rosenberg (2004). Fitness, probability and the principles of natural selection. *British Journal for the Philosophy of Science*, vol. 55(4), p. 693-712.

Bouchard Frédéric (2011a). La fitness au-delà des gènes et des organismes. In Thomas Heams and Philippe Huneman, Guillaume Lecointre, Marc Silberstein [Eds.] *Les mondes Darwiniens*. Édition revue et augmentée, Paris : Éditions Matériologiques, 2011. p. 417-439.

Bouchard Frédéric (2011b). Darwinism without populations: a more inclusive understanding of the “Survival of the Fittest”. *Studies in History and Philosophy of Science Part C*. Vol. 42(1), p. 106-114.

Bouchard Frederic and Philippe Huneman [Eds.] (2013). *From Groups to individuals; Evolution and Emerging individuality*. Cambridge (MA): MIT Press.

Bouchard Frédéric (2014). Ecosystem Evolution is About Variation and Persistence, Not Populations and Reproduction. *Biological Theory*. Vol. 9(4), p. 382–391.

Boughman J.W. (2001). Divergent Sexual Selection Enhances Reproductive Isolation in Sticklebacks. *Nature*, vol. 411, p. 944–948.

Bourdieu Pierre (1976). Le champ scientifique. *Actes de la recherche en sciences sociales*. La production de l'idéologie dominante. Vol. 2, n°2-3, p. 88-104.

Bourdieu Pierre (1980). *Questions de sociologie*. Paris : Les éditions de Minuit, 2002.

Bourrat Pierrick (2015a). Levels of Selection Are Artefacts of Different Fitness Temporal Measures. *Ratio*. Vol. 28, Issue1, p. 40-50.

Bourrat Pierrick (2015b). *Reconceptualising Evolution by Natural Selection*. PhD Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy. University of Sidney.

Bourrat Pierrick (2015c). Levels, Time and Fitness in Evolutionary Transitions in Individuality. *Philosophy & Theory in Biology*, vol. 7, p. 1-17.

Bouton Christophe (2004). *Le Procès de l'histoire. Fondements et postérité de l'idéalisme historique de Hegel*. Paris : Vrin.

Bouton Christophe and Huneman Philippe [Eds.] (2016). *Time of Nature and the Nature of Time. Philosophical Perspectives on Time in Natural Sciences*. Berlin : Springer.

Bouton Christophe et Philippe Huneman [Eds.] (2018). *Temps de la nature et nature du temps*. Paris : CNRS Éditions. [Nous utilisons les deux versions du texte]

Boutroux Émile (1874). *De la contingence des lois de la nature*. Neuvième édition. Paris : Librairie Félix Alcan, 1921.

Bouveresse Jacques (1999). La philosophie naturelle de Boltzmann. *Philosophia Scientiæ*, tome 3, no 2, p. 9-30.

Bowler Peter J. (1983). *The Eclipse of Darwinism: anti-Darwinian evolutionary theories in the decades around 1900*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Bozek Katarzyna, Yuning Wei, Zheng Yan, Xiling Liu, Jieyi Xiong, Masahiro Sugimoto, Masaru Tomita, Svante Pääbo, Raik Pieszek, Chet C. Sherwood, Patrick R. Hof, John J. Ely, Dirk Steinhauser, Lothar Willmitzer, Jens Bangsbo, Ola Hansson, Josep Call, Patrick Giavalisco, Philipp Khaitovich (2014). Exceptional Evolutionary Divergence of Human Muscle and Brain Metabolomes Parallels Human Cognitive and Physical Uniqueness. *PLOS Biology*, Vol. 12(5).

Bradwell Katie, Marine Combe, Pilar Domingo-Calap, and Rafael Sanjuán (2013). Correlation Between Mutation Rate and Genome Size in Riboviruses: Mutation Rate of Bacteriophage Q β . *Genetics*, vol. 195, p. 243–251.

Brakefield P.M. (2003). The power of evo-devo to explore evolutionary constraints: experiments with butterfly eyespots. *Zoology*. Vol. 106, Issue 4, p. 283-290.

Brakefield P.M. (2006). Evo-devo and constraints on selection. *Trends Ecol Evol*. Vol. 21(7), p. 362-368.

Brandon Robert N. (1980). A structural description of evolutionary theory. PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association 1980, no. 2, p. 427-439.

Brandon Robert N. (1996). Does biology have laws? The experimental evidence. *Philosophy of Science*, Vol. 64, Supplement. Proceedings of the 1996 Biennial Meetings of the Philosophy of Science Association. Part II: Symposia Papers (Dec. 1997), S444-S457.

Brandon Robert N. and Scott Carson (1996). The Indeterministic Character of Evolutionary Theory: No 'No Hidden Variables' Proof but No Room for Determinism Either. *Philosophy of Science*, vol. 63, p. 315-337.

Brandon Robert N. (2005). The difference between selection and drift: A reply to Millstein. *Biology & Philosophy*, vol. 20(1), p. 153–170.

Brandon Robert N. (2006). The Principle of Drift: Biology's First Law. *Journal of Philosophy*, vol. 103(7), p. 319–335.

Braudel Fernand (1949). *La méditerranée et le monde méditerranéen à l'époque de Philippe II*. Paris : Armand Colin.

Braudel Fernand (1958). Histoire et Sciences sociales : La longue durée. *Annales. Économies, sociétés, civilisations*. 13^e année, No. 4, p. 725-753.

Brenner Sidney (1998). Refuge of spandrels. *Current Biology*, vol. 8(19), R. 669.

Brigandt Ingo & Love (2010). Evolutionary Novelty and the Evo-Devo Synthesis: Field Notes. *Evolutionary Biology*, vol. 37, p. 93-99.

Brigandt Ingo & Love (2012). Conceptualizing Evolutionary Novelty: Moving Beyond Definitional Debates. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*, Vol. 318B, p. 417–427.

Brillouin Léon (1949). Life, Thermodynamics and cybernetics. *American Scientist*, vol. 37, No. 4, p. 554-568.

Broad C.D. (1925). *The Mind and its Place in Nature*. London: Kegan Paul, Trench, Trubner & Co. LTD. New York: Harcourt, Brace & Company, Inc.

Bromberger S. (1966). Why-Questions. In R. Colodny (ed.) *Mind and Cosmos: Essays in Contemporary Science and Philosophy*. Pittsburgh (PA): University of Pittsburgh Press, p. 86-111.

Bronowski Jacob (1970). New Concepts in the Evolution of Complexity: Stratified Stability and Unbounded Plans. *Synthese*, vol. 21(2), p. 228-246. Réimprimé dans *Leonardo*, vol. 18(4), p. 254-260.

- Brookfield J.F.Y. (2001). The evolvability enigma. *Current Biology*, vol. 11, R106-108.
- Brookfield J.F.Y. (2009). Evolution and evolvability: Celebrating Darwin 200. *Biology Letters*, vol. 5, p. 44-46.
- Brooks W.K. (1899). *The Foundations of Zoology*. Columbia University Press.
- Brooks D.R. and E.O. Wiley (1983). Evolution as an entropic phenomenon. In J.W. Pollard (ed.) *Evolutionary Theory: Paths to the Future*. London: John Wiley and Sons.
- Brooks D.R. and E.O. Wiley (1985). Nonequilibrium thermodynamics, and evolution: responses to Bookstein and Wicken. *Syst. Zool.* Vol. 34, p. 89-97.
- Brooks D.R. and E.O. Wiley (1986). *Evolution as Entropy: Toward a Unified Theory of Biology*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Brosius J. and Gould S.J. (1992). On “Genomenclature”: a comprehensive (and respectful) taxonomy for pseudogenes and other “Junk DNA.” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 89, p. 10706-10710.
- Brown Gregory and Chiek Yual [Eds.] (2016). *Leibniz on Compossibility and Possible Worlds*. Springer.
- Brown Kathryn (2001). All Fired Up: a Universal Metabolic Rate. *Science*, vol. 291, p. 2161.
- Bubic Andreja, von Cramon Yves D., Schubotz Ricarda I. (2010). Prediction, cognition and the Brain. *Frontiers in Human Neuroscience*, Vol. 4, Article 25, p. 1-15.
- Buffetaut Éric (1999). Commentaire au “Point sur” de Jean Chaline, Laurent Nottale et Pierre Grou, L’arbre de la vie a-t-il une structure fractale ? *C.R. Acad. Sci. Paris*, tome 328, série IIa, p. 717-726, C. R. Acad. Sci. Paris, tome 329, p. 847-848.
- Buffon [Georges-Louis Leclerc, Comte de Buffon] (1778). *Histoire naturelle. Des époques de la nature*. Paris : Gallimard. Édition de 1984 dans la collection Folio.
- Buffon [Georges-Louis Leclerc, Comte de Buffon]. *Œuvres complètes. Tome premier*. Paris : Libraire Abel Pilon, A. Le Vasseur, Successeur, éditeurs, 1884-1886.
- Bull J.J. and Charnov E.L. (1985). On irreversible evolution. *Evolution*, vol. 39(5), p. 1149-1155.

- Bull J.J., M. R. Badgett, H. A. Wichman, J. P. Huelsenbeck, D. M. Hillis, A. Gulati, C. Ho, and I. J. Molineux (1997). Exceptional convergent evolution in a virus. *Genetics*, vol. 147, p. 1497–1507.
- Bull J.J., Badgett M. & Wichman H. (2000). Big-benefit mutations in a bacteriophage inhibited with heat. *Mol. Biol. Evol.* Vol. 17, p. 942–950.
- Bunge M. (1959). *Causality*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Burchfield Joe (1974). Darwin and the dilemma of geological time. *Isis*. Vol. 65, No. 3, p. 300-321.
- Burian M. Richard (1983). Adaptation. In Grene Marjorie (ed.) *Dimensions of Darwinism*. Cambridge (UK): Cambridge University Press, p. 287-314.
- Burian Richard M., Robert Richardson C. (1990). Form and Order in Evolutionary Biology: Stuart Kauffman's Transformation of Theoretical Biology, *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association 1990*. Volume Two: Symposia and Invited Papers, p. 267-287.
- Burian Richard M. and Robert C. Richardson (1996). Form and order in evolutionary biology. In Margaret A. Boden (ed.) *The Philosophy of Artificial Life*. Oxford University Press, p. 146-72.
- Burger R. and Lynch M. (1995). Evolution and Extinction in a Changing Environment: a Quantitative-Genetic Analysis. *Evolution*, vol. 49, p. 151–163.
- Burkhardt Frederick *et al.* [eds.] (2016). *The correspondence of Charles Darwin*. Vol. 24. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Burt Donald Brent (2001). Evolutionary stasis, constraint and other terminology describing evolutionary patterns. *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 72, p. 509–517.
- Bush M. Robin (2001). Predicting adaptative evolution. *Genetics, Nature reviews*, p. 387-392.
- Butler Samuel (1863). Darwin among the machines. *The Press*. Newspaper from Christchurch (NZ), June 13, 1863, p. 180-185.
- Byars Sean G., Stephen C. Stearns, Diddahally R. Govindaraju, and Douglas Ewbank (2010). Measuring Selection in Contemporary Human Populations. *Genetics, Nature Reviews*, vol. 11, p. 611-622.

Calcott Brett and Sterelny Kim [Eds.] (2011). *The Major Transitions in Evolution Revisited*. Cambridge (MA): MIT Press.

Caldeira K. and Kasting J.F. (1992). The life span of the biosphere revisited. *Nature*, vol. 360, p. 721–723.

Caldwell Robert R., Kamionkowski Marc, Weinberg Nevin N. (2003). Phantom Energy: Dark Energy with $w < -1$ Causes a Cosmic Doomsday. *Physical Review Letters*, No. 91.

Canfield D.E., Poulton S.W., Nabonne G.M. (2007). Late-Neoproterozoic Deep-Ocean Oxygenation and the rise of animal life. *Science*, vol. 315, p. 92-95.

Canguilhem Georges, Lapassade Georges, Piquemal Jacques, Ulmann Jacques (1962). *Du développement à l'évolution au XIXe siècle*. Paris : PUF.

Canguilhem Georges (1962). *La connaissance de la vie*. Paris : Vrin, 2003.

Canguilhem Georges (1966). *Le normal et le pathologique*. Paris : Presses Universitaires de France, Collection « Quadrige », 2015 pour la 12e édition.

Canguilhem Georges (1973). La question de l'écologie. La technique ou la vie. *Dialogue*, Mars 1974, p. 37-44.

Canguilhem Georges (1977). *Idéologie et rationalité dans l'histoire des sciences de la vie*. Paris : Éditions Vrin, 2009.

Carey T.V. (1984). The Invisible Hand of Natural Selection, and Vice Cersa. *Biology and Philosophy*, vol. 13, p. 427-442.

Carnap Rudolf, Hans Hahn, Otto Neurath, Moritz Schlick, Friedrich Waissman (1929). *Manifeste du cercle de Vienne et autres écrits*. Antonia Soulez [dir.] Paris : Vrin, 2010.

Carnap Rudolf (1931). Die Physikalische Sprache als Universalsprache der Wissenschaft. *Erkenntnis*. Vol. 2, p. 432-465.

Carnot Sadi (1824). *Réflexions sur la puissance motrice du feu et sur les machines propres à développer cette puissance*. Reproduit dans les Annales Scientifiques de l'E.N.S. 2^{ème} série, tome 1, 1872, p. 393-457.

Caroll Lewis (1871). *Alice au pays des merveilles ; la traversée du miroir, et ce qu'Alice trouva de l'autre côté*. Traduction de Laurent Bury. Le livre de poche, 2009.

Carré Clément (2014). *Prédiction Génétique des Caractères Complexes*. Thèse de doctorat en biologie de l'Université Toulouse 3 Paul Sabatier.

Carrel Alexis (1935). *L'Homme, cet inconnu*. Paris : Librairie Plon.

Carroll Joseph (2004). *Litterary Darwinism: Evolution, Human Nature, and Literature*. New-York (NY): Taylor and Francis books.

Carroll Sean B. (2001). Chance and Necessity: The Evolution of Morphological Complexity and Diversity. *Nature*, vol. 409, p. 1102-1109.

Carroll Sean B. (2003). Genetics and the Making of Homo Sapiens. *Nature*, vol. 422, p. 849-857.

Carroll Sean B., Jennifer K. Grenier, Scott D. Weatherbee (2005). *From DNA to Diversity; Molecular genetics and the Evolution of Animal Design* (2nd Edition). Hoboken (NJ) : Blackwell Publishings.

Carroll Sean B. (2005). *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom*. New York (NY): W.W. Norton.

Carroll Sean B. (2008). Evo-Devo and an Expanding Evolutionary Synthesis: A genetical Theory of the Morphological Evolution. *Cell*, vol. 34, p. 25-36.

Carter Katherine (2016). *The Evolution of Third Molar Agenesis and Impaction*. Doctoral dissertation, Harvard University, Graduate School of Arts & Sciences.

Cartwright Nancy (1983). *How the Physical Laws Lie*. Oxford: Clarendon Paperbacks.

Cartwright Nancy (1999). *The Dappled World: A Study of the Boundaries of Science*. Cambridge (MA): Cambridge University Press.

Castle W.E. and 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*, vol. 195, p. 1-56.

Castle W.E. (1915). Some Experiments in Mass Selection. *American Naturalist*, vol. 49, p. 713-726.

Castle W.E. (1919). Piebald Rats and Selection. *American Naturalist*, vol. 53, p. 369-375.

- Cavalier-Smith T. (2002). The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, vol. 52, p. 297–354.
- Cavalier-Smith T. (2008). Predation and Eukaryote Cell Origins: A Coevolutionary Perspective. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, vol. 41 (2009), p. 307–322.
- Cavalli-Sforza L.L. (1969). Genetic Drift in an Italian Population. *Scientific American*, vol. 223, p. 30-37.
- Cazes Bernard (1986). *Histoire des futurs. Les figures de l'avenir de Saint Augustin au XXI^{ème} siècle*. Paris : L'Harmattan, 2008.
- Ceballos Gerardo, Paul R. Ehrlich, Anthony D. Barnosky, Andrés García, Robert M. Pringle, and Todd M. Palmer (2015). Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*. Vol. 1, no. 5, e1400253.
- Ceballos Gerardo, Paul Erhlich, Rodolfo Dirzo (2017). Biological Annihilation via the Ongoing Sixth Mass Extinction Signalled by Vertebrate Population Losses and Declines. *PNAS*, E6098-6096.
- Ceccarelli David and Giulia Frezza [Eds.] (2018). *Predictability and the Unpredictable. Life, Evolution and Behaviour*. Roma: CNR Edizioni. 2018.
- Chaisson Eric (2001a). *Cosmic Evolution: Rise of Complexity in Nature*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Chaisson Eric (2001b). Rhythm of the Cosmos: Finding Unity among the Natural Sciences. *Tufts Magazine*, Spring 2001, p. 16-22.
- Chaisson Eric (2003). A Unifying Concept for Astrobiology. *International Journal of Astrobiology*, vol. 2(2), p. 91-101.
- Chaisson Eric (2004). Complexity: an Energetics Agenda. *Complexity*. Vol. 9(3), p. 14-21.
- Chaisson Eric (2006). *Epic of Evolution: Seven Ages of the Cosmos*. New York: Columbia University Press.

- Chaisson Eric (2009a). Cosmic Evolution. In Steven J. Dick and Mark L. Lupisella. *Cosmos and Culture: Cultural Evolution in a Cosmic Context*. NASA SP 2009 4802. NASA History Series, p. 3-23.
- Chaisson Eric (2009b). Exobiology and Complexity. In Myers R. [Ed.] *Encyclopedia of Complexity and Systems Science*. Berlin: Springer, p. 3268-3284.
- Chaisson Eric (2010). Energy Rate Density as a Complexity Metric and Evolutionary Driver. *Complexity*, vol. 16, no. 3, p. 27-40.
- Chaisson Eric (2011). Energy Rate Density. II. Probing Further a New Complexity Metric. *Complexity*, vol. 17, p. 44-63.
- Chaitin Gregory (1970). On the difficulty of Computation. *IEEE Transactions on Information Theory*, vol. 16, p. 5-9.
- Chaline J., Nottale L., Grou P. (1999). L'arbre de la vie a-t-il une structure fractale ? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série IIA*. Vol. 328(11), p. 717-726.
- Chambers Robert (1844). *Vestiges of Natural History of Creation*. London: Churchill.
- Chan *et al.* (2012). Parallel selection mapping using artificially selected mice reveals body weight control loci. *Current Biology*, vol. 22, p. 794-800.
- Channon A., Damper R. (1998). Perpetuating Evolutionary Emergence. In R. Pfeifer, B. Blumberg, J. A. Meyer & S. Wilson [Eds.] *From animals to animats*. Cambridge (MA): MIT Press, p. 534–539.
- Channon A. and Damper R.I. (2000). Towards the Evolutionary Emergence of Complex Increasingly Advantageous Behaviours. *International Journal of Systems Science*, vol. 31(7), p. 843–860.
- Channon Alastair (2001). *Evolutionary Emergence. The struggle for life in artificial biota*, Doctoral dissertation, University of Southampton.
- Charlesworth B. (1994). *Evolution in Age-Structured Populations*. 2nd Edition. Cambridge : Cambridge University Press.
- [de] Chateaubriand François-René (1802). *Génie du christianisme*. Paris : GF-Flammarion.
- Chauviré Christiane (1980). *L'essayeur de Galilée*. Annales littéraires de l'Université de Besançon, Paris : Les Belles Lettres.

Chevalier Jean-Marie (2010). *Les Lois de l'esprit chez Charles S. Peirce*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris-Est.

Cheverud J.M. (1984). Quantitative Genetics and Developmental Constraints on Evolution by Selection. *J. Theor. Biol.* Vol. 110, p. 155–171.

Christian David, Cynthia Stokes Brown, Craig Benjamin (2014). *Big History: Between Nothing and Everything*. New York (NY): McGraw-Hill Education.

Christian David (2018). *Origin story: a big history of everything*. New York (NY): Little, Brown and Company.

Clatterbuck Hayley, Elliott Sober, Richard Lewontin (2013). Selection never Dominates Drift (nor vice versa). *Biol. Philos.* Vol. 28, p. 577–592.

Clausius Rudolf (1850). On the Moving Force of Heat and the Laws of Heat which may be Deduced Therefrom. Traduit dans *The London, Edinburgh, Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*. 1851, vol. II, no. VIII, p. 1-20.

Clausius Rudolf (1865). Ueber verschiedene für die Anwendung bequeme Formen der Hauptgleichungen der mechanischen Wärmetheorie. *Annalen der Physik und Chemie*, 1865; Band cxxv, p. 353-400.

Cleland Carol (2001). Historical Science, Experimental Science, and the Scientific Method. *Geology*, vol. 29, no. 11, p. 987-990.

Cleland Carol & Chyba Christopher F. (2002). Defining Life. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, vol. 32, p. 387–393.

Cleland Carol E. & Bedau Mark A. [Eds.] (2010). *The Nature of Life: Classical and Contemporary Perspectives from Philosophy and Science*. Cambridge (UK) : Cambridge University Press.

Cleland Carol (2011). Prediction and explanation in historical natural sciences. *British Journal for the Philosophy of Science*, vol. 62(3), p. 551-582.

Cochran G. and H. Harpending (2009). *The 10,000 Year Explosion: How Civilization Accelerated Human Evolution*. New York (NY): Basic Books.

Cockell C.S., Horneck G. (2001). The history of the UV radiation climate on Earth – theoretical and space-based observations. *Photochem. Photobiol.*, vol. 73, p. 447-451.

Colegrave N. & Collins S. (2008). Experimental Evolution: Experimental Evolution and Evolvability. *Heredity*, vol. 100, p. 464-470.

Comings David E. (1996). *The Gene Bomb. Does higher education and advanced technology accelerate the selection of genes for learning disorders, ADHD, addictive, and disruptive behaviors?* Duarte (CA): Hope Press.

Comings David E. (1997). The Gene Bomb. Letters to the Editors. *J. Med. Genet.* Vol. 34, p. 876.

Comte Auguste (1830). *Cours de philosophie positive. Tome Premier.* Paris : Rouen Frères, libraires-éditeurs.

Conte G.L., Arnegard M.E., Peichel C.L., Schluter D. (2012). The Probability of Genetic Parallelism and Convergence in Natural Populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 279, p. 5039-5047.

Conway Morris Simon (2003). *Life's solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe.* Cambridge (UK): Cambridge University Press.

Conway Morris Simon (2010). Evolution: like any other Science it is Predictable. *Phil. Trans. R. Soc. B.* Vol. 365, p. 133-145.

Cook L.M., B.S. Grant, I.J. Saccheri and J. Mallet (2012). Selective Bird Predation on the Peppered Moth: The Last Experiment of Michael Majerus. *Biol. Lett.* (Feb. 8, 2012).

Cooper Alan *et al.* (2021). A global Environmental crisis 42,000 years ago. *Science*, vol. 371, p. 811-818.

Cooper Gregory J. (2003). *The Science of the struggle for existence. On the foundations of Ecology.* Cambridge (UK): Cambridge University Press.

Cooper Tim F., Rozen Daniel E., Lenski Richard E. (2002). Parallel Changes in Gene Expression after 20,000 Generations of Evolution in *Escherichia coli*. *PNAS*, vol. 100(3), p. 1072-1077.

Cope E.D. (1887). *The Origin of the Fittest.* New York (NY): D. Appleton and Company.

Cope E.D. (1896). *The Primary Factors of Organic Evolution.* Chicago (IL): The Open Court Publishing Company, 1904.

Copernic Nicolas (1543). *Des révolutions des orbés célestes.* Paris : Alcan, 1934.

Copley Jon (2002). All at Sea. *Nature*, vol. 415, p. 572-574.

Coreau Audrey (2009). *Dialogue entre des chiffres et des lettres : imaginer et construire des futurs possibles en écologie*. Thèse de doctorat en biologie des populations et écologie de l'Université Montpellier 2.

Corsi Pietro (1988). *The Age of Lamarck. Evolutionary Theories in France, 1790-1830*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.

Cott Hugh B. (1940). *Adaptative Coloration in Animals*. Londres (UK) : Methuen, 1957 pour la présente édition intégrant des corrections mineures.

Cournot Antoine-Augustin (1843). *Exposition de la théorie des chances et des probabilités*. Paris : Librairie Hachette.

Cournot Antoine-Augustin (1851). *Essai sur les fondements de nos connaissances et sur les caractères de la critique philosophique*. Paris : Hachette.

Cournot Antoine-Augustin (1872). *Considérations sur la marche des idées et des événements dans les temps modernes*. Paris : Librairie Hachette.

Cowie Robert H., Régnier Claire, Benoît Fontaine, Philippe Bouchet. (2017). Measuring the Sixth Extinction: what do Mollusks Tell us? *THE NAUTILUS*. Vol. 131(1), p. 3–41.

Cowley Robert [Ed.] (1999). *What If? The World's Foremost Military Historians Imagine What Might Have Been*. New York (NY): G.P. Putnam's Sons.

Coyne Jerry A., Nicholas H. Barton, Michael Turelli (1997). Perspective: A Critique of Sewall Wright's Shifting Balance Theory of Evolution. *Evolution*, vol. 51, no. 3, p. 643-671.

Coyne Jerry A., Nicholas H. Barton, Michael Turelli (2000). Is Wright's shifting balance process important in evolution? *Evolution*, vol. 54(1), p. 306–317.

Crécy-Lagard Valérie A. [de], Jacques Bellalou, Rupert Mutzel and Philippe Marlière (2001). Long term adaptation of a microbial population to a permanent metabolic constraint: overcoming thymineless death by experimental evolution of *Escherichia coli*. *BMC Biotechnology*, vol. 1: 10.

Crew Francis, Cyril Dean Darlington, John Burdon Sanderson Haldane, S.C. Harland, Lancelot Thomas Hogben, Julian Sorell Huxley, Hermann Joseph Muller, Joseph Needham, G.P. Child, P.R. David, G. Dahlberg, Theodosius Dobzhansky, R.A. Emerson, C. Gordon,

John Wilkes Hammond, C.L. Huskins, P.C. Koller, W.E. Landauer, H.H. Plough, B. Price, J. Schultz, A.G. Steinberg, Conrad Hal Waddington (1939). Social Biology and Population Improvement. *Nature*. Vol. 144, no. 3646, p. 521-522.

Crick Francis (1958). On Protein Synthesis. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, vol. 12, p. 138-163.

Crick Francis (1970). Central Dogma of Molecular Biology. *Nature*, vol. 227, p. 561-563.

Cronin Helena (1991). *The Ant and the Peacock*. Cambridge: Cambridge University Press.

Crowthe T.W., Glick H.B., Covey K.R., Bettigole C., Maynard D.S., Thomas S.M., Smith J.R., Hintler G., Duguid M.C., Amatulli G., Tuanmu M.N., Jetz W., Salas C., Stam C., Piotta D., Tavani R., Green S., Bruce G., Williams S.J., Wiser S.K., Huber M.O., Hengeveld G.M., Nabuurs G.J., Tikhonova E., Borchardt P., Li C.F., Powrie L.W., Fischer M., Hemp A., Homeier J., Cho P., Vibrans A.C., Umunay P.M., Piao S.L., Rowe C.W., Ashton M.S., Crane P.R., Bradford M.A. (2015). Mapping Tree Density at a Global Scale. *Nature*, vol. 525, p. 201-205.

Crow James F. (1958). Some Possibilities for Measuring Selection Intensities in Man. *Human Biology*. Vol. 30(1), p. 1-13. Réimprimé dans Vol. 61, No. 5/6, Special Issue on Foundations of Anthropological Genetics (October-December 1989), p. 763-775.

Crow James F. (1969). The Fundamental Theorem of Natural Selection Reconsidered. *Proceedings of the 18th annual National Poultry Breeders Association*. Kansas City: Poultry Breeders of America, p. 45-63.

Crow James F. and Kimura Motoo (1970). *An Introduction to Population Genetics Theory*. Caldwell (NJ): The Blackburn Press, 2009.

Crow James F. (1988). Sewall Wright. *Genetics*, vol. 119, p. 1-4.

Crow James F. (1991). Some Optimality Principles in Evolution. *Behavioral and Brain Sciences*, vol. 14(2), p. 218-219.

Crow James F. (2002). Perspective: Here's to Fisher, Additive Genetic Variance, and The Fundamental Theorem Of Natural Selection. *Evolution*, vol. 56, no. 7, p. 1313-1316.

Crow James F. (2006). H.J. Muller and the "Competition Hoax" *Genetics*. Vol. 173, p. 511–514.

- Cui Y. & Kump L.R. (2015). Global warming and the end-Permian extinction event: Proxy and modeling perspectives. *Earth-Science Reviews*, vol. 149, p. 5-22.
- Cuénot Lucien (1911). *La genèse des espèces animales*. Paris : Félix Alcan.
- Cuénot Lucien (1936). *L'Espèce*. Paris : G. Doin.
- Cuénot Lucien (1941). *Invention et finalité en biologie*. Paris : Flammarion.
- Cunchillos Chomin (2013). Matérialisme et théorie des unités de niveau d'intégration. In Silberstein Marc (dir.). *Matériaux philosophiques et scientifiques pour un matérialisme contemporain*. Vol. I. Paris : Éditions Matériologiques, chapitre V, p. 149-180.
- Cunchillos Chomin (2014). *Les voies de l'émergence*. Paris : Éditions Belin.
- Cuvier Georges (1812). *Recherches les ossements fossiles des quadrupèdes ; où l'on établit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paraissent avoir détruites, Discours préliminaire*. Paris : GF-Flammarion, 1992.
- Damuth John & Heisler Lorraine I. (1988). Alternative Formulations of Multilevel Selection. *Biology and Philosophy*, vol. 3, p. 407-430.
- Danchin Étienne, Anne Charmantier, Frances A. Champagne, Alex Mesoudi, Benoit Pujol and Simon Blanchet (2011). Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews: Genetics*, vol. 12, p. 475-486.
- Danley Patrick D. & Kocher Thomas D. (2001). Speciation in Rapidly Diverging Systems: lessons from Lake Malawi. *Molecular Ecology*, vol. 10, p. 1075–1086.
- Darlington Cyril Dean (1939). *The Evolution of Genetic Systems*. London (UK) : Cambridge University Press, 1946.
- Darlington Cyril Dean and Mather Kenneth (1949). *Genes, plants and people*. London George Allen & Unwin Ltd.
- Darrason Marie (2014). *Y-a-t-il une théorie génétique de la maladie ?* Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.
- Darwin Charles and Wallace Alfred Russell (1858). On the tendencies of species to form varieties; and the perpetuation of varieties and species by means of natural selection. Communication lue à la société linnéenne de Londres le 1 juillet 1858. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society (Zoology)*, vol. 3, p. 45-62.

Darwin Charles (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in The Struggle for Life*. London: John Murray.

Nous utilisons aussi la traduction française de Barbier (Paris : Flammarion, 1992) et les éditions ultérieures sur Darwinonline (voir dans la section site de la bibliographie).

Darwin Charles (1862). *On the various contrivances by which British and foreign Orchids are fertilised by insects, and on the good effect of intercrossing*. London: John Murray.

Darwin Charles (1868). *The variations of animals and plants under domestication* (2 Vols.). London: John Murray.

Darwin Charles (1871). *The Descent of Man, and selection in relation to sex*. London : John Murray.

Darwin Charles (1871). *La filiation de l'Homme et la sélection liée au sexe*. Traduction coordonnée par Michel Prum. Sous la direction de P. Tort. Paris : Honoré Champion, 2013.

Darwin Charles (1881). *The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms*. London: Williams Clowes Limited.

Darwin Francis (1887). *Life and letters of Charles Darwin*. London: John Murray.

Darwin Charles (1887). *The Autobiography*. Barlow Nora [Ed.] New York and London: Norton & Co. 1969.

Darwin Francis & Seward A.C. [Eds.] (1903). *More letters of Charles Darwin. A record of his work in a series of hitherto unpublished letters*. Volume 1. London : John Murray.

David Patrice et Samadi Sarah (2011). *La théorie de l'évolution. Une logique pour la biologie*. Paris : Flammarion, collection « Champ sciences ».

Davidson Eric H. (1986). *Gene Activity in early development*. Orlando (FL): Academic Press.

Davidson Eric H. *et al.* (2002). A Genomic Regulatory Network for Development. *Science*, vol. 295, p. 1669-1678.

Davidson Eric H. and Erwin Douglas H. (2006). Gene Regulatory Networks and the Evolution of the Animal Body Plans. *Science*, vol. 311, no. 796, p. 796-800.

Davis Marc, Hut Piet & Muller Richard (1984). Extinction of Species by Periodic Comet Showers. *Nature*, vol. 308, p. 715–717.

- Davies Hannah S., J.A. Mattias Green, João C. Duarte (2018). Back to the future: Testing different scenarios for the next supercontinent gathering. *Global and Planetary Change*, vol. 169, p. 133-144.
- Dawkins Richard (1976). *Le gène égoïste*. Paris : Odile Jacob, 2003.
- Dawkins Richard (1978). Replicator Selection and the Extended Phenotype. *Zeits. Tierpsychologie*, vol. 47, p. 61-76.
- Dawkins Richard & Krebs J. (1979). Arms Races between and within Species. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B*, vol. 205, p. 489-511.
- Dawkins Richard (1982). *The extended phenotype*. New York (NY): Oxford University Press.
- Dawkins Richard (1983). Universal Darwinism. In Bendall D.S. [Ed.] *Evolution from Molecules to Man*. Cambridge University Press: New York, p. 403-428.
- Dawkins Richard (1988). The evolution of evolvability. In Langton C.G. (ed.) *Artificial life: SFI studies in the science of complexity*. Redwood City (CA): Addison-Wesley, p. 201-220.
- Dawkins Richard (1992). Progress. In Keller and Lloyd [Eds.] *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press, p. 263-272.
- Dawkins Richard (1996). *Climbing Mount Improbable*. New York (NY): Norton.
- Dawkins Richard (1997). Human Chauvinism: A review of S.J. Gould's Full House. *Evolution*, vol. 51, p. 1015-1020.
- Dawkins Richard (2009). *Le plus grand spectacle du monde*. Traduction française par Marie-France Desjeux. Paris : Robert Laffont, 2010.
- Day Troy (2012). Computability, Gödel's Incompleteness Theorem, and an Inherent Limit on the Predictability of Evolution. *J. R. Soc. Interface*, vol. 9, p. 624-639.
- De Broglie Louis (1952). La physique quantique restera-t-elle indéterministe ? *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, tome 5, n°4, p. 289-311.
- De Jong G. (1994). The fitness of fitness concepts and the description of natural selection. *Quarterly Review of Biology*, vol. 69(1), p. 3–29.
- Del Giudice Marco (2020). Rethinking the Fast-Slow Continuum of Individual Differences. *Evolution and Human Behavior*, vol. 41, Issue 6, p. 536-549.

- Delisle Richard G. (2009). *Les philosophies du néo-Darwinisme*. Paris : PUF.
- Delisle Richard G. (2011). Réponses à mes critiques. *Philosophiques*, vol. 381, p. 285–303.
- Delord Julien (2003). *L'extinction d'espèce ; Histoire et enjeux éthiques d'un concept écologique*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris XII.
- Deluermoz Quentin et Singaravélou Pierre (2012). Des causes historiques aux possibles du passé ? Imputation causale et raisonnement contrefactuel en histoire. *Labyrinthe*, vol. 39, p. 55-79.
- Dembitzer Jacob, Ran Barkai, Miki Ben-Dor, Shai Meiri (2021). Levantine overkill: 1.5 million years of hunting down the body size. *Quarterly Science Reviews*. Vol. 276, 107316.
- Dennett Daniel (1984). *Elbow room: the varieties of free will worth wanting*. Cambridge (MA): MIT Press.
- Dennett Daniel (1995). *Darwin's Dangerous Idea*. New-York: Simon & Schuster; London: Penguin Books.
- Depéret Charles (1907). *Les transformations du monde animal*. Paris : Ernest Flammarion.
- Depew David J. and B. Weber [Eds.] (1985). *Evolution at a Crossroads*. Cambridge (Ma): MIT Press/Bradford Books.
- Depew David J. (1986). Nonequilibrium thermodynamics and Evolution: A philosophical perspective. *Philosophica*, vol. 37(1), p. 27-58.
- Depew David J. & Weber Bruce (1995). *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. Cambridge (MA): MIT Press.
- Depew David J. (2013). Conceptual Change and the Rhetoric of Evolutionary Theory: 'Force Talk' as a Case Study and Challenge for Science Pedagogy. In Kostas Kampouris (ed.). *The philosophy of biology; A Companion for Educators, History, Philosophy & The Theory of life Sciences*. Dordrecht : Springer, p. 121-144.
- De Robertis E.M. (2008). Evo-Devo : Variations on Ancestral Themes. *Cell*, vol. 132(2), p. 185–195.
- Descartes René (1629). *Règles pour la direction de l'esprit*. Paris Vrin, 1997.

Descartes René (1633). *Le monde ou traité de la lumière et des autres objets principaux des sens*. Paris : Théodore Girard, 1664.

Descartes René (1637). *Le discours de la méthode*. Paris : Éditions Bordas, 1967.

Descartes René (1644). *Principes de la philosophie*. Paris : Éditions Vrin, 1993.

DeSilva Jeremy M., James F. A. Traniello, Alexander G. Claxton, Luke D. Fannin (2021) When and Why Did Human Brains Decrease in Size? A New Change-Point Analysis and Insights from Brain Evolution in Ants. *Frontiers in Ecology and Evolution*, Vol 9. DOI: 10.3389/fevo.2021.742639.

Desmond Hugh (2016). *Life's Plot. Contingencies and symmetries in evolutionary theory*. PhD Dissertation. Dissertation for the degree of Doctor in Philosophy, University KU Leuven.

Deutsch D. (1985). Quantum Theory, the Church-Turing Principle and the Universal Quantum Computer. *Proceedings of the Royal Society of London, Series A, Mathematical and Physical Sciences*, vol. 400, no. 1818, p. 97-117.

Devillers Charles et Tintant Henri (1998). *Questions sur la théorie de l'évolution*. Paris : PUF.

De Visser J.A.G.M., Zeyl C.W., Gerrish P.J., Blanchard J.L., Lenski R.E. (1999). Diminishing returns from mutation supply rate in asexual populations. *Science*, vol. 283, p. 404–406.

De Visser J.A.G.M., Hermisson J., Wagner G.P., Ancel Meyers L., Bagheri-Chaichian H., Blanchard Jeffrey L., Chao L., Cheverud James M., Elena S.F., Fontana W., Gibson G., Hansen T.F., Krakauer, Lewontin R.C, Ofria C., Rice S.H., Von Dassow G., Wagner A., Whitlock M.C. (2003). Perspective: Evolution and Detection of Genetic Robustness. *Evolution*, vol. 57(9), p. 1959–1972.

De Visser J.A.G.M., Park S.C., Krug J. (2009). Exploring the effect of sex on empirical fitness landscapes. *Am. Nat.* vol. 174, suppl. 1, p. 15-30.

De Vries H. (1904). *Species and varieties: their origin by mutation*. Chicago (IL) : Open Court.

deVries Willem (2016). Wilfrid Sellars. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2016 Edition), Edward N. Zalta [Ed.].

Dewey John F. and Kevin C. Burke (1974). Hot Spots and Continental Break-up: Implications for Collisional Orogeny. *Geology*, vol. 2(2), p. 57-60.

d’Hombres Emmanuel (2022). La division du travail physiologique : désuétude d’un concept récidiviste en biologie (1830-1900). *Philosophia Scientiæ*, vol. 26(1), p. 29–51.

Diamond Jared (2006). Effondrement. Comment les sociétés décident de leur disparition ou de leur survie. Paris : Gallimard.

Dick Philip K. (1962). *Le maître du haut château*. Paris : Éditions J’ai lu, 2013.

Dietze Michael C. (2017). Prediction in Ecology: A First-Principles Framework. *Ecological Applications*, vol. 27(7), p. 2048–2060.

Dinesen Peter Thisted, Merlin Schaeffer, and Kim Mannemar Sønderskov (2020). Ethnic Diversity and Social Trust: A Narrative and Meta-Analytical Review. *Annu. Rev. Political Sci.* Vol. 23, 441-465.

Dixon Dougal (1981). *After Man: A Zoology of the Future*. New-York (NY): St Martin’s Press.

Dixon Dougal (1990). *Man after Man*. New-York (NY): St Martin’s Press.

Dobson Andy, Kevin D. Lafferty, Armand M. Kuris, Ryan F. Hechinger, and Walter Jetz (2008). Homage to Linnaeus: How many Parasites? How many Hosts? *PNAS*, vol. 105, suppl. 1, p. 11482–11489.

Dobzhansky Theodosius (1935). A Critique of the Species Concept in Biology. *Philosophy of Science*, vol. 2, p. 344-355.

Dobzhansky Theodosius (1937). *Genetics and The Origin of Species*. Troisième édition de 1953. Oxford & IBH Publishings CO., 1971 pour la présente impression.

Dobzhansky Theodosius (1950). Evolution in the Tropics. *American Scientist*. Vol. 38, p. 209-221.

Dobzhansky Theodosius (1962a). Genetics and Equality. *Science: New Series*, vol. 137, no. 3524, p. 112-115.

Dobzhansky Theodosius (1962b). *Mankind evolving. The evolution of human species*. New Haven (CT): Yale University Press.

Dobzhansky Theodosius (1967). *The Biology of Ultimate Concern*. New York (NY): The new American library, 1969.

Dobzhansky Theodosius (1972). Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution. *The American Biology Teacher*, Vo. 35 (No. 3), March 3, 1973, p. 125–129.

Dochtermann Ned A. and Matocq Marjorie D. (2016). Speciation along a Shared Evolutionary Trajectory. *Current Zoology*, vol. 62(6), p. 507–511.

Doebeli Michael and Ispolatov Iaroslav (2010). Complexity and Diversity. *Science*, vol. 328, p. 494-497.

Dohrn Anton. (1875). *Princip des Funktionswechsels*. Leipzig: Engelmann.

Dollo Louis (1893). Les lois de l'évolution. *Soc. Belge Geol. Pal. Hydr.*, Vol. VII, p. 164-166.

Dommergues Jean-Louis, Bruno David, Didier Marchand (1986). Les relations ontogénèse-phylogénèse : applications paléontologiques. *Géobios*, no. 19(3), p. 335-356.

Doolittle W.F., Baptiste E. (2007). Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis. *PNAS*, vol. 104(7), p. 2043–2049.

Doron Claude-Olivier (2011). *L'émergence des savoirs sur l'homme anormal*. Thèse de doctorat en Histoire, Philosophie et Sociologie des sciences de l'Université Paris-Diderot - Paris VII.

Doyle J.J., Gaut Brandon S. [Eds.] (2000). *Plant molecular evolution*. Dordrecht: Springer.

Drake John W. (1991). A constant rate of spontaneous mutation in DNA-based microbes. *Genetics*. Vol. 88, p. 7160-7164.

Drake John W., Brian Charlesworth, Deborah Charlesworth, and James F. Crow (1998). Rates of Spontaneous Mutation. *Genetics*, vol. 148, p. 1667–1686.

Dray William (1957). *Laws and Explanation in History*. Oxford (UK): Oxford University Press.

Dray William (1963). The Historical Explanation of Actions Reconsidered. In Hook Sidney [Ed.] *Philosophy and History*. New York (NY): New York University Press, p. 105-135.

Driebe Julie C., Morgan J. Sidarib, Michael Dufner, Juliane M. von der Heiden, Paul C. Bürkner, Lars Penke, Brendan P. Zietsch, Ruben C. Arslan (2021). Intelligence can be Detected but is not Found Attractive in Videos and Live Interactions. *Evolution and Human Behavior*. Vol. 42(6), p. 507-516.

Dretske F. (1977). Laws of Nature. *Philos. Sci.*, vol. 44, p. 248-268.

Drouet Isabelle (2007). *Causalité et probabilités : réseaux bayésiens, propensionnisme*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1.

Drouin Guy, Godin Jean-Rémi & Pagé Benoît (2011). The Genetics of Vitamin C Loss in Vertebrates. *Current Genomics*, vol. 12, p. 371-378.

du Bois-Reymond Emil (1872). Über die Grenzen des Naturerkennens. Publié et traduit sous le titre de *Limits of our knowledge of nature* dans *The Popular Science Monthly*, vol. V, mai 1874, p. 17-32

du Bois-Reymond Emil (1880). Die sieben Welträtsel. Discours à l'Académie des sciences de Berlin. Publié et Traduit sous le titre de *The Seven World-Problems* dans *The Popular Science Monthly*, vol. 20, février 1882, p. 433-447.

Duhem Pierre (1906). *La théorie physique, son objet, sa structure*. Paris : Vrin, 1997.

Duhem Pierre (1908). *Sozein ta Phainomena. Essai sur la notion de théorie physique de Platon à Galilée*. Paris : Vrin, 1989.

Dumont Jean-Paul (1991). *Les écoles présocratiques*. Paris : Folio Essais.

Dupré John [Ed.] (1987). *The Latest on the Best. Essays on Evolution and Optimality*. Cambridge (MA): MIT Press.

Durkheim Émile (1893). *De la division sociale du travail*. 8^{ème} édition. Paris : PUF, 1967.

Durkheim Émile (1895). *Les Règles de la méthode sociologique*. Paris : PUF, 1963.

Dutton Edward and Michael Woodley of Menie (2018). *At Our Wits' End: Why We're Becoming Less Intelligent and What it Means for the Future*. Exeter (UK) : Imprint Academic.

Dutreuil Sébastien (2013). Comment le modèle Daisyworld peut-il contribuer à l'hypothèse Gaïa ? in Franck Varenne et Marc Silberstein [Eds.] *Modéliser & simuler. Épistémologies et pratiques de la modélisation et de la simulation*, Tome 1, 2013.

Dutreuil Sébastien (2016). *Gaïa : hypothèse, programme de recherche pour le système Terre, ou philosophie de la nature ?* Thèse de doctorat de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.

Dutreuil Sébastien (2018). La vie en biologie : enjeux et problèmes d'une définition ; usages du terme. *Philosophie*. Les éditions de Minuits. <<https://www.cairn.info/revue-philosophie-2018-1-p-67.htm>>. <10.3917/philo.136.0067>. <hal-01677878>.

Dyson Freeman (1979). Time without End: Physics and Biology in an Open Universe. *Rev. Mod. Phys.* Vol. 51, p. 447-460.

Dyson Freeman (1988). *Infinite in all Directions*. New York (NY): Harper and Row.

Edwards S.V. & Naeem S. (1993). The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *Am. Nat.* Vol. 141, p. 754–789.

Edwards A.W.F. (1967). Fundamental theorem of Natural selection. *Nature*, vol. 215, p. 537-538.

Edwards A.W.F. (1994). The Fundamental Theorem of Natural Selection. *Biol. Rev.* Vol. Vol. 69, p. 443-474.

Edwards A.W.F. (2000). Sewall Wright's Equation $\Delta q = (q(1-q)\partial w/\partial q)/2w$. *Theoretical Population Biology*, vol. 57, p. 67-70.

Edwards A.W.F. (2003). Human Genetic Diversity: Lewontin's fallacy. *BioEssays*, vol. 25, p. 798–801.

Egerton Frank N. (1973). Changing Concepts of the Balance of Nature. *The Quarterly Review of Biology*, vol. 48, no. 2, p. 322-350.

Egerton Frank N. (2013). History of Ecological Sciences, Part 47: Ernst Haeckel's Ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, p. 222-244.

Ehrlich Paul R. and Anne H. Ehrlich (1968). *The Population Bomb*. New York (NY): Ballantine Books.

Ehrlich Paul R. and Anne H. Ehrlich (2004). *One With Nineveh: Politics, Consumption, and the Human Future*. Washington: Island Press.

Ehrlich Paul R. and Anne H. Ehrlich (2009). The Population Bomb Revisited. *The Electronic Journal of Sustainable Development*, vol. 1(3), p. 63-71.

Einstein Albert (1918). *Les principes de la recherche*. Adresse à la société de physique de Berlin à l'occasion du soixantième anniversaire de Max Planck.

Einstein A., Podolsky B., and Rosen N. (1935). Can Quantum-Mechanical description of physical reality be considered complete? *Physical Review*, vol. 47, p. 777-780.

Eimer Theodor Gustav (1895). *On Orthogenesis and the Importance of Natural Selection in Species-Formation*. Traduction par Thomas J. McCormack d'une intervention faite à Leyden devant le congrès des zoologistes le 19 septembre 1895. Chicago (IL) : The Open Court Publishing Company, 1898.

Eldredge Niles and Gould S.J. (1972). Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism, In Schopf T. [Ed.] *Models in Paleobiology*, p. 82-115.

Eldredge Niles (1998). *Life in the Balance: Humanity and the Biodiversity Crisis*. Princeton (NJ): Princeton University Press, Second printing : 1998.

Elgin Mehmet (2016). There May Be Strict Empirical Laws in Biology, after all. *Biology and Philosophy*, vol. 21, p. 119-134.

EL Mouden. C. J.-B. André, O. Morin & D. Nettle (2013). Cultural transmission and the evolution of human behaviour: a general approach based on the Price equation. *Evol. Biol.* Vol. 27, p. 231–241.

Emerson Ralph Waldo (1870). *Society And Solitude*. Boston and New York: Houghton Mifflin and Company.

Endler John A. (1980). Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, vol. 34, p. 76-91.

Endler John A. (1983). Natural and sexual selection on color patterns in Poeciliid fishes. *Environmental biology of fishes*, vol. 9, p. 173-190.

Endler John A. (1986). *Natural Selection into the Wild*. Princeton (NJ): Princeton University Press.

Engels Friedrich (1878). *Monsieur Eugen Dühring bouleverse la science* [L'anti-Dühring]. Edition libre de droit.

Engels Friedrich (1883). *La dialectique de la nature*. Traduction d'Émile Bottigelli. Paris : Éditions Sociales.

Épicure [IV^{ème} siècle avant J.C.]. *Lettre à Ménécée*. Traduction et commentaire par Pierre Pénisson. Paris : Les Éditions Hatier, 1984.

Ernst Richard E. (2021). Large Igneous Provinces. In Alderton David and Scott A. Elias [Eds.] *Encyclopedia of Geology*. Second Edition. Amsterdam: Elsevier. Vol. 2, p. 60-68.

Erwin Douglas H. (1993). *The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Permian*. New-York (NY): Columbia Press.

Erwin Douglas H. (2001). Lessons from the Past: Biotic Recoveries from Mass Extinctions. *PNAS*, vol. 98, no. 10, p. 5399-5403.

Erwin Douglas H. (2006). *Extinction: How Life on Earth Nearly Ended 250 million Years Ago*. Princeton: Princeton University Press.

Erwin Douglas H. (2009). Early Origin of the Bilaterian Developmental Toolkit. *Phil. Trans. R. Soc. B*. Vol. 364, p. 2253–2261.

Evans Matthew R., Ken J. Norris and Tim G. Benton (2012). Predictive Ecology: Systems Approaches. *Phil. Trans. R. Soc. B*, vol. 367, p. 163–169.

Evans M.R., Bithell M., Cornell S.J., Dall S.R.X., Di'az S., Emmott S., Ernande B., Grimm V., Hodgson D.J., Lewis S.L., Mace G.M., Morecroft M., Moustakas A., Murphy E., Newbold T., Norris K.J., Petchey O., Smith M., Travis J.M.J., Benton T.G. (2013). Predictive systems ecology. *Proc. R. Soc. B*. Vol. 280, 20131452.

Evans Teri, Christopher M. Wade, Frank A. Chapman, Andrew D. Johnson, Matthew Loose. (2014). Acquisition of Germ Plasm Accelerates Vertebrate Evolution. *Science*, vol. 344, p. 200-203.

Everett Hugh (1957). *The Many-Worlds Interpretation of Quantum Mechanics*. Ph.D. Dissertation. Princeton (NJ): Princeton University Press, 1973.

Ewens W.J. (1989). An Interpretation and Proof of the Fundamental Theorem of Natural Selection. *Theoretical Population Biology*, vol. 36(2), p. 167-180.

Ewens W.J. (2012). James F. Crow and the Stochastic Theory of Population Genetics. *Genetics*. Vol. 190, p. 287–290.

Fair David (1979). Causation and the Flow Energy. *Erkenntnis*, vol. 14, p. 219-250.

Falconer D.S. (1992). Early Selection Experiment. *Annu. Rev. Genetics*. Vol. 26, p. 1-14.

- Fan Jun-xuan, Shu-zhong Shen, Douglas H. Erwin, Peter M. Sadler, Norman MacLeod, Qiu-ming Cheng, Xu-dong Hou, Jiao Yang, Xiang-dong Wang, Yue Wang, Hua Zhang, Xu Chen, Guo-xiang Li, Yi-chun Zhang, Yu-kun Shi, Dong-xun Yuan, Qing Chen, Lin-na Zhang, Chao Li, Ying-ying Zhao (2020). A High-Resolution Summary of Cambrian to Early Triassic Marine Invertebrate Biodiversity. *Science*, vol. 367, issue 6475, p. 272-277.
- Farnsworth A., Lo Y.T.E., Valdes P.J. et al. (2023). Climate extremes likely to drive land mammal extinction during next supercontinent assembly. *Nat. Geosci.* Vol. 16, p. 901–908.
- Febvre Lucien (1922). *La Terre et l'évolution humaine*. Paris : Éditions Albin Michel, 1949.
- Federau Alexander (2016). *Philosophie de l'Anthropocène. Interprétations et épistémologie*. Thèse de doctorat en Sciences de l'environnement de l'Université de Lausanne et de Docteur en philosophie de l'Université de Bourgogne.
- Feigel A., Englander A., Engel A. (2009). Sex Is Always Well Worth Its Two-Fold Cost. *PLoS ONE*. Vol. 4(7), e6012. doi: 10.1371/journal.pone.0006012.
- Feldman Marcus (1992). Heritability: some theoretical ambiguities. In Keller E.F. & Lloyd E.A. [Eds.] *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press, p. 151-157.
- Fetzer James H. (2000). The Paradoxes of Hempelian Explanation. In Fetzer (2000), *Science, Explanation, and Rationality: Aspects of the Philosophy of Carl G. Hempel*. Oxford: Oxford University Press, p. 111–137.
- Fetzer James H. (2021). Carl Hempel. The Stanford Encyclopedia of Philosophy. Edward N. Zalta [Ed.] URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/spr2021/entries/hempel/>>.
- Feyerabend Paul (1975). *Against Method*. New left books. Troisième édition de 1993.
- Field Yair, Evan A Boyle, Natalie Telis, Ziyue Gao, Kyle J. Gaulton, David Golan, Loic Yengo, Ghislain Rocheleau, Philippe Froguel, Mark I. McCarthy, and Jonathan K. Pritchard (2016). Detection of human adaptation during the past 2000 years. *Science*. Vol. 354(6313), p. 760–764.
- Fields Brian D., Adrian L. Melott, John Ellise, Adrienne F. Ertela, Brian J. Fryh, Bruce S. Liebermani, Zhenghai Liu, Jesse A. Millera, and Brian C. Thomas (2020). Supernova triggers for end-Devonian extinctions. *PNAS*, vol. 117, p. 21008–21010.

- Filipchenko Iuri (1927). *Variabilität un Variation*. Berlin : Gebrüder Borntraeger.
- Fiodorov Nikolai (1906). *Philosophie de l'œuvre commune*. Traduction de Gérard Conio, Régis Gayraud, Luba Jurgenson et Françoise Lesourd. Genève (Suisse) : Éditions des Syrtes, 2021.
- Fisher Ronald Aylmer (1915). The Evolution of Sexual Preference. *Eugenics Review*, vol. 7, p. 184-192.
- Fisher Ronald Aylmer (1918a). The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. 52, p. 499-533.
- Fisher Ronald Aylmer (1918b). The Causes of Human Variability. *Eugenics Review*, vol. 10, p. 213-220.
- Fisher R.A. & Ford E.B. (1926). Variability of species. *Nature*, vol. 118, p. 515-516.
- Fisher Ronald Aylmer (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: At the Clarendon Press (OUP).
- Fisher Ronald Aylmer (1934). Indeterminism and Natural Selection. *Philosophy of Science*, vol. 1, p. 99-117.
- Fisher Ronald Aylmer (1941). Average Excess and Average Effect of a Gene Substitution. *Annals of Eugenics*, vol. 11, p. 53-63.
- Fisher Ronald Aylmer (1953). Population Genetics. The Croonian Lecture, 1953. *Proceedings of the Royal Society B*. Vol. 141(905), p. 510–523.
- Fisher Ronald Aylmer (1954). Retrospect of Criticisms of the Theory of Natural Selection. In J.S. Huxley, A.C. Hardy and E.B. Ford [Eds.] *Evolution as a Process*. London: Allen and Unwin, p. 84-98.
- Fisher Ronald Aylmer (1958). *The Genetical Theory of Natural Selection*. 2nd edition. New-York: Dover Publications.
- Fitch M.W. and Ayala F.J. (1994). Tempo and Mode in Evolution. *Proc. Nati. Acad. Sci. USA*. Vol. 91, p. 6717-6720.
- Fitch M.W. and Ayala F.J. (1995). *Tempo and Mode in Evolution: Genetics and Paleontology 50 years after Simpson*. Washington (DC): National Academy Press.

- Fitch M.W., Bush M.R., Bender C.A., Subbarao K., Cox N.J. (2000). Predicting the evolution of Human Influenza A. *The American Genetic Association*, vol. 91, p. 183-185.
- Flynn J.R. (1984). The mean IQ of Americans: Massive gains 1932 to 1978. *Psychological Bulletin*, vol. 95(1), p. 29–51.
- Flynn J.R. (1987). Massive IQ gains in 14 nations: What IQ tests really measure. *Psychological Bulletin*, vol. 101(2), p. 171–191.
- Fodor Jerry (2007). Why Pigs Don't Have Wings. *London reviews of books*. Vol. 29, no. 20 (18 October 2007), p. 19-22.
- Fodor Jerry and Piattelli-Palmarini Massimo (2010). *What Darwin Got Wrong*. New York (NY): Farrar, Strauss and Giroux.
- Fontana Walter and Buss Leo (1994a). What Would Be Conserved if « the Tape Were Played Twice? » *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 91, p. 757-761.
- Fontana Walter and Buss Leo (1994b). The arrival of the Fittest: Towards a Theory of Biological Organization. *Bull. Math. Biol.*, vol. 56, p. 1–64.
- Forster M. & Sober E. (1994). How to Tell when Simpler, More Unified, or Less Ad Hoc Theories will Provide More Accurate Predictions. *Brit. J. Phil. Sci.* Vol. 45, p. 1-35.
- Forterre Patrick (2006). The origin of viruses and their possible roles in major evolutionary transitions. *Virus. Res.* Vol. 117, p. 5–16.
- Forterre Patrick (2008). In a World of Microbes, where should Microbiology Stand? *Res. Microbiol.* Vol. 159, p. 74–80.
- Forterre Patrick (2012). Darwin's goldmine is still open: variation and selection run the world. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*. Vol. 2, Article 106.
- Foster J.B. (1964). The evolution of Mammals on Islands. *Nature*, vol. 202(4929), p. 234–235.
- Foster Gavin L., Dana L. Royer & Daniel J. Lunt (2017). Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications*. Volume 8, article no. 14845. <https://doi.org/10.1038/ncomms14845>
- Foucault Michel (1966). *Les mots et les choses*. Paris : NRF, Éditions Gallimard.

Frank Steven A., Slatkin Montgomery (1992). Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection. *Tree*, vol. 7, no. 3, p. 92-95.

Franck Siegfried, Konrad Kossacki, Christine Bounama (1998). Modelling the global carbon cycle for the past and future evolution of the earth system. *Chemical Geology*, vol. 159(1999), p. 305–317.

Franck S., Block A., Von Bloh W., Bounama C., Schellnhuber H.J, and Svirezhev Y. (2000). Reduction of biosphere life span as a consequence of geodynamics. *Tellus*, vol. 52(1), p. 94-107.

Franck S., Bounama C., Von Bloh W. (2005). Causes and Timing of Future Biosphere Extinction. *Biogeosciences Discussions European Geosciences Union*, vol. 2(6), p. 1665-1679.

Frege Gottlob (1892). Über Sinn und Bedeutung. *Zeitschrift für Philosophie und philosophische Kritik*, vol. 100, p. 22-50.

Freiberg A.S. (2020). Why We Sleep: A Hypothesis for an Ultimate or Evolutionary Origin for Sleep and Other Physiological Rhythms. *Journal of Circadian Rhythms*, vol. 18(1): 2, p. 1–5. DOI: <https://doi.org/10.5334/jcr.18>

Fumagalli M., Sironi M., Pozzoli U., Ferrer-Admetlla A., Pattini L., Nielsen R. (2011). Signatures of Environmental Genetic Adaptation Pinpoint Pathogens as the Main Selective Pressure through Human Evolution. *PLoS Genet.* Vol. 11, 2011 Nov. 7, e1002355. doi: 10.1371/journal.pgen.1002355. Epub 2011 Nov 3.

Fukuyama Francis (1989). The end of history. *The National Interest*. No. 16 (Summer 1989), p. 3-18.

Fukuyama Francis (1992). *The end of history and the last man*. New York (NY): The Free Press.

Galilée (1610). *Sidereus nuncius*. Vénise : Thomam Baglionum.

Galilée (1615). Lettre à Mme Christine de Lorraine, Grande-Duchesse de Toscane. Traduction de Fr. Russo. In Clavelin Maurice (1964). *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, tome 17, n°4, p. 338-368.

Galilée (1623). *Il Saggiatore*. Rome : Giacomo Mascardi.

Galilée (1632). *Dialogue sur les grands système du monde*. Paris : Éditions du Seuil, Collection « Points Sciences ».

Galilée (1638). *Discours concernant deux sciences nouvelles*. Traduction par Maurice Clavelin. Paris : PUF, 1995.

Galis F. (2001). Key innovations and radiations. In G.P. Wagner [Ed.] *The Character Concept in Evolutionary Biology*. Academic Press, p. 581-605.

Gallie Walter Bryce (1964). *Philosophy and the historical understanding*. New York (N.Y.): Schocken.

Galton Francis (1874). *English Men of Science: their Nature and Nurture*. London: Macmillan & Co.

Galton Francis (1883). *Inquiries into human faculties and its development*. London: Macmillan & Co.

Galton Francis (1889). *Natural inheritance*. London: Macmillan & Co.

Galton Francis (1910). *The eugenics college of Kantsaywhere*. In Pearson Karl (1930). *Life, Letters and Labours of Francis Galton*. Vol. III A. London: Cambridge at The University Press, p. 414-424.

Garay J. (2003). When does the Variance of Replicator Fitness Decrease? *J. Math. Biol.* Vol. 47(5), p. 457–464.

García-Nieto Pablo E., Ashby J. Morrison and Hunter B. Fraser (2019) The somatic mutation landscape of the human body. *Genome Biology*. 20:298.

Gardner Andy and Conlon Joseph P. (2013). Cosmological Natural Selection and the Purpose of the Universe. *Complexity*, vol. 18(5), p. 48-56.

Gardner Andy (2014). Life, the Universe, and everything. *Biol. Philos.* Vol. 29, p. 207–215.

Gardner Eugene J., Matthew D.C. Neville, Kaitlin E. Samocha, Kieron Barclay, Martin Kolk, Mari E.K. Niemi, George Kirov, Hilary C. Martin, Matthew E. Hurler (2020). Sex-biased reduction in reproductive success drives selective constraint on human genes. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2020.05.26.116111v1>

Gargaud Muriel & Lecointre Guillaume (2013). *L'évolution, de l'Univers aux sociétés*. Paris : Éditions Matériologiques.

Gaudry Albert (1896). *Essai de paléontologie philosophique*. Paris : Masson & Cie Éditeurs.

Gause G.F. (1934). *The Struggle for Existence*. Baltimore (MA): Williams and Wilkins.

Gayon Jean (1989). *La théorie de la sélection : Darwin et l'après-Darwin*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1.

Gayon Jean (1992). *Darwin et l'après Darwin : une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*. Paris : Éditions Kimé.

Gayon Jean [dir.] (1992). *Buffon 88*. Paris : Librairie philosophique Vrin.

Gayon Jean (1995). La biologie darwinienne de l'évolution est-elle « réductionniste » ? *Revue Philosophique de Louvain*, Quatrième série, Tome 93, n°1-2, p. 111-139.

Gayon Jean (1997). "The paramount power of selection": from Darwin to Kauffman », in M.L. Dalla Chiara, K. Doets, D. Mundici, J. Van Benthem [Eds.] *Structure and norms in Science, Vol. Two of the Tenth International Congress of Logic, Methodology and Philosophy of Science*. Kluwer: Dordrecht, p. 265-282.

Gayon Jean (1998a). *Darwinism's struggle for survival: Heredity and the hypothesis of natural selection*. Cambridge (UK) : Cambridge University Press.

Gayon Jean (1998b). Le déterminisme : origines d'un mot, évaluation d'une idée. In Lesieur M. [dir.] *Turbulence et déterminisme*. Grenoble : PUG, p. 183-197.

Gayon Jean (1999). Nietzsche and Darwin. In Maienschein Jane and Ruse Michael (Eds). *Biology and the Foundation of Ethics*. Cambridge University Press, chp. 7, p. 154-197.

Gayon Jean (2004). Évolution et philosophie. *Revue philosophique de la France et de l'étranger*. Presses Universitaires de France, tome 129, p. 291-298.

Gayon Jean (2005a). De la biologie comme science historique. *Les temps modernes*, no. 630-631, p. 55-67. Nous citons la pagination de cette version consultable en ligne : [De la biologie comme science historique - Sens public \(sens-public.org\)](http://www.sens-public.org)

Gayon Jean (2005b). Évolution et hasard. *Laval théologique et philosophique*, vol. 61, no. 3, p. 527-537.

Gayon Jean et Jacobi Daniel (2006). *L'éternel retour de l'eugénisme*. Paris : PUF.

Gayon Jean (2008a). Mort ou persistance du darwinisme ? Regard d'un épistémologue. *C.R. Palevol.*, vol. 8(2009), p. 321–340.

Gayon Jean (2008b). “Is a New and General Theory of Evolution Emerging?” A philosophical appraisal of Stephen Jay Gould's evaluation of contemporary evolutionary theory. In Wencaslao J. Gonzales. *Evolutionism: Present Approaches*, Netbiblo, p. 79-108, Catálogo General. <halshs-00775397> .

Gayon Jean (2009). Y a-t-il place pour un concept de révolution dans la théorie contemporaine de l'évolution biologique ? In Bloch Olivier [dir.] *L'idée de révolution : quelle place lui faire au XXIe siècle*. Paris : Publication de la Sorbonne, p. 165-174.

Gayon Jean (2014a). Biologie et philosophie de la biologie : paradigmes. In Hoquet Thierry & Merlin Francesca [dir.] *Précis de philosophie de la biologie*, Chapitre 1. Paris : Vuibert.

Gayon Jean (2014b). Une expérience de sélection naturelle en conditions naturelles : L'Héritier, Neefs et Teissier, 1937. Laurent Loison. *Le laboratoire CNRS de génétique évolutive de Gif. De part et d'autre de l'œuvre de Georges Tessier*, Hermann, p. 65-80.

Gayon Jean and Montévil Maël (2017). Repetition and reversibility in evolution: theoretical population genetics. In Christophe Bouton & Philippe Huneman [Eds.] *Time of Nature and Nature of Time; Philosophical perspectives of Time in Natural Sciences*. Springer.

Gehring W. (1996). The Master Control Gene for Morphogenesis and Evolution of the Eye. *Genes Cells*, vol. 1(1), p. 11-15.

Gehring W. (1998). *Master Control Genes in Development and Evolution. The Homeobox Story*. New Haven (CT): Yale University Press.

Geller Robert J., David D. Jackson, Yan Y. Kagan, Francesco Mulargia (1997). Earthquakes Cannot Be Predicted. *Science*, vol. 275, Issue 5306, p. 1616.

Geoffroy Saint Hilaire É. (1818). *Philosophie anatomique. Vol. 2 : Des monstruosités humaines*. Paris : J.B. Baillière.

Gerald F Joyce. (1994). Foreword. In Deamer D.W. & Fleischaker G.R. [Eds.] *Origins of Life: the central concepts*. Boston (MA): Jones and Barlett Publishers, xi-xii.

Gerhart John, Kirschner Marc (2007). The Theory of Facilitated Variation. *PNAS*, vol. 104, p. 8582-8589.

- Gerrish Philip J., Paul D. Sniegowski, Kathleen Sprouffske and Tanya Singh (2015). Predicting evolution: theory and experimental prospects, astrobiology conference.
- Ghiselin M.T. (1974). *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press.
- Gibbs Josiah-Willard (1876). *Équilibre des systèmes chimiques*. Traduit par Henri Le Chatelier. Paris : G. Carré et C. Naud, 1899.
- Gide André (1911). *Nouveaux prétextes*. 8^{ème} édition. Paris : Mercure de France, 1921.
- Giere Ronald N. (1999). *Science without laws*. Chicago: University of Chicago Press.
- Gilbert Scott [Ed.] (1985). *Developmental Biology*. Sunderland (MA): Sinauer Associates. 6th edition, 2000.
- Gilbert Scott F. (2000). Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C.H. Waddington's Approach to Evolutionary Developmental Biology. *American Zoologist*, vol. 40(5), p. 729-737.
- Gillespie J. (1974). Natural Selection for Within-Generation Variance in Offspring Number. *Genetics*, vol. 76, p. 601-606.
- Gillespie Rosemary G., Suresh P. Benjamin, Michael S. Brewer, Malia Ana J. Rivera, George K. Roderick (2018). Repeated Diversification of Ecomorphs in Hawaiian Stick Spiders. *Current Biology*, vol. 28, issue 6, p. 941-947.
- Gillman Len N. and Shane D. Wright (2014). Species richness and evolutionary speed: the influence of temperature, water and area. *Journal of Biogeography*, vol. 41, p. 39–51.
- Gilson Étienne (1971). *D'Aristote à Darwin et retour : essai sur quelques constantes de la biophilosophie*. Paris : Vrin.
- Gingerich P.D. (1983a). Rates of evolution: effects of time and temporal scaling. *Science*, vol. 222, p. 159-161.
- Gingerich P.D. (1983b). Origin and evolution of species: evidence from the fossil record. In J. Chaline [Ed.] *Modalités, Rythmes, Mécanismes de L'Évolution Biologique: Gradualisme Phylétique ou Équilibres Ponctués ?* Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, no. 330, p. 125-130.
- Gingerich P.D. (1993). Quantification and comparison of evolution rates. *American Journal of Science*, vol. 293A, p. 453-478.

- Gingerich P.D. (2001). Rates of evolution on the time scale of the evolutionary process. *Genetica*, vol. 112–113, p. 127–144.
- Gingerich P.D. (2009). Rates of Evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* Vol. 40, p. 657–675.
- Giraud A., Matic I. Tenaille O., Clara A., Radman M., Fons M., Taddei F. (2001). Costs and Benefits of High Mutations Rates: Adaptative Evolution of Bacteria in the Mouse Gut. *Science*, vol. 291, p. 2606-2608.
- Glymour Bruce (2001). Selection, Indeterminism, and Evolutionary Theory. *Philosophy of Science*, vol. 68, p. 518-535.
- [de] Gobineau Arthur (1853-1855) *Essai sur l'inégalité des races humaines*. Paris : Éditions Pierre Belfond, 1967.
- Godfrey-Smith Peter (2000). Replicator in Retrospect. *Biology and Philosophy*, vol. 15, p. 403-423.
- Godfrey-Smith Peter (2001). Three kinds of adaptationism. In Orzack S. H. and Sober E. [Eds.] *Optimality and Adaptationism*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 335-357.
- Godfrey-Smith Peter (2006). The Strategy of Model Based Science. *Biol. Philos.* Vol. 21, p. 725–740.
- Godfrey-Smith Peter (2009). *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Gohau Gabriel (1987). *Une histoire de la géologie*. Paris : Éditions du Seuil, 1990.
- Gohau Gabriel (2005). La géologie, première science historique ? Cahier François Viète. Série I – No 9-10 : Les sciences des causes passées, p. 67-82.
- Gohau Gabriel (2012). Des sciences palétiologiques (Whewell) aux archives de la nature. *Travaux du Comité français d'Histoire de la Géologie, Comité français d'Histoire de la Géologie*, 3ème série (tome 26, 3), p. 55-65.
- Goldblatt Colin, Watson Andrew J. (2012). The runaway greenhouse: implications for future climate change, geoengineering and planetary atmospheres. *Phil. Trans. R. Soc. A.* Vol. 370, p. 4197-4216.
- Goldschmidt Richard (1933). Some Aspects of Evolution. *Science*, vol. 78, no. 2033, p. 539-547.

- Goldschmidt Richard (1940). *The material basis of evolution*. N.J. Pageant Books Inc. 1960.
- Gompel N. & Prud'homme B. (2009). The causes of repeated genetic evolution. *Developmental biology*, vol. 332, p. 36-47.
- González-Forero Mauricio & Andy Gardner (2018). Inference of Ecological and Social Drivers of Human Brain-Size Evolution. *Nature*, vol. 557, p. 554–557
- Good Benjamin H., Michael J. McDonald, Jeffrey E. Barrick, Richard E. Lenski, and Michael M. Desai (2017). The Dynamics of Molecular Evolution Over 60,000 Generations. *Nature*, vol. 551(7678), p. 45–50.
- Goodman Nelson (1954). *Fact, Fiction, Forecast*. Cambridge (MA): Harvard University Press, Fourth edition of 1983.
- Gould S.J. (1965). Is uniformitarianism necessary? *American Journal of Science*, vol. 263, p. 223–228.
- Gould S.J. (1970). Dollo on Dollo's Law: Irreversibility and the Status of Evolutionary Laws. *Journal of the history of biology*, vol. 3, p. 189-212.
- Gould S.J. (1971). D'Arcy Thompson and The Science of Form. *New Literary History*, vol. 2, no. 2, *Form and Its Alternatives*, p. 229-258.
- Gould S.J. (1974). The Origin and Function of 'Bizarre' Structures: Antler Size and Skull Size in the 'Irish Elk,' *Megaloceros Giganteus*. *Evolution*, vol. 28, no. 2, p. 191-220.
- Gould S.J. (1975). Catastrophes and Steady State Earth. *Natural History*, vol. 84, no. 2, p. 15–18.
- Gould S.J. (1977a). The Return of Hopeful Monsters. *Natural History*, vol. 86 (June/July), p. 22-30.
- Gould S.J. (1977b). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge (MA): The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould S.J. and Eldredge Niles (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, vol. 3(2), p. 115-151.
- Gould S.J. and Lewontin R. (1979). The spandrels of San Marc and the Panglossian Paradigm: a critique of the Adaptationist Programm. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, vol. 205, no. 1161, p. 581-598.

- Gould S.J. (1980a). The Promise of Paleobiology as a Nomothetic, Evolutionary Discipline. *Paleobiology*, vol. 6, no. 1, p. 96-118.
- Gould S.J. (1980b). Is a New and General Theory of Evolution Emerging? *Paleobiology*, vol. 6, no. 1, p. 119-130.
- Gould S.J. (1980c). *The Panda's Thumb. More Reflections in Natural History*. New York (NY): W.W. Norton & Company, 1992.
- Gould S.J. & Vrba S. (1982). Exaptation – a missing term in the Science of Form. *Paleobiology*, vol. 8, p. 4-15.
- Gould S.J. (1984). The Cosmic Dance of Shiva. In *Natural History* (Aug. 1984) « This view of life section », p. 14-19.
- Gould S.J. (1985). *Le Sourire du flamant rose. Réflexions sur l'histoire naturelle*. Traduit de l'anglais par Dominique Teyssié avec le concours de Marcel Blanc. Paris : Éditions du Seuil, 1988.
- Gould S.J. (1987). Time's arrow, time's cycle: Myth and metaphor is the discovery of geological time. Cambridge (MA) : Harvard University Press.
- Gould S.J. (1987). *Aux racines du temps*. Paris : Grasset, 1990.
- Gould S.J. (1988). Kropotkine n'était pas cinoque. In *La foire aux dinosaures : réflexions sur l'histoire naturelle*, traduction par Marcel Blanc, Paris : Seuil.
- Gould S.J. (1989a). *La vie est belle. Les surprises de l'évolution*. Traduction par Marcel Blanc, Paris : Éditions du Seuil, 1991.
- Gould S.J. (1989b). Tires to sandals. *Natural History*, April 1989, p. 8-15.
- Gould S.J. (1992). Life in a Punctuation. *Natural History*, vol. 101, October 1992, p. 10-21.
- Gould S.J. and Eldredge N. (1993). Punctuated Equilibrium Comes of Age. *Nature*, vol. 366, p. 223-227.
- Gould S.J. (1993). *Comme les huit doigts de la main*. Traduction par Marcel Blanc. Paris : Seuil, 1996.
- Gould S.J. (1996). *L'éventail du vivant*. Traduction par Marcel Blanc, Paris : Seuil, 1997.

Gould S.J. & Lloyd E. (1999). Individuality and Adaptation across Levels of Selection: How Shall we Name and Generalize the Unit of Darwinism? *PNAS*, vol. 96, no. 21, p. 11904-11909.

Gould S.J. (2000). The Spice of Life. An Interview with Stephen Jay Gould. *Leader to Leader*, vol. 15, p. 19–28.

Gould S.J. (2002). *La structure de la théorie de l'évolution*. Traduction par Marcel Blanc. Paris : NRF Essais, 2006. Nous utilisons aussi l'édition originale anglaise parue chez Cambridge (MA) : Belknap Press of Harvard University Press.

Gouz Simon (2010). *Biographie d'une vision du monde : Les relations entre science, philosophie et politique dans la conception marxiste de J.B.S. Haldane*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Lyon 1.

Gouz Simon (2013). *J.B.S. Haldane, la science et le marxisme. La vision du monde d'un biologiste*. Paris : Éditions Matériologiques.

Grafen Alan (1999). Formal Darwinism, the individual-as maximizing- agent analogy and bet-hedging. *Proc. R. Soc. Lond. B*. Vol. 266, p. 799-803.

Grafen Alan (2002). A First Formal Link between the Price Equation and an Optimization Program. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 217, p. 75-91.

Grafen Alan (2014). The formal Darwinism project in outline. *Biol. Philos.* Vol. 29, p. 155–174.

Grassé Pierre-Paul (1973). *L'évolution du vivant, matériaux pour une nouvelle théorie transformiste*. Paris : Albin Michel.

Grant Peter R. and Grant Rosemary B. (2009). The secondary contact phase of allopatric speciation in Darwin's finches. *PNAS*, vol. 106(48), p. 20141-20148.

Graves Leslie, Barbara L. Horan and Alex Rosenberg (1999). Is Indeterminism the Source of the Statistical Character of Evolutionary Theory? *Philosophy of Science*, vol. 66, p. 140-157.

Grene Marjorie (1961). Statistics and Selection. *The British Journal for the Philosophy of Science*. Vol. 12, no. 45, p. 25-42.

Grene Marjorie (1995). *A Philosophical Testament*. Chicago and La Salle (Il): Open Court.

Greene Marjorie and Depew David [Eds.] (2004). *The Philosophy of Biology: An Episodic History*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.

Green E.L. (1968). Genetics effects of radiation on mammalian populations. *Annual Review of Genetics*, vol. 2, p. 87-120.

Greg William R. (1868). On the failure of 'Natural Selection' in the case of Man. *Fraser's Magazine*, vol. 68, p. 353-362.

Grehan John R. (1984). Evolution by law: Croizat's "Orthogeny" and Darwin's law of Growth". *Tuatara*, vol. 27, no. 1.

Griffiths Paul E. and Tabery James (2013). Developmental Systems Theory: What does it explain, and how does it explain it? *Advances in Child Development and Behavior*, vol. 44, p. 65-94.

Griggio Francesca, Ayelet Voskoboynik, Fabio Iannelli, Fabienne Justy, Marie-Ka Tilak, Turon Xavier, Graziano Pesole, Emmanuel J.P. Douzery, Francesco Mastrototaro, Carmela Gissi (2014). Ascidian Mitogenomics: Comparison of Evolutionary Rates in Closely Related Taxa Provides Evidence of Ongoing Speciation Events. *Genome Biology and Evolution*, vol. 6, Issue 3, p. 591–605.

Grinnell J. (1904). The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. *The Auk*, vol. 21, p. 364-379.

Grinnell J. (1917). The niche relationships of the California Thrasher. *The Auk*, vol. 34, p. 427–433.

Grosberg K. Richard, Strathmann R. Richard (2007). The evolution of multicellularity: a minor major transition? *Annual review of ecology, evolution and systematics*, vol. 38, p. 621–654.

Grou Pierre, Laurent Nottale et Jean Chaline (2002). Evolution morphologique et culturelle humaine : l'apport des modèles fractals. Présentation au colloque: "EVENEMENTS RAPIDES, INSTABILITES, CHANGEMENTS CULTURELS AU QUATERNAIRE", Aix-en-Provence.

Guillán Dopico Amanda (2015). *Scientific Prediction in Nicholas Rescher's Conception : philosophico-methodological analysis*. Thèse de philosophie de l'Université de La Corogne (Espagne).

Guillemot Hyacinthe (1919). *Matière et vie*. Paris : Ernest Flammarion.

Gulick John Thomas (1905). *Evolution, Racial and Habitudinal*. Washington (DC): The Carnegie Institution of Washington.

Gutjahr Marcus, Andy Ridgwell, Philip F. Sexton, Eleni Anagnostou, Paul N. Pearson, Heiko Pälke, Richard D. Norris, Ellen Thomas, and Gavin L. Foster (2017). Very large release of mostly volcanic carbon during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Nature*. Vol. 548(7669), p. 573–577.

Haacke Wilhelm (1893). *Gestalt und Vererbung*. Leipzig: T.O. Weigel Nachfolger.

Haeckel Ernst (1866). *Generelle Morphologie der organismen. Allgemeine grundzüge der organischen forment wissen-schaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformite descendenz-theorie*. Berlin: Druck und Verlag Von Georg Reimer.

Haeckel Ernst (1868). *History of Creation: or the Development of the Earth and its Inhabitants by the Action of natural causes*. New York (NY): D. Appleton and Company, 1880.

Haeckel Ernst (1869). *Über Arbeitsteilung in Natur und Menschenleben*. Berlin: Lüderitz'sche Verlagsbuchhandlung.

Haeckel Ernst (1874). *The Evolution of Man: A Popular Exposition of the Principal Points of Human Ontogeny and Phylogeny*. New York (NY): D. Appleton and Company, 1879.

Haeckel Ernst (1883). *The pedigree of Man: and other Essays*. London: Freethought Publishing Company.

Haeckel Ernst (1902). *The riddle of the universe at the close of the nineteenth century*. New York and London: Harper and Brother Publishers.

Hagedoorn A.L and Hagedoorn A.C. (1921). *The Relative Value of the Processes Causing Evolution*. The Hague: Martinus Nijhoff.

Hall Barry G. (2002). Predicting Evolution in Vitro Evolution Requires Determining Evolutionary Pathways. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, vol. 46, no. 9, p. 3035-3038.

Hall J.P., Harrison E., and Brockhurst M. (2013). Viral Host-Adaptation: Insights from Evolution Experiments with Phages. *Current Opinion in Virology*, p. 572-577.

- Haldane J.B.S. (1924a). A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part I, Vol. XXIII, No. 2. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society*, vol 3, p. 19-41.
- Haldane J.B.S. (1924b). *Daedalus or Science and the Future*. New-York (NY): Dutton.
- Haldane J.B.S. (1926). On being the right size. Initialement publié dans Harper's Magazine. Nous citons la version présente dans *Possible Worlds*. London (UK): Chatto and Windus, p. 18-26.
- Haldane J.B.S. (1927). *Possible Worlds and Other Essays*. London (UK): Chatto and Windus.
- Haldane J.B.S. (1932a). *The Causes of evolution*. London: Longmans Green.
- Haldane J.B.S. (1932b). *The inequality of man*. Harmondsworth Middlesex England: Penguin Books Limited, republié en 1937 dans la collection Pelican Books.
- Haldane J.B.S. (1934). Quantum Mechanics as a Basis for Philosophy. *Philosophy of Science*, vol. 1, n°1, p. 78-98.
- Haldane J.B.S. (1937a). The effect of variation on fitness. *The American Naturalist*, vol. 71, p. 337-349.
- Haldane J.B.S. (1937b). A dialectical account of evolution. *Science and Society*, vol. 1, no 4, p. 473-485.
- Haldane J.B.S. (1938). *Heredity and Politics*. London: Allen & Unwin.
- Haldane J.B.S. (1939). The equilibrium between mutation and random selection. *Annal of eugenics*, vol. 9, p. 400-405.
- Haldane J.B.S. (1949a). Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution. *Evolution*, vol. 3, p. 51-56.
- Haldane J.B.S. (1949b). *What is life? The layman view of Nature*. London: L. Drummond.
- Haldane J.B.S. (1954). The Statics of Evolution. In J.S. Huxley, A.C. Hardy, & E.B. Ford [Eds.] *Evolution as a Process*. London: Allen and Unwin, p. 109-121.
- Haldane J.B.S. (1957). The Cost of Natural Selection. *J. genetics*. Vol. 55, pp. 511-524.
- Hamilton William Donald (1963). The evolution of altruistic behavior. *American Naturalist*, vol. 97, p. 354-356.

- Hamilton William Donald (1964). The genetical evolution of social behavior (I). *Journal of Theoretical Biology*, vol. 7, p. 1-16.
- Hansen Thomas F., Christophe Pélabon, David Houle (2011). Heritability is not Evolvability. *Evol. Biol.* Vol. 38, p. 258–277.
- Hanson Norwood (1959). On the Symmetry Between Explanation and Prediction. *The Philosophical Review*, vol. 68, no. 3, p. 349–360.
- Hardin Garrett (1959). *Nature and man's fate*. New York (NY): Mentor Books, 1961.
- Hardin Garrett (1968). The Tragedy of the Commons. *Science*, vol. 162, p. 1243-1248.
- Hardy G.H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, vol. 28, p. 49-50.
- Haufe Chris (2012). Darwin's laws. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. Vol. 43(1), p. 269-280.
- Haufe Chris (2013). From necessary chances to biological laws. *The British Journal for the Philosophy of Science*, vol. 64, Issue 2, p. 279–295.
- Hawks John, Eric T. Wang, Gregory M. Cochran, Henry C. Harpending, and Robert K. Moyzis (2007). Recent Acceleration of Human Adaptive Evolution. *PNAS*. Vol. 104, no. 52, p. 20153-20758.
- Hegel Georg W.F. (1807). *Phénoménologie de l'esprit*. Traduction et présentation par Jean-Pierre Lefebvre. Paris : GF-Flammarion, 2012.
- Hegel Georg W.F. (1820). *Principes de la philosophie du droit*. Traduction par André Kaan et notice de Jean Hyppolite. Paris : NRF Gallimard, 1940
- Hegel Georg W.F. (1822-1830). *La raison dans l'histoire*. Traduction de Kostas Papaioannou, Pocket, 2012.
- Hegel Georg W.F. (1832). *Leçons sur la philosophie de l'histoire. Introduction : système et histoire de la philosophie*. Traduction par J. Gibelin. Paris : Gallimard, 1954.
- Heidegger Martin (1931-1932). *De l'essence de la vérité. Approche de l'allégorie de la caverne et du Théétète de Platon*. Paris : Gallimard, 2001.
- Heidegger Martin (1935). *Introduction à la métaphysique*. Paris : Gallimard, 1967.

- Herron Matthew D., Michael Doebeli (2013). Parallel Evolutionary Dynamics of Adaptive Diversification in *Escherichia coli*. *Plos Biology*. Vol. 11, issue 2.
- Hertler, Steven C., Figueredo, Aurelio José, Aguirre, Mateo Peñaherrera (2020). *Multilevel Selection. Theoretical Foundations, Historical Examples, and Empirical Evidence*. Palgrave Macmillan.
- Heisenberg Werner (1927). Über den anschaulichen Inhalt der quantentheoretischen Kinematik und Mechanik. *Zeitschrift für Physik*, no. 43, Berlin: Springer Verlag, p. 172-198.
- Hempel Carl G. (1942). The function of general laws in history. *Journal of Philosophy*, vol. 39, p. 35-48.
- Hempel Carl G. and Oppenheim Paul (1948). Studies in the Logic of Explanation. *Philosophy of Science*, vol. 15, no. 2, p. 135-175.
- Hempel Carl G. (1958). The theoretician's dilemma. In H. Feigl, M. Scriven, and G. Maxwell [Eds.] *Minnesota Studies in the Philosophy of Science, Vol. II*. Minneapolis (MN): University of Minnesota Press, p. 37-98.
- Hempel Carl G. (1962). Two Models of Scientific Explanation. In Yuri Balashov and Alexander Rosenberg [Eds.] (2002). *Philosophy of Science: Contemporary Readings*. Routledge, p. 45-55.
- Hempel Carl G. (1965). *Aspects of Scientific Explanation and other Essays in the Philosophy of Science*. New-York: The Free Press.
- Hempel Carl G. (1966a). *Philosophy of Natural Science*. Upper Saddle River (NJ): Prentice-Hall.
- Hempel Carl G. (1966b). *Éléments d'épistémologie*. Armand Colin.
- Hennig Willi (1950). *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin : Deutscher Zentralverlag.
- Héraclite. *Fragments*. Traduction et présentation par Jean-François Pradeu. Deuxième édition. GF-Flammarion, 2004.
- Herrel A., Huyghe K., Vanhooydonck B., Backeljau T., Breugelmans K., Grbac I., Van Damme R., Irschick D.J. (2008). Rapid Large-scale Evolutionary Divergence in Morphology

and Performance Associated with Exploitation of a Different Dietary Resource. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 105(12), p. 4792-4795.

Hessen Dag O. (2008). Solar Radiation and the Evolution of life. In Espen Bjertness [Ed.] *Solar Radiation and Human Health*. Oslo: The Norwegian Academy of Science and Letters, p. 123-136.

Hill William G., Michael E. Goddard, Peter M. Visscher (2008). Data and Theory Point to Mainly Additive Genetic Variance for Complex Traits. *PLoS Genetics*. Vol. 4, issue 2. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000008>

Hitchcock C. and Velasco J.D. (2014). Evolutionary and Newtonian forces. *Ergo*, vol. 1. doi:10.3998/ergo.12405314.0001.002.

Hobbes Thomas (1651). *Léviathan*. Paris : Dalloz, 1999.

Hodge M.J.S. (1987). Natural Selection as a Causal, Empirical, and Probabilistic Theory. in L. Krüger [Ed.] *The Probabilistic Revolution*. Cambridge (MA): MIT Press, p. 233–270.

Hodge M.J.S. (1990). Biology and Philosophy (including ideology) : A Study of Fisher and Wright. In Sarkar S. [Ed.] *The founders of Evolutionary Genetics: A Century Reappraisal*. Dordrecht: Kluwer, p. 231-293.

Hofer Carl (2016). Objective chance: not propensity, maybe determinism. *Revue de la société de philosophie des sciences*. Vol. 3, no. 1, p. 31-45.

Hoekstra Rolf (2005). Why Sex is Good? *Nature*, vol. 80, p. 571-573.

Hoffman Antoni (1989). *Arguments on Evolution*. Oxford: OUP.

Holder K. & Bull J. (2001). Profiles of adaptation in two similar viruses. *Genetics*, vol. 159, p. 1393–1404.

Holling C.S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 4, p. 1-23.

Hooykaas R. (1963). *The Principle of Uniformity in Geology, Biology and Theology. Natural Law and Divine Miracle*. Leiden: E.J. Brill.

Hoquet Thierry (2002). *Buffon : Histoire naturelle et philosophie*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris-X Nanterre.

- Horkheimer Max (1947). *Eclipse of Reason*. London: The Continuum Publishing Company.
- Horan B.L. (1988) Theoretical Models, Biological Complexity and the Semantic View of Theories. *PSA: proceedings of the biennial meeting of the philosophy of science association*, vol. 2, p. 265-277.
- Houle D. (1992). Comparing Evolvability and Variability of Quantitative Traits. *Genetics*, vol. 130, p. 195-204.
- Hu Ting and Wolfgang Banzhaf (2009). Evolvability and Speed of Evolutionary Algorithms in Light of Recent Developments in Biology. *Journal of Artificial Evolution and Applications*, Vol. 2010, Article ID :568375. doi:10.1155/2010/568375
- Hubbell S.P. (1979). Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. *Science, New Series*. Vol. 203(4387), p. 1299-1309.
- Hubbell S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Hughes J., Skaletsky H., Brown L., *et al.* (2012). Strict evolutionary conservation followed rapid gene loss on human and rhesus Y chromosomes. *Nature*, vol. 483, p. 82–86.
- Hugh-Jones David & Abdel Abdellaoui (2021). *Human Capital Mediates Natural Selection in Contemporary Humans*. University of East Anglia School of Economics Working Paper Series 2021-02, School of Economics, University of East Anglia, Norwich, UK.
- Hull David L. (1978). A Matter of Individuality. *Philosophy of Science*, vol. 45, p. 335-360.
- Hull David L. (1980). Individuality and selection. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, vol. 11, p. 311-332.
- Hull David L. (1988). *Science as a Process*. Chicago: Chicago University Press.
- Hume David (1739). *L'entendement, traité de la nature humaine*, Livre I. Traduction de P. Baranger et P. Saltel. Paris : GF-Flammarion, 1995.
- Humphreys P. (1989). Scientific Explanation: The Causes, Some of the Causes, and Nothing but the Causes. *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, vol. 13, p. 283-306.
- Huneman Philippe (1998). *Bichat : la vie et la mort*. Paris : PUF.

Huneman Philippe (2000). *Métaphysique et biologie*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1.

Huneman Philippe (2008a). *Métaphysique et biologie*. Paris : Éditions KIMÉ.

Huneman Philippe (2008b). Emergence and Adaptation. *Minds and Machines*, vol. 18(4), p. 493-520.

Huneman Philippe (2009a). Sélection. In Thomas Heams and Philippe Huneman, Guillaume Lecointre, Marc Silberstein [Eds.] *Les mondes Darwiniens. Édition revue et augmentée*, Paris : Éditions Matériologiques, 2011, p. 93-144.

Huneman Philippe (2009b). L'unité de l'histoire naturelle et de la métaphysique dans l'Unique fondement. In Langlois, Luc. *Kant avant la critique*. Paris : Vrin, p. 57-67.

Huneman Philippe (2011a). Vie, vitalisme et émergence : une perspective contemporaine. In Pascal Nouvel. *Repenser le vitalisme*. PUF : science, histoire, société, p. 201-217.

Huneman Philippe (2011b). *Organismes, sélection naturelle et évolution. Problèmes épistémologiques et métaphysiques dans les sciences de la vie*. Habilitation à diriger des recherches, Directeur des recherches : Jean Gayon, Septembre 2011.

Huneman Philippe (2012a). Determinism, predictability and open-ended evolution: lessons from computational emergence. *Synthese*, vol. 185, Issue 2, p. 195-214.

Huneman Philippe (2012b). Natural selection: a Case for the Counterfactual Approach. *Erkenntnis*, vol. 76(2), pp. 171-194.

Huneman Philippe (2013a). Asserting Statistical Views of Natural Selection: Room for non-Local Causation? *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, vol. 44, p. 604–612.

Huneman Philippe (2013b). Adaptations in transitions: how to make sense of adaptation when beneficiaries emerge simultaneously with benefits. In Huneman P. and Bouchard F. [Eds.] *From Groups to individuals*. MIT Press, p. 141-168.

Huneman Philippe (2013c). Formal Darwinism and Organisms in Evolutionary Biology: Answering some Challenges. *Biology and Philosophy*. Vol. 29, p. 271-279.

Huneman Philippe (2014). A pluralist framework to address challenges to the modern synthesis in evolutionary theory. *Biological Theory*, vol. 9, p. 163-177.

Huneman Philippe and Dutreuil Sébastien (2014). Considérations épistémologiques sur la modélisation mathématique en biologie. In Thierry Hoquet and Francesca Merlin [Eds.] *Précis de philosophie de la biologie*. Paris : Vuibert.

Huneman Philippe (2015a) Evolutionary Theory in Philosophical Focus. In Henke Wilfried & Tattersall Ian [Eds.] *Handbook of paleoanthropology*. Second edition. Berlin: Springer-Verlag, p. 127-175.

Huneman Philippe (2015b). Inscrutability and the Opacity of Natural Selection and Random Drift: Distinguishing the Epistemic and Metaphysical Aspects. *Erkenntnis*, vol. 80, p. 491-518.

Huneman Philippe (2016). Stephen Hubbell and the Paramount Power of Randomness in Ecology. In Harman O., Dietrich M., *Dreamers, Romantics and Visionaries in the Life Sciences*. University of Chicago Press, p. 176-195.

Huneman Philippe (2017). Macroevolution and Microevolution: Issues of Time Scale in Evolutionary Biology. In Christophe Bouton & Philippe Huneman [Eds.] *Time of Nature and Nature of Time. Philosophical perspectives of Time in Natural Sciences*. Paris: Springer.

Huneman Philippe & Walsh Denis [Eds.] (2017). *Challenging the Modern Synthesis*. New York (NY): Oxford University Press.

Hunter John (1780). Account of an Extraordinary Pheasant. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, vol. 70, p. 527-535.

Husak Jerry F., Lappin Kristopher A., and Van Den Bussche Ronald (2009). The Fitness Advantage of a High-Performance Weapon. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 96, p. 840–845.

Husserl Edmund (1911). *La philosophie comme science rigoureuse*. Traduit et présenté par Marc B. De Launay. Paris : PUF, 1993 pour la seconde édition.

Huston Michael & Thomas Smith (1987). Plant Succession: Life history and Competition. *The American Naturalist*, vol. 130(2), p. 168-198.

Hutchinson G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *American Naturalist*, vol. 93, no. 870, p. 145–159.

- Hutchinson G.E. (1965). *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. New Haven and London: Yale University Press.
- Hutton James (1788). *Theory of the Earth*. Vol. 1. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*.
- Huxley Julian (1927). *Religion without revelation*. New York and London: Harper & Brothers Publishers.
- Huxley Julian (1941). *The Uniqueness of Man*. London: Readers Union/Chatto and Windus, 1943 pour la présente réimpression.
- Huxley Julian (1942). *Evolution: The Modern Synthesis*. London: Allen and Unwin.
- Huxley Julian (1953). *Evolution in Action*. London: Chatto and Windus.
- Huxley Julian., Hardy A.C. and Ford E.B. [Eds.] (1954). *Evolution as a Process*. London: Allen and Unwin.
- Huxley Julian (1957). *New Bottles for New Wine*. London: Chatto & Windus.
- Huxley Thomas Henri (1874). On the Hypothesis that Animals Are Automata, and Its History. *Nature*, vol. 10, p. 362–366.
- Hyatt Alpheus (1888). Values in Classification of the Stages of Growth and Decline, with Propositions for a New Nomenclature. *The American Naturalist*. Vol. 22, no. 262, p. 872-884.
- Hyatt Alpheus (1897). The influence of women in the evolution of the human race. *Natural Science*, no. 66, vol. XI, p. 89-93.
- Ibn Khaldoun (1377). *Les prolégomènes*. Traduit et commentés en 1863 par W. Mac Guckin De Slane. Paris : Librairie orientaliste Paul Geuthner, 1934.
- Ioannidis John P.A., S. Cripps and M.A. Tanner (2020). Forecasting for COVID-19 has failed. *International Journal of Forecasting*. <https://doi.org/10.1016/j.ijforecast.2020.08.004>.
- Jablonka Eva and Lamb M.J. (2005). *Evolution in Four Dimensions*. Cambridge (MA) : MIT Press.
- Jablonski D. and Bottjer D.J. (1983). Soft-substratum epifaunal suspension-feeding assemblages in the late Cretaceous: implications for the evolution of benthic communities. In

- Tevesz M.J. and P.L. McCack [Eds.] *Biotic interactions in recent and Fossil Benthic Communities*. New York (NY): Plenum, p. 747-812.
- Jablonski D. (1986a). Background and Mass Extinctions. *Science*, vol.231(4734), p. 129-133.
- Jablonski D. (1986b). Evolutionary Consequences of Mass Extinction. In Raup D.M. & Jablonski D. [Eds.] *Patterns and Processes in the History of Life*. Springer, p. 313-329.
- Jablonski D. (1987). Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science*, vol. 238, p. 360-363.
- Jablonski D. (1991). Extinctions: a Paleontological Perspective. *Science, New Series*, vol. 253, no. 5021, p. 754-757.
- Jablonski D. (1996). Body Size and Macroevolution. In D. Jablonski, D.H. Erwin, J.H. Lipps [Eds.] *Evolutionary Paleobiology*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Jablonski D. (2001). Lessons from the Past: Evolutionary Impacts of Mass Extinctions. *PNAS*, vol. 98, no. 10, p. 5393-5398.
- Jablonski D. (2005). Mass Extinctions and Macroevolution. *Paleobiology*, vol. 31(2), p. 192–210.
- Jacob François (1965). Leçon inaugurale faite au Collège de France le vendredi 7 Mai 1965, Chaire de génétique cellulaire.
- Jacob François (1970). *La logique du vivant*. Paris : Tel Gallimard.
- Jacob François (1977). Evolution and Tinkering. *Science*, vol. 196, p. 1161-1166.
- Jacob François (1981). *Le jeu des possibles*. Paris : Biblio essais.
- Janicke Tim, Michael G. Ritchie, Edward H. Morrow, Lucas Marie-Orleach (2018). Sexual Selection Predicts Species Richness across the Animal Kingdom. *Proceedings of the royal society B*. Vol. 285, issue 1878.
- Jantsch Eric (1980). *The Self-Organizing universe*. Oxford (UK): Pergamon.
- Jeffares Ben (2007). Testing Times: Regularities in the Historical Sciences. *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.*, vol. 39 (2008), p. 469–475.
- Jeffreys Harold (1929). *The future of Earth*. London: Kegan Paul, Trench, Trübner & Co.

Jenkin Fleeming (1867). The Origin of Species. *The North British Review*, vol. 44, p. 277-318.

Jouvancourt Pierre [de] (2022). *Dire l'événement géologique. Une archéologie du concept d'Anthropocène*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.

Kant Emmanuel (1755). *Histoire générale et théorie du ciel*. Traduction, introduction et notes par Pierre Kerszberg, Anne-Marie Roviello et Jean Seidengart. Paris : Vrin, 1984.

Kant Emmanuel (1763). *L'unique fondement possible d'une démonstration de l'existence de dieu*. In *Pensées successives sur la Théodicée et la Religion*. Traduction et introduction par Paul Festugière. Quatrième édition. Paris : Vrin, 1972.

Kant Emmanuel (1781). *Critique de la raison pure*. Paris : PUF, 8^{ème} édition « Quadrige » 2012.

Kant Emmanuel (1784). *Idée d'une histoire universelle au point de vue cosmopolitique*. Traduction de Philippe Folliot pour la collection : les classiques des sciences sociales.

Kant Emmanuel (1785). *Fondements de la métaphysique des mœurs*. Traduit et introduit par H. Lachelier. Paris : Librairie Hachette, p. 1904.

Kant Emmanuel (1786). *Premiers principes métaphysiques de la science de la nature*. Traduction Jean Gibelin. Paris : Vrin, 1990.

Kant Emmanuel (1788). *Critique de la raison pratique*. Traduction de F. Picavet, Paris : PUF, quatrième édition de 1993.

Kant Emmanuel (1790). *Critique de la faculté de juger*. Paris : Vrin, 1993.

Kant Emmanuel (1798). *Conflit des facultés*. Traduction de Jean Gibelin. Paris : Vrin, 1988.

Kant Emmanuel (1800). *Logique*. Traduction de J. Tissot. Paris : Libraire philosophique de Ladrance, 1862.

Karavani Ehud *et al.* (2019). Screening Human Embryos for Polygenic Traits Has Limited Utility. *Cell*, vol. 179, p. 1424–1435.

Karnkowska Anna, Vladimír Hampl (2016). The Curious Case of Vanishing Mitochondria. *Microb. Cell*. Vol. 3(10), p. 491–494.

Katz David C., Mark N. Grote, and Timothy D. Weaver (2017). Changes in human skull morphology across the agricultural transition are consistent with softer diets in preindustrial farming groups. *PNAS*, vol. 114(34), p. 9050-9055.

Kataoka Ryuho, Toshikazu Ebisuzaki, Hiroko Miyahara, Tokuhiro Nimura, Takayuki Tomida, Tatsuhiko Sato, Shigenori Maruyama (2014). The Nebula Winter: The united view of the snowball Earth, mass extinctions, and explosive evolution in the late Neoproterozoic and Cambrian periods. *Gondwana Research*, vol. 25, Issue 3, p. 1153-1163.

Kataoka Ryo, Spitz R. W., Wong V., Bell Z.W., Yamada Y., Song J.S., Hammert, W.B., Dankel S. J., Abe T., & Loenneke, J.P. (2023). Sex segregation in strength sports: Do equal-sized muscles express the same levels of strength between sexes? *American Journal of Human Biology*, e23862.

Kauffman Stuart (1993). *The Origins of Order: Self-Organization and selection in evolution*. Oxford: Oxford University Press.

Kauffman Stuart (1995). *At Home in the Universe; the search for the laws of self-organization and complexity*. Oxford: Oxford University Press.

Kauffman Stuart (2000). *Investigations*. Oxford: Oxford University Press.

Kauffman Stuart (2010). There Are More Uses for A Screwdriver Than You Can Calculate. NPR (article en ligne publié le 4 avril 2011). Consultable à l'adresse suivante :

<https://www.npr.org/sections/13.7/2011/04/04/135113346/there-are-more-uses-forascrewdriver-than-you-can-calculate?t=1595883624795>

Kawecki T.J., R.E. Lenski, D. Ebert, B. Hollis, I. Olivieri, and M. C. Whitlock (2012). Experimental evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 27, p. 547–560.

Keller Evelyn Fox (2000). *Le siècle du gène*. Traduit par Stéphane Schmitt, Paris : Gallimard, 2003.

Keller G. (2005). Impacts, Volcanism and Mass Extinction: Random Coincidence or Cause and Effect? *Australian Journal of Earth Sciences*, vol. 52, p. 725 – 757.

Kemp A.W. and C.D. Kemp (1991). Weldon's Dice Data Revisited. *The American Statistician*, vol. 45(3), p. 216–222.

- Kepler Johannes (1609). *Astronomie Nouvelle*. Traduit par Jean Peyroux. Paris : Albert Blanchard, 1979.
- Kepler Johannes (1619). *L'Harmonie du monde*. Traduit par Jean Peyroux. Paris : Albert Blanchard, 1979.
- Kettlewell H.B.D. (1955). Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, vol. 9, p. 323–342.
- Kim Jaegwon (1993). *Supervenience and mind*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kim Jaegwon (1996). *Philosophy of Mind*. Third Edition. New York (NY): Routledge, 2011.
- Kim Jaegwon (2005). *Trois essais sur l'émergence*. Traduit par Mathieu Mulcey, Paris : Ithaque, 2006.
- Kimura Motoo (1958). On the change of population fitness by natural selection. *Heredity*, vol. 12, p. 145-167.
- Kimura Motoo (1961). Natural selection as the process of accumulating genetic information in adaptative evolution. *Genet. Res.* Vol. 2, p. 127-140.
- Kimura Motoo (1968). Evolutionary Rate at Molecular Level. *Nature*, vol. 217, p. 624-626.
- Kimura Motoo (1979). Model of effectively neutral mutations in which selective constraint is incorporated. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA Genetics*. Vol. 76, no. 7, p. 3440-3444.
- Kimura Motoo (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- King J.L. and Jukes T.H. (1969). Non-Darwinian Evolution. *Science*, vol. 164(3881), p. 788-798.
- Kirk K.M., Blomberg S.P., Duffy D.L., Heath A.C., Owens I.P., Martin N.G. (2001). Natural selection and quantitative genetics of life-history traits in Western women: a twin study. *Evolution*. Vol. 55(2), p. 423-35.
- Kirkwood Thomas B.L. and Cremer Thomas (1982). Cytogeterontology since 1881: A Reappraisal of August Weismann and a Review of Modern Progress. *Human genetics*, vol .60, p. 101-120.

- Kirschner M.W. and Gerhart J.C. (1998). Evolvability. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 95, p. 8420–8427.
- Kirschner M.W. and Gerhart John C. (2005). *The plausibility of life: resolving Darwin's dilemma*. New Haven and London: Yale University Press.
- Kistler Max (1998). Reducing Causality to Transmission. *Erkenntnis*, vol. 48, p. 1-24.
- Kistler Max (1999). *Causalité et lois de la nature*. Paris : Vrin.
- Kistler Max (2006a). *La place de l'esprit dans un monde régi par la causalité*. Rapport de synthèse pour l'habilitation à diriger des recherches.
- Kistler Max (2006b). *La cognition entre réduction et émergence*. Dossier d'habilitation à diriger des recherches.
- Kitchell J.A., Clark D.L. and Gombos A.M. Jr. (1986). Biological selectivity of extinction: a link between background and mass extinction. *Palaios*, vol. 1, no. 5, p. 504-511.
- Kleiber Max (1932). Body size and metabolism. *Hilgardia*, vol. 6, p. 315–351
- Kleiber Max (1947). Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews*, vol. 27, no 4, p. 511–541.
- Kneale M. et Kneale W. (1962). *The Development of logic*. Oxford (UK): Clarendon Press.
- Knoll A.H. and Carroll S.B. (1999). Early Animal Evolution: Emerging Views from Comparative Biology and Geology. *Science*, vol. 284, p. 2129-2137.
- Kochanski Zdzislaw (1973). Conditions and Limitations of Prediction-Making in Biology. *Philosophy of Science*. Vol. 40, no. 1, p. 29-51.
- Koestler Arthur (1978). *Janus: A summing up*. New York (NY): Random House.
- Kondrashov A.S. (1988). Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. *Nature*. Vol. 336(6198), p. 435–440.
- Kondrashov A.S. (2017). *Crumbling Genome: The Impact of Deleterious Mutations on Humans*. Hoboken (NJ): Wiley-Blackwell.
- Kong Augustine *et al.* (2017). Selection against variants in the genome associated with educational attainment. *PNAS*, vol. 114(5), E727-E732.

Kostyrka Gladys (2018). *La place des virus dans le monde vivant*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1.

Koyré Alexandre (1961). *La révolution astronomique : Copernic, Kepler, Borelli*. Paris : Hermann.

Kritsky G. (2001). Darwin's Madagascan Hawk Moth Prediction. *American Entomologist*, vol. 37, p. 206-210.

Kuhn Thomas S. (1962). *La structure des révolutions scientifiques*. Traduction par Laure Meyer. Paris : Éditions Flammarion, 2008.

Kupiec Jean-Jacques (2008). *L'origine des individus*. Paris : Fayard.

Kupiec Jean-Jacques, Gandrillon Olivier, Morange Michel, Silberstein Marc [Eds.] (2009). *Le hasard au cœur de la cellule. Probabilités, déterminisme, génétique*. Paris : Éditions Syllepse.

Labbé Alphonse (1932). L'irréversibilité de l'évolution. *Revue générale des sciences pures et appliquées*. Tome 43ème. Paris : Gaston Doin et Cie, p. 135-149.

Lakatos Imre (1970). Falsification and the Methodology of Scientific Research Programmes. In Lakatos I. et A. Musgrave [Eds.] *Criticism and the Growth of Knowledge*. Cambridge (MA): Cambridge University Press, p. 91-196.

Lakatos Imre (1973). Lecture 1: The demarcation problem. In Motterlini Matteo [Ed.] (2000). *For and Against Method: Including Lakatos's Lectures on Scientific Method and the Lakatos-Feyerabend Correspondence*. Chicago: Chicago University Press, p. 20-31.

Lakatos Imre (1978). The Methodology of Scientific Research Programmes. Worrall J. and G. Currie [Eds.] *Philosophical Papers: Volume 1*. Cambridge (MA): Cambridge University Press.

Laland Kevin N., Odling-Smee John et Marcus W. Feldman (2000). Niche construction, biological evolution and cultural change. *Behavioral and Brain Sciences*, vol. 23, no 1, p. 132-133.

Laland Kevin N., Odling-Smee John et Marcus W. Feldman (2001). Cultural niche construction and human evolution. *J. Evol. Biol.* Vol. 14, p. 22-33.

Laland Kevin, Tobias Uller, Marc Feldman, Kim Sterelny, Gerd B. Müller, Armin Moczek, Eva Jablonka, John Odling-Smee, Gregory A. Wray, Hopi E. Hoekstra, Douglas J. Futuyma,

- Richard E. Lenski, Trudy F.C. Mackay, Dolph Schluter & Joan E. Strassmann (2014). Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, vol. 514, p. 161-164.
- Laland Kevin N., Uller T., Feldman M.W., Sterelny K., Müller G.B., Moczek A., Jablonka E., Odling-Smee J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc. R. Soc. B.*, vol. 282.
- Lalande André (1898). *La dissolution opposée à l'évolution dans les sciences physiques et morales*. Paris : Félix Alcan.
- Lalande André (1926). *Vocabulaire technique et critique de la philosophie*. PUF, 3^{ème} édition « Quadrige », 2010.
- Lalande André (1930). *Les illusions évolutionnistes*. Paris : Félix Alcan.
- Lamarck [Monet Jean-Baptiste, Chevalier de] (1809). *Philosophie zoologique*. Chez Dentu, Libraire.
- Lamarck [Monet Jean-Baptiste, Chevalier de]. (1815-1822). *Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres*.
- Lamkin Megan and Arnold I. Mille (2016). On the Challenge of Comparing Contemporary and Deep-Time Biological-Extinction Rates. *BioScience*, vol. 66(9), p. 785-789.
- Land Michael F. & Russell D. Fernald (1992). The Evolution of Eyes. *Annu. Rev. Neurosci.* Vol. 15, p. 1-29.
- Lande Russell (1975). Natural Selection and Random Genetic Drift in Phenotypic Evolution. *Evolution*, vol. 30, p. 314-334.
- Lande Russell (2008). Adaptive topography of fluctuating selection in a Mendelian population. *J Evol Biol.* Vol. 21, p. 1096–1105.
- Landenmark H.K.E., Forgan D.H., Cockell C.S. (2015). An Estimate of the Total DNA in the Biosphere. *PLoS Biol.* Vol. 13(6). e1002168. doi:10.1371/journal.pbio.1002168.
- Lankester Edwin Ray (1880). *Degeneration. A chapter in Darwinism*. London: Macmillan.
- Lao Tseu. *Tao Te King*. Traduit et commenté par Marcel Conche. Paris : PUF, 2003.
- Laplace Pierre-Simon [De] (1796). *Exposition du système du monde*. Fayard, 1835.

- Laplace Pierre Simon (1814). *Essai philosophique sur les probabilités*. Paris : Bachelier, 1840.
- Laskar J. & Gastineau M. (2009). Existence of collisional trajectories of Mercury, Mars and Venus with the Earth. *Nature*, vol. 459, p. 817-819.
- Lässig Michael (2016). The New Science of Evolutionary Forecasting. Interview pour *Quanta Magazine* par Carl Zimmer (11/08/16).
- Lässig Michael, Mustonen Ville, Walczak Aleksandra (2017). Predicting evolution. *Nature Ecology & Evolution*, vol. 1, Article no. 0077.
- Laugier Sandra, Pierre Wagner [Eds.] (2004). *Philosophie des sciences. Tome 1 : Expériences, théories et méthodes*. Paris : Vrin.
- Lawton J. & May R. [Eds.] (1995). *Extinction Rate*. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Lawton J.H. (1999). Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, vol. 84, p. 177–192.
- Le Bihan Soazig (2008). *Understanding Quantum Phenomena*. Thèse pour le doctorat de philosophie de l'Université Nancy 2 – Henri Poincaré.
- Le Bon Gustave (1895). *Psychologie des foules*. Paris : PUF, 1963.
- Lecointre Guillaume et Le Guyader Hervé (2006). *Classification phylogénétique du vivant* (3ème édition). Paris : Belin.
- Lecointre Guillaume (2011). Récit de l'histoire de vie ou de l'utilisation du récit. In Thomas Heams, Philippe Huneman, Guillaume Lecointre & Marc Silberstein (dir.) *Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*, chapitre 18, Paris : éditions Matériologiques, p. 601-632.
- Lechermeier Gilbert (2015). *Définition du vivant et émergence de la vie*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1.
- Leclerc Georges-Louis [Comte De Buffon] (1756). *Histoire naturelle, tome VI*.
- Leclerc Georges-Louis [Comte De Buffon]. *Œuvres philosophiques*. Texte établi et présenté par Jean Piveteau. Paris : PUF, 1954.

Leconte Gauvain (2017). *L'acticit e pr edictive des sciences empiriques. Analyse d'un succ es scientifique et de sa port ee*. Th ese de doctorat de philosophie de l'Universit e Paris 1 Panth eon-Sorbonne.

Le Dantec F elix (1907). La biologie de M. Bergson. *La revue du mois*, vol. 4, p. 230-241.

Le Dantec F elix (1909). *La crise du transformisme*. Paris : F elix Alcan.

Le Galliard J.F., Clobert J., Ferri ere R. (2004). Physical performance and Darwinian fitness in lizards. *Nature*. Vol. 432(7016), p. 502-505.

Le Galliard Jean-Fran ois and Regis Ferri ere (2008). Evolution of maximal endurance capacity: natural and sexual selection across age classes in a lizard. *Evolutionary Ecology Research*, vol. 10, p. 157–176.

Lehman J., Kenneth Stanley O. (2013). Evolvability Is Inevitable: Increasing Evolvability without the Pressure to Adapt. *PLOS One*, vol. 8, issue 4.

Lehman J., Miikkulainen R. (2015). Extinction Events Can Accelerate Evolution. *PLoS ONE*, vol. 10(8). e0132886. doi: 10.1371/journal.pone.0132886.

Leibniz Gottfried Wilhelm (1710). *Essais de Th eodicc e, sur la bont e de Dieu, la libert e de l'Homme et l'origine du mal*. Introduction et chronologie par Jacques Brunschwig. Paris : Garnier-Flammarion, 1969.

Leibniz Gottfried Wilhelm (1720). *Monadologie*. Paris : Librairie Delagrave, 1978.

Lenay Charles (1989). *Enqu ete sur le hasard dans les grandes th eories biologiques de la seconde moiti e du XIX eme si ecle*. Th ese de doctorat en philosophie de l'Universit e Paris 1 Panth eon-Sorbonne.

Lenski R.E., Rose Michael R., Simpson Suzanne C., Tadler Scott C. (1990). Long-term experimental evolution in *Escherichia Coli*. Adaptation and divergence during 2000 generations. *The American Naturalist*, vol. 138(6), p. 1315-1341.

Lenski R.E. and J.E. Mittler (1993). The Directed Mutation Controversy and Neo-Darwinism. *Science*, vol. 259, p. 188-194.

Lenski R.E. & Travisano M. (1994). Dynamics of Adaptation and Diversification: a 10,000-Generation Experiment with Bacterial Populations. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA*, vol. 91, p. 6808-6814.

- Lenski R.E., Ofria C., Pennock R.T., Adami C. (2003). The Evolutionary Origin of Complex Features. *Nature*, vol. 423(6936), p. 139-144.
- Lenski R.E. (2011). Evolution in Action: a 50,000-Generation Salute to Charles Darwin. *Microbe*, vol. 6, no. 1, p. 30-33.
- Lenton Timothy M. (1998). Gaia and Natural Selection. *Nature*, vol. 394, p. 439-447.
- Lenton Timothy M. & Von Bloh Werner (2001). Biotic feedback extends the life span of the biosphere. *Geophysical research letters*, vol. 28, no. 9, p. 1715-1718.
- Lenormand T., Chevin L.M.C., Bataillon T. (2016). Parallel evolution: What does it (not) tell us why is it (still) interesting? In Ramsey G. & Pence C. [Eds.] *Chance in Evolution*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- León Jesús Alberto and Brian Charlesworth (1978). Ecological Versions of Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection. *Ecology*, vol. 59, no. 3, p. 457-464.
- Lerner Isadore Michael (1954). *Genetic Homeostasis*. New York (NY): John Wiley & Sons.
- Levene Howard, Olga Pavlosky, Theodosius Dobzhansky (1954). Interaction of the Adaptive Values in Polymorphic Experimental Populations of *Drosophila Pseudoobscura*. *Evolution*, vol. 3, p. 335-349.
- Levins R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, vol. 54(4), p. 421-431.
- Levins R. (1968). *Evolution in Changing Environments*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Levins R. (1970). Fitness and Optimization. In Kojima Ken-ichi. (eds). *Mathematical Topics in Population Genetics. Biomathematics, vol 1*. Berlin: Springer, p. 389-400.
- Levins R. and Lewontin R.C. (1985). *The Dialectical biologist*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Levinton J.S. (1979). A theory of diversity equilibrium and morphological evolution. *Science*, vol. 204, p. 335-336.
- Levinton J.S. (1992). The Big Bang of Animal Evolution. *Scientific American*, vol. 267(5), p. 84-93.

- Levis Nicholas A., Sofia de la Serna Buzón & David W. Pfennig (2015). An inducible offense: carnivore morph tadpoles induced by tadpole carnivory. *Ecology and Evolution*. Vol. 5(7), p. 1405–1411.
- Levis Nicholas A., David W. Pfennig (2020). Phenotypic plasticity and the origins of novelty. In Levine Herbert, Mohit Kumar Jolly, Prakash Kulkarni, Vidyanand Nanjundiah. *Phenotypic Switching*. Chapter 16. Cambridge (MA): Academic Press, p. 443-458.
- Levit Georgy S. et Lennart Olsson (2006). "Evolution on Rails": Mechanisms and Levels of Orthogenesis. *Annals of the history and philosophy of biology*, vol. 11.
- Lewens Tim (2008). Cultural evolution. *Stanford On-Line Encyclopedia of Philosophy*. (Summer 2020 Edition), Edward N. Zalta [Ed.].
- Lewens Tim (2009). The Natures of Selection. *Brit. J. Phi. Sci.* Vol. 61, p. 313-333.
- Lewes George H. (1875-1879). *Problems of Life and Mind*. London: Trübner & Company.
- Lewis David (1973). *Counterfactuals*. Oxford: Blackwell.
- Lewis David (1976). The paradoxes of Time Travel. *American Philosophical Quarterly*, April 1976, p. 145-152.
- Lewis Ricki (1997). *Life*. Boston (MA): McGraw-Hill.
- Lewis Ricki (2007). *Human Genetics: Concepts and Applications*. New-York (NY): McGraw-Hill, 2012 pour la dixième édition.
- Lewontin Richard C. (1957). The adaptations of populations to varying environments. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* Vol. 22, p. 395-408.
- Lewontin Richard C. (1965). Selection for Colonizing Ability. In Baker H.G. and G.L. Stebbins [Eds.] *The genetics of colonizing species*. New York (NY): Academic Press, p. 77-91.
- Lewontin Richard C. and 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*, vol. 54, p. 595-609.
- Lewontin Richard C. (1970). The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 1, p. 1-18.

- Lewontin Richard C. (1972). Testing the Theory of Natural Selection. *Nature*. Vol. 235, p. 183-211.
- Lewontin Richard C. (1974). The Analysis of variance and the analysis of causes. *American Journal of Human Genetics*, vol. 26, p. 400-411. Reproduit dans *International Journal of Epidemiology*, 2006, vol. 35, p. 520–525.
- Lewontin Richard C. (1978). Adaptation. *Scientific American*, vol. 239(3), p. 212-230.
- Lewontin Richard C. (1982). *Human Diversity*. New York (NY): Scientific American Library – W.H. Freeman & Co.
- Lewontin Richard C. (1985). Adaptation. In Levins R. and Lewontin R.C. *The Dialectical Biologist*. Harvard University Press, p. 65-84.
- Lewontin Richard C. (1987). The shape of optimality. In Dupré John [Ed.] *The Latest on the Best: Essays on Evolution and Optimality*. Cambridge (MA): MIT Press, p.151-159.
- Lewontin Richard C. (1991). *Biology as ideology: the doctrine of DNA*. Concord (Ontario): Anansi. Edition américaine: New York (NY): Harper Perennial, 1992.
- Lewontin Richard C. (1997). Dobzhansky's Genetic and the origin of Species: Is It Still Relevant? *Genetics*, vol. 147, p. 351-355.
- Lewontin Richard C. (2000). *The Triple Helix: Gene, Organism and Environment*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Lewontin Richard C. (2011). It's even less in our genes. *The New York Review of Books*. May 26, 2011.
- Lieberman Bruce S., Steve Dudgeon (1996). An evaluation of stabilizing selection as a mechanism for stasis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 127, p. 229-238.
- L'Héritier P. et Teissier, G. (1933). Étude d'une population de Drosophiles en équilibre. *C.R. Acad. Sc.*, vol. 197, p. 1765-1767.
- L'Héritier P., Neefs Y., Teissier G. (1937) Aptérisme des insectes et sélection naturelle. *C.R. Ac. Sc.*, vol. 204, p. 907-909.
- Li C.C. (1967). Fundamental theorems of natural selection. *Nature*, vol. 214, p. 505-506.

Lima-de-Faria Antonio (1988). *Evolution Without Selection. Form and Function by Autoevolution*. Amsterdam: Elsevier.

Lindeman Raymond L. (1942). Trophic Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology*, vol. 23(4), p. 399-417.

Linné Carl. *L'équilibre de la nature*. Traduit par Bernard Jasmin. Paris : Vrin, 1972.

Liu Y., Cotton J.A., Shen B., Han X., Rossiter S.J., Zhang S. (2010). Convergent Sequence Evolution between Echolocating Bats and Dolphins. *Current Biology*, vol. 20(2), R. 53-54.

Loison Laurent (2008). *Les notions de plasticité et d'hérédité chez les néolamarckiens français (1879-1946) : éléments pour une histoire du transformisme en France*. Thèse de doctorat en épistémologie, histoire des sciences et techniques de l'Université de Nantes.

Loison Laurent (2010). *Qu'est-ce que le néo-lamarckisme ? Les biologistes français et la question de l'évolution des espèces*. Paris : Vuibert.

Loisy Alfred (1902). *L'évangile et l'église*. Paris : Alphonse Picard et Fils, Éditeurs.

Laurent Loison (2020). Disentangling Genetic Assimilation from the Baldwin Effect: A Philosophical Perspective. *Paradigmi. Rivista di critica filosofia*, In press. <hal-03018771>

Longo Giuseppe, Montévil Maël (2012). From Physics to Biology by extending Criticality and Symmetry Breakings. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, vol. 106(2), March 2011, p. 340-347.

Longo Giuseppe, Montévil Maël, Pocheville Arnaud (2013). L'incompressible complexité du réel et la construction évolutive du simple. *Complexité-Simplicité*, Collège de France, 2014. <hal-01377260>.

Longo Giuseppe (2017). How Future Depends on Past and Rare Events in Systems of Life. *Foundations of Science*, vol. 23(3), p. 443-474.

Lorenz Edward (1972). Predictability: Does the Flap of a Butterfly's Wing in Brazil set off a Tornado in Texas? Communication donnée pour la 139ème rencontre de l'AAAS (association américaine pour l'avancement des sciences), section des sciences environnementales, le 29 décembre 1972.

Lorenzano Pablo (2006). Fundamental Laws and Laws of Biology. In Gerhard Ernst & Karl-Georg Niebergall [Eds.] *Philosophie der Wissenschaft – Wissenschaft der Philosophie. Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburtstag. Mentis*, p. 129-155.

Lorne Marie-Claude (2004). *Explications fonctionnelles et normativité : analyse de la théorie du rôle causal et des théories étiologiques de la fonction*. Thèse de doctorat en philosophie de l'école des hautes études en sciences sociales.

Losos Jonathan, Jackman Todd R., Larson Allan, de Queiroz Kevin, Rodriguez-Schettino Lourdes (1998). Contingency and Determinism in Replicated Adaptive Radiations of Island Lizards. *Science*, vol. 279, p. 2115-2118.

Losos Jonathan and Thorpe S. Roger (2004). Evolutionary Diversification of Caribbean Anolis Lizards. In Dieckmann U., Doebeli M., Metz J.A.J., Tautz D. [Eds.] *Adaptive Speciation*. Cambridge (UK) : Cambridge University Press, p. 322-344.

Losos Jonathan (2009). *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*. Berkeley (CA): UCP.

Losos Jonathan, Baum David A., Futuyma Douglas J., Hoekstra Hopi E., Lenski Richard E., Moore Allen J., Peichel Catherine L., Schluter Dolph, Whitlock Michael C. [Eds.] (2014). *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton & Oxford: Princeton University Press.

Losos Jonathan (2017). *Improbable destinies. Future, Chance, and the Future of Evolution*. New York (NY): Riverhead Books.

Lotka Alfred J. (1914). An objective standard of the value derived from the principle of evolution. *Journal of Washington Academy of Science*, vol. 4, p. 409-418, p. 447-457.

Lotka Alfred J. (1922a). Contribution to the Energetics of Evolution. *Proceedings of the National Academy of Science*, vol. 8, p. 147-151.

Lotka Alfred J. (1922b). Natural Selection as a Natural Principle. *Proceedings of the National Academy of Science*, vol. 8, p. 151-154.

Lotka Alfred J. (1945). The law of evolution as a maximal principle. *Human Biology*, vol. 17, no. 3, p. 167-194.

Lotsy J.P. (1916). *Evolution by means of hybridization*. La Hague: Martinus Nijhof.

Love Alan Christopher (2005). *Explaining Evolutionary Innovation and Novelty: A Historical and Philosophical Study of Biological Concepts*. PhD dissertation for the degree of Doctor of Philosophy of history and philosophy of science, University of Pittsburgh.

Lovejoy Arthur O. (1936). *The Great Chain of Being. A Study of the History of an Idea*. New-York (NY): Harper & Row Publishers, 1965.

Lovelock James E. et Lynn Margulis (1973). Homeostatic tendencies of the Earth's atmosphere. In Oró J. [Ed.] *Cosmochemical Evolution and the Origins of Life: proceedings of the fourth International Conference on the Origin of Life and the first meeting of the International Society for the Study of the Origin of Life*, Barcelona, June 25-28, 1973, Dordrecht: Springer, 1974, p. 93–103.

Lovelock James E. et Lynn Margulis (1974). Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis. *Tellus*, vol. 26, no 1-2, p. 2–10.

Lovelock James E. (1979). *La terre est un être vivant : L'hypothèse Gaïa*. Traduit par Paul Couturiau et Cristel Rollinat. Paris : Flammarion, 2010.

Lovelock James E. and Whitfield M. (1982). The life span of the biosphere. *Nature*, vol. 296, p. 561–563.

Lovtrup Soren (1987). *Darwinism: The Refutation of a Myth*. London: Croom Helm Ltd.

Löwith Karl (1949). *Histoire du salut. Les présupposés théologiques de la philosophie de l'histoire*. Paris : Gallimard, NRF, 2002.

Luchetta Philippe, Maurel Marie-Christine, Higuët Dominique, Vervoort Michel (2005). *Évolution moléculaire*. Paris : Dunod.

Lucrèce. *De la nature*. Traduction, introduction et notes de Henri Clouard. Paris : Librairie Garnier Frères, GF-Flammarion pour la présente édition, 1964.

Łuksza Marta, Michael Lässig (2014). A Predictive Fitness Model for Influenza. *Nature*, vol. 507, p. 57–61.

Luminet Jean-Pierre (2005). *Astéroïdes : la Terre en danger*. Paris : Le Cherche Midi.

Luminet Jean-Pierre (2017). *Les trous noirs*. Paris : Points Sciences.

Lumley, A., Michalczyk, Ł., Kitson, J. et al. (2015). Sexual selection protects against extinction. *Nature*, vol. 522, p. 470–473.

- Luque Victor J. (2016a). The Principle of Stasis: Why drift is not a Zero-Cause Law. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed Sci.* Vol. 57, p. 71-79. doi: 10.1016/j.shpsc.2016.04.001. Epub 2016 Apr 30.
- Luque Victor J. (2016b). One equation to rule them all: a philosophical analysis of the Price equation. *Biology and Philosophy*. doi:10.1007/s10539-016-9538-y.
- Luque Victor J. (2016c). Drift and Evolutionary Forces: Scrutinizing the Newtonian Analogy. *Theoria*, vol. 31/3, p. 397-410.
- Lush Jay Laurence (1937). *Animal Breeding Plans*. 2nd edition. Ames (IA): The Iowa State College Press, 1943.
- Lidborg Linda H., Catharine Penelope Cross, Lynda G Boothroyd (2022). A meta-analysis of the association between male dimorphism and fitness outcomes in humans. *eLife*, 11:e65031.
- Lyell Charles (1830). *Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface, by reference to causes now in operation* (Vol. 1.). London: John Murray.
- Lynch M. (1990). The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. *Am. Natural.* Vol. 136, pp. 727–741.
- Lynch M. and R. Lande (1993). Evolution and extinction in response to environmental change. In Karieva P., J. Kingsolver and R. Huey. (Eds.) *Biotic interactions and global change*. Sunderland (MA): Sinauer, p. 234-250.
- Lynch M., R. Burger, D. Butcher and W. Gabriel. (1993). Mutational meltdowns in asexual populations. *Journal of Heredity*, vol. 84, p. 339-344.
- Lynch M., Conery J. and Burger R. (1995a). Mutation accumulation and the extinction of small populations. *American Naturalist*, vol. 146(4), p. 489–518.
- Lynch M., Conery J., and Bürger R. (1995b). Mutational meltdowns in sexual populations. *Evolution*. Vol. 49(6), p. 1067-1080.
- Lynch M. (2007). *The origins of genome architecture*. Sunderland (MA): Sinauer.
- Lynch M. (2010). Evolution of the Mutation Rate. *Trends Genet.* Vol. 26(8), p. 345–352.

- Lynch Michael, Matthew S. Ackerman, Jean-Francois Gout, Hongan Long, Way Sung, W. Kelley Thomas and Patricia L. Foster (2016). Genetic drift, selection and the evolution of the mutation rate. *Nature Reviews: Genetics*, vol. 17, p. 704-714.
- MacArthur Robert H. and Levins R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *American Naturalist*, vol. 101, p. 377–385.
- MacArthur Robert H. and Wilson Edward Osborne (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Mach Ernst (1883). *La Mécanique. Exposé historique et critique de son développement*. Trad. fr. de E. Picard, Paris : Librairie scientifique A. Hermann, 1904.
- Machamer P., Darden L., Craver C. F. (2000). Thinking about mechanisms. *Philosophy of Science*, vol. 67(1), p. 1–25.
- Mackie J.L. (1965). Causes and Conditions. *American Philosophical Quarterly*, vol. 12, p. 245–65.
- Maddamsetti Rohan, Philip J. Hatcher, Stephane Cruveiller, Claudine Medigue, Jeffrey E. Barrick, and Richard E. Lenski (2015). Synonymous Genetic Variation in Natural Isolates of *Escherichia coli* Does Not Predict Where Synonymous Substitutions Occur in a Long-Term Experiment. *Mol. Biol. Evol.* Vol. 32(11), p. 2897–2904.
- Maddamsetti Rohan, Philip J. Hatcher, Anna G. Green, Barry L. Williams, Debora S. Marks, and Richard E. Lenski (2017). Core Genes Evolve Rapidly in the Long-Term Evolution Experiment with *Escherichia coli*. *Genome Biol. Evol.* Vol. 9(4), p. 1072–1083.
- Makarieva Anastassia M., Victor G. Gorshkov, Bai-Lian Li, Steven L. Chown, Peter B. Reich, and Valery M. Gavrillov (2008). Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life’s major domains: Evidence for life’s metabolic optimum. *PNAS*, vol. 105(44), p. 16994–16999.
- Malaterre Christophe (2008). *Les origines de la vie : émergence ou explication réductive ?* Thèse de doctorat en philosophie de l’Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.
- Malaterre Christophe (2010). Lifeness Signatures and the Roots of the Tree of Life. *Biology and Philosophy*, vol. 25(4), p. 643-658.

- Malaterre Christophe & Francesca Merlin (2011). L'(in)déterminisme de l'évolution naturelle : quelles origines pour le caractère stochastique de la théorie de l'évolution ? In Thomas Heams, Philippe Huneman, Guillaume Lecointre & Marc Silberstein [dir.] *Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*, chapitre 16, Paris : éditions Matériologiques, p. 537-564.
- Malthus Thomas Robert (1798). *An essay on the principle of population*. London: J. Johnson.
- Manafu Alex (2011). *Emergence and Reduction in Science. A Case Study*. PhD Dissertation for the degree in Doctor of Philosophy. University of Western Ontario.
- Mángano M. Gabriela, Luis A. Buatois, Mark Wilson, and Mary Droser (2016). The Great Ordovician Biodiversification Event (Chapter 4). In M.G. Mángano, L.A. Buatois (Eds.) *The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Topics in Geobiology*, vol. 39, Dordrecht: Springer Science, p. 127-156.
- Mandeville Bernard (1705). *La fable des Abeilles, ou les fripons devenus honnêtes gens*. Londres : Jean Nourse.
- Mani G.S. and Clarke B.C. (1990). Mutational Order: A Major Stochastic Process in Evolution. *Proceedings of the Royal Society of London*, vol. 240, p. 29-37.
- Marc-Aurèle [circa 160-170]. *Pensées pour moi-même*. Traduction et notes par Mario Meunier. Paris : Garnier-Flammarion, 1992.
- Marcel Detienne (1967). *Les Maîtres de Vérité dans la Grèce archaïque*. Paris : Le livre de Poche, 2006.
- Marden J.H., Wolf M.R., Weber K.E. (1997). Aerial performance of *Drosophila melanogaster* from populations selected for upwind flight ability. *The Journal of experimental biology*, vol. 200, (Pt. 21), p. 2747–2755.
- Margulis Lynn (1967). On the Origin of Mitosing cells. *J. Theoret. Biol.* Vol. 14, p. 225-274.
- Margulis L., Walker J.C.G., Ramblerer M. (1976). Reassessment of roles of oxygen and ultraviolet light in Precambrian evolution. *Nature*, vol. 264, p. 620-624.
- Margulis L. and Fester R. [Eds.] (1991). *Symbiosis as a source of evolutionary innovation*. Cambridge (MA): MIT Press.

Margulis Lynn and Sagan Dorian (2003). *Acquiring genomes. A theory of the origin of species*. New York (NY): Basic Books.

Maris Virginie (2006). *La protection de la biodiversité entre science, éthique et politique*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université de Montréal.

Maris Virginie, Philippe Huneman, Audrey Coreau, Sonia Kéfi, Roger Pradel and Vincent Devictor (2017). Predictions in Ecology : Promises, Obstacles and Clarifications. *Oikos*. Vol. 127(2), p. 171-183.

Martens Johannes (2012). *L'évolution des organisations biologiques. Vers une théorie unifiée de la coopération et du conflit*. Thèse de doctorat de philosophie des sciences de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.

Martin Andrew P. and Palumbi Stephen R. (1992). Body Size, Metabolic Rate, Generation Time, and the Molecular Clock. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol. 90 (May 1993), p. 4087-4091.

Martin A. & Orgogozo V. (2013). The loci of repeated evolution: A catalog of genetic hotspots of phenotypic variation. *Evolution*, vol. 67, p. 1235-1250.

Martin P.S. (1984). Prehistoric overkill: the global model. In Martin P.S. and Klein, R.G. [Eds.] *Quaternary extinctions: a prehistoric revolution*. University of Arizona Press, p. 355-403.

Martin P.S. (2005). *Twilight of the Mammoths: Ice Age Extinctions and the Rewilding of America*. Berkeley (CA): University of California Press.

Martins M.J.F., Hunt G., Thompson C.M., Lockwood R., Swaddle J.P., Puckett T.M. (2020). Shifts in sexual dimorphism across a mass extinction in ostracods: implications for sexual selection as a factor in extinction risk. *Proc. R. Soc. B*. Vol. 287.20200730.

Mas Alix, Yvan Lagadeuc, Philippe Vandenkoornhuyse (2020). Reflections on the Predictability of Evolution: Toward a Conceptual Framework. *iScience*, vol. 23, 101736.

Marx Karl (1847). *Misère de la philosophie. Réponse à la philosophie de la misère de M. Proudhon*. Paris : V. Giard & E. Brière, 1896.

Marx Karl et Friedrich Engels (1848). *Le manifeste du parti communiste*. Traduction de Laura Lafargue de 1893. Édition électroniques : classiques des sciences sociales.

- Marx Karl (1894). *Le Capital. Critique de l'économie politique. Livre III. Le procès d'ensemble de la production capitaliste*. Traduction de Mme Cohen-Solal et de M. Gilbert Badia. Paris : Éditions Sociales, 1976.
- Massot Manuel, Jean Clobert, Régis Ferrière (2008). Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology*, vol. 14(3), p. 461-469.
- Masel Joanna and Meredith V. Trotter (2010). Robustness and evolvability. *Trends in Genetics*, vol. 26, no. 9, p. 406-414.
- Matthen M. and Ariew A. (2002). Two ways of thinking about Fitness and Natural Selection. *Journal of Philosophy*, vol. 99, p. 55-83.
- Matthen M. and Ariew A. (2009). Selection and causation. *Philosophy of Science*, vol. 76(2), p. 201–224.
- Matthew William Diller (1939). *Climate and Evolution*. New York (NY): The New York Academy of Sciences. Second Edition, 1950.
- Maudlin T. (2004). Causation, Counterfactuals, and the Third Factor. In J.D. Collins, N. Hall, & L. A. Paul [Eds.] *Causation and counterfactuals*. Cambridge (MA): MIT Press, p. 419-443.
- Maupertuis Pierre Louis Moreau [de] (1742). *Lettre sur la comète*. Édition originale, facsimilé de la BNF.
- May R.M. (1971). Stability in multi-species community models. *Math. Biosci.* Vol. 12, p. 59-79.
- Maynard Smith John (1974). Recombination and the rate of evolution. *Genetics*, vol. 78, p. 299-304.
- Maynard Smith John (1976). What Determines the Rate of Evolution? *The American Naturalist*. Vol. 110, no. 973, p. 331-338.
- Maynard Smith John (1978a). Optimization Theory in Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 9, p. 31-56.
- Maynard Smith John (1978b). *The Evolution of Sex*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Maynard Smith John (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge (UK): University Press.

Maynard Smith John, Burian R., Kauffman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B., Lande R., Raup D., Wolpert L. (1985). Developmental constraints and evolution: A perspective from the mountain lake conference on development and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, vol. 60(3), p. 265-287.

Maynard Smith John (1988). *Did Darwin Get It Right? Essays on Games, Sex and Evolution*. New York (NY): Chapman & Hall, 1992 pour la présente réimpression.

Maynard Smith John (1989). The Causes of Extinction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. Vol. 325, p. 241-252.

Maynard Smith John (1992). Taking a chance on evolution. *The N.Y. Review of Books*, May 14, 1992, p. 34-36.

Maynard Smith John and Eörs Szathmáry (1995). *The Major Transitions in Evolution*. Oxford (UK): Oxford University Press.

Maynard Smith John (1998). *Evolutionary Genetics*. Second Edition. New-York: OUP, 2004.

Mayr Ernst (1940). Speciation phenomena in bird. *American Naturalist*, vol. 74(752), p. 249-278.

Mayr Ernst (1942). *Systematics and the Origin of Species*. New York (NY): Columbia University Press.

Mayr Ernst (1954). Change of genetic environment and evolution. In J.S. Huxley, A.C. Hardy and E.B. Ford [Eds.] *Evolution as a Process*. London: Allen and Unwin, p. 157-180.

Mayr Ernst (1960). The Emergence of Evolutionary Novelty. In Tax S. [Ed.] *Evolution after Darwin*. Vol. I. Chicago: University of Chicago Press, p. 349-380.

Mayr Ernst (1961). Cause and effect in biology. *Science (New Series)*, vol. 134, p. 1501-1506.

Mayr Ernst (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge (MA): Belknap Press of Harvard University Press.

Mayr Ernst (1965). Selection and Directional Evolution. In Mayr E. (1976). *Evolution and the diversity of life*. Cambridge (MA): Harvard University Press, p. 44-52.

Mayr Ernst (1974). Teleological and Teleonomic: A New Analysis. *Boston Studies in the Philosophy of Science*. Vol. XIV, p. 91 -117.

- Mayr Ernst (1982). *Histoire de la biologie. Diversité, évolution et hérédité*. Traduit par Marcel Blanc. Paris : Fayard, 1989.
- Mayr Ernst (1983). How to Carry Out the Adaptationist Program? *American Naturalist*, vol. 121, p. 324–334.
- Mayr Ernst (1988). *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Mayr Ernst (1997a). The Objects of Selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 94(6), p. 2091-2094.
- Mayr Ernst (1997b). *Qu'est-ce que la biologie ?* Traduit par Marcel Blanc. Paris : Fayard, 1998.
- McCulloch Eve S. (2013). Harnessing the Power of Big Data in Biological Research. *BioScience*, vol. 63, no. 9, p. 715-716.
- McGhee George (2011). *Convergent evolution: limited forms most beautiful*. Cambridge (MA): MIT press.
- McGill B., Nekola J. (2010). Mechanisms in macroecology: AWOL or purloined letter? Towards a pragmatic view of mechanism. *Oikos*, vol. 119, p. 591–603.
- McHenry Henry H. (1994). Tempo and mode in human evolution. *Proc. Nati. Acad. Sci. USA*. Vol. 91, p. 6780-6786.
- McLaren Digby Johns (1970). Presidential Address: Time, life, and boundaries. *Journal of Paleontology*, vol. 44, p. 801–815.
- McLaughlin Brian P. (1997). Emergence and Supervenience. *Intellectica*, vol. 25(2), p. 25-43.
- McLeod Norman (1996). K/T redux. *Paleobiology*, vol. 22, p. 311-317.
- McShea Daniel W. (1991). Complexity and Evolution: What everybody Knows. *Biology and Philosophy*, vol. 6, p. 303-324.
- McShea Daniel W. (1994). Mechanisms of large-scale evolutionary trends. *Evolution*, vol. 48, p. 1747-1763.

- McShea Daniel W. (1996a). Complexity and Homoplasy. In Sanderson M. & Hufford L. [Eds.] *Homoplasy: the recurrence of similarity in evolution*. San Diego: Academic Press, p. 207-225.
- McShea Daniel W. (1996b). Metazoan Complexity and Evolution: Is there a Trend? *Evolution*, vol. 50, p. 477-492.
- McShea Daniel W. (1997). Complexity in Evolution: A Skeptical Assessment. *Philosophica*, vol. 59, p. 79-112.
- McShea Daniel W. (2005). The evolution of complexity without natural selection, a possible large-scale trend of the fourth kind. *Paleobiology*, vol. 31(2), p. 146–156.
- McShea Daniel W. and Brandon R.N. (2010). *Biology's First Law. The Tendency for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems*. Chicago: University of Chicago Press.
- Meert Joseph G., Natalia M. Levashova, Mikhail L. Bazhenov, Ed Landing (2016). Rapid changes of magnetic Field polarity in the late Ediacaran: Linking the Cambrian evolutionary radiation and increased UV-B radiation. *Gondwana Research*, volume 34, p. 149-157.
- Meillassoux Quentin (1997). *L'inexistence divine*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1.
- Melott A. *et al.* (2004). Did a Gamma-Ray Burst initiate the late Ordovician mass extinction? *International Journal of Astrobiology*, vol. 3(1), p. 55-61.
- Mendel Johann Gregor (1865). *Versuche über Pflanzen-Hybriden*. Verhandlungen des naturforschenden Vereines, 1865, Band IV. Brünn : Verlage des Vereines, 1866, p. 3-47 de la section des traités.
- Merleau-Ponty Jacques (1974). *Leçons sur la genèse des théories physiques*. Galilée, Ampère, Einstein. Paris : Vrin.
- Merlin Francesca (2009). *Le hasard et les sources de la variation biologique : analyse critique d'une notion multiple*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.
- Merlin Francesca (2010). Evolutionary chance mutation: A defense of the modern synthesis' consensus view. *Philosophy and Theory in Biology*, vo. 2, e103.

- Merlin Francesca (2013). *Mutations et aléas. Le hasard dans la théorie de l'évolution*. Paris: Hermann, Collection « Philosophie ».
- Méthot P.O. (2012). Why do Parasites Harm Their Host? On the Origin and Legacy of Theobald Smith's "Law of Declining Virulence" — 1900-1980. *History and Philosophy of the Life Sciences*, vol. 34(4), p. 561–601.
- Meyer Axel, & Yves Van de Peer (2003). Natural selection merely modified while redundancy created' – Susumu Ohno's idea of the evolutionary importance of gene and genome duplications. *Journal of Structural and Functional Genomics*, vol. 3, pp. vii–i.
- Meyerson Émile (1921). *De l'explication dans les sciences*. Tome 1. Paris : Payot et Cie.
- Michel-Bechet Jacques (2013). *Le critère de démarcation de Karl R. Popper et son applicabilité*. Thèse de doctorat de l'Université Paul Valéry - Montpellier III.
- Michod Richard E. (1999). *Darwinian Dynamics, Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Michod Richard and Roze Denis (2001). Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity. *Heredity*, vol. 86, p. 1-7.
- Milanković Milutin (1930). Mathematische Klimalehre und Astronomische Theorie der Klimaschwankungen. In Köppen W. and R. Geiger [Eds.] *Handbuch der Klimatologie*. band 1, Teil A. Berlin: Gebrüder Borntraeger, p. 1-176.
- Mill John Stuart (1843). *A System of Logic ratiocinative and inductive, being a connected view of the principles of evidence and the method of scientific investigation*. New York: Harper & Brothers, Publishers, Franklin Square, 1882 pour la huitième édition.
- Miller A.I. (1997). Dissecting Global Diversity Patterns: Examples from the Ordovician radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 28, p. 85-104.
- Miller A.I. (2004). The Ordovician Radiation: Toward a new global synthesis. In Webby B.D and Paris F., Droser M.L., Percival I.G. (2004). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New-York (NY): Columbia University Press, p. 380-388.
- Miller G.F. (2000a). Evolution of human music through sexual selection. In Wallin N.L., B. Merker & S. Brown [Eds.] *The origins of music*. Cambridge (MA): MIT Press, p. 329-360.

- Miller G.F. (2000b). Sexual selection for indicators of intelligence. In Bock G., J. Goode, & K. Webb [Eds.] *The nature of intelligence*. Novartis Foundation Symposium, vol. 233. John Wiley, p. 260-275.
- Mills D.R., R.L. Peterson, Sol Spiegelman (1967). An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 58 (1), p. 217–224.
- Mills Susan and Beatty (1979). The propensity interpretation of fitness. *Philosophy of Science*, vol. 46, p. 263–286.
- Millstein Roberta L. (1996). Random Drift and the Omniscient Viewpoint. *Philosophy of Science*, vol. 63, S10–S18.
- Millstein Roberta L. (1997). *The Chances of Evolution: An Analysis of the Roles of Chance in Microevolution and Macroevolution*. Doctoral dissertation. Department of Philosophy, University of Minnesota.
- Millstein Roberta L. (2000a). Is the Evolutionary Process Deterministic or Indeterministic? An Argument for Agnosticism. Presented at the *Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association Vancouver*, Canada, November 2000.
- Millstein Roberta L. (2000b). Chance and Macroevolution. *Philosophy of Science*, vol. 67, p. 603–624.
- Millstein Roberta L. (2002a). Are Random Drift and Natural Selection Conceptually Distinct? *Biology and Philosophy*, vol. 17, p. 33–53.
- Millstein Roberta L. (2002b). How not to Argue for the Indeterminism of Evolution: A look at two Recent Attempts to Settle the Issue. In Hüttemann Andreas [Ed.] *Determinism in Physics and Biology*. Paderborn: Mentis (2003), p. 91-107.
- Millstein Roberta L. (2005). Selection vs. drift: A response to Brandon's reply. *Biology & Philosophy*, vol. 20(1), p. 171–175.
- Millstein Roberta L. (2006). Natural selection as a population-level causal. *British Journal of Philosophy of Science*, vol. 57(4), p. 627-653.

Millstein Roberta L. (2012). Darwin's Explanation of Races by Means of Sexual Selection. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. Volume 43, Issue 3, p. 627-633.

Milot Emmanuel, Francine M. Mayer, Daniel H. Nussey, Mireille Boisvert, Fanie Pelletier, and Denis Réale (2011). Evidence for evolution in response to natural selection in a contemporary human population. *PNAS*, vol. 108, no. 41, p. 17040–17045.

Miquel Paul-Antoine (1996). *Le problème de la nouveauté dans l'évolution du vivant : de l'évolution créatrice de Bergson à la biologie contemporaine*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris X.

Miquel Paul-Antoine (2006). *Heidegger et la physique*. *Noesis*, numéro 9, mis en ligne le 11 juillet 2007.

Miquel Paul-Antoine (2008). *Biologie du XXIème siècle : évolution des concepts fondateurs*. Louvain-la-Neuve & Paris : De Boeck supérieur.

Mitchell Sandra D. (1992). On Pluralism and Competition in Evolutionary Explanations. *Amer. Zool.* Vol. 32, p. 135-144.

Mitchell Sandra D. (2002). Ceteris Paribus—An Inadequate Representation for Biological Contingency. *Erkenntnis*, vol. 57, p. 329-350.

Mivart George (1871). *On the Genesis of Species*. New York (NY): D. Appleton and Company.

Moczek Armin (2008). On the origins of novelty in development and evolution. *BioEssays*, vol. 30, p. 432–447.

Monod Jacques (1970). *Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*. Paris : Seuil.

Montévil Maël, Mossio Matteo. (2015). Biological organisation as closure of constraints. *Journal of Theoretical Biology*, Elsevier, vol. 372, p. 179-191.

Montévil Maël, Mossio M., Pocheville A., Longo G. (2016). Theoretical Principles for Biology: Variation. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, vol. 122, p. 36– 50.

- Mooers Arne, Harvey Paul H. (1994). Metabolic Rate, Generation Time, and the Rate of Molecular Evolution in Birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 3, no. 4, p. 344-350.
- Moran P. (1964). On the non-existence of adaptive topographies. *Ann. Hum. Genet.* Vol. 27, p. 383-393.
- Morange Michel (1994). *Histoire de la biologie moléculaire*. Paris : Éditions La découverte.
- Morange Michel (1998). *La part des gènes*. Paris : Odile Jacob.
- Morange Michel (2000). Georges Canguilhem et la biologie du XXe siècle. In *Revue d'histoire des sciences*, tome 53, n°1, p. 83-106.
- Morange Michel (2003). *La vie expliquée ? 50 ans après la double hélice*. Paris : Odile Jacob.
- Morange Michel (2005). *Les secrets du vivant. Contre la pensée unique en biologie*. Paris : La Découverte.
- Morange Michel (2011a). What Will Result from the Interaction Between Functional and Evolutionary Biology? In Delisle R. [Ed.] *Defining Darwinism: One Hundred and Fifty Years of Debate. Special issue of Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* Vol. 42, pp. 69-74.
- Morange Michel (2011b). *La vie, l'évolution, son histoire*. Paris : Odile Jacob.
- Morange Michel (2015). Commentaire sur l'article d'Ivan Brissaud. *Histoire de la recherche contemporaine*, Tome IV-N°1, p. 80-82.
- Morange Michel (2016). *Une histoire de la biologie*. Paris : Éditions du Seuil.
- Mossio Matteo and Moreno M. (2015). Organisational closure in biological organisms. *Hist. Philos. Life Sci.* Vol. 32(2-3), p. 269-288.
- Morgan Lewis H. (1877). *Ancient Society*. Chicago (IL): Charles H. Kerr & Company.
- Morgan Lloyd Conwy (1923). *Emergent Evolution*. London : William & Norgate, Seconde édition de 1927.
- Mouquet Nicolas *et al.* (2015). Review. Predictive Ecology in a Changing World. *Journal of Applied Ecology*.

- Moxon E.R., Rainey P.B., Nowak M.A., Lenski R. (1994). Adaptive evolution of highly mutable loci in pathogenic bacteria. *Current Biology*, vol. 4, p. 24-33.
- Müller Gerd B. and G.P. Wagner (1991). Novelty in Evolution: Restructuring the Concept. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 22, p. 229–256.
- Müller Gerd B. and S.A. Newman (2005). The Innovation Triad: An EvoDevo Agenda. *Journal of Experimental Zoology*, vol. 304B, p. 487–503.
- Müller Gerd B. (2017). Why an extended evolutionary synthesis is necessary. *Interface Focus*, vol. 7: 20170015. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2017.0015>
- Muller H.J. (1927). Artificial Transmutation of the Gene. *Science*, vol. 66, p. 84-87.
- Muller H.J. (1928), The Effects of X-radiation on Genes and Chromosomes. *Science*, vo. 67, p. 82-83.
- Muller H.J. (1930). Types of Visible Radiations induced in by X-rays in *Drosophila*. *J. Genetics*, vol. 22, p. 299-334.
- Muller H.J. (1932). Some Genetic Aspects of Sex. *American Naturalist*, vol. 66, no. 703, p. 118–138.
- Muller H.J. (1935). *Out of the night: a biologist's view of the future*. New-York: Vanguard Press.
- Muller H.J. (1936). Lettre à Staline. In Glad John (2003). Hermann J. Muller's 1936 Letter to Stalin. *The Mankind Quarterly*, vol. 43(3), p. 305-319.
- Muller H.J. (1950). Our Load of Mutations. *The American Journal of Human Genetics*. Vol 2. No. 2, p. 111-176.
- Muller H.J. (1958). How much is evolution accelerated by sexual reproduction? *Anat. Record*, Vol. 132, p. 480-481.
- Muller H.J. (1959). The Guidance of Human Evolution. Reproduit dans Tax S. (1960) *Evolution after Darwin*. Volume 2. Chicago (IL): University of Chicago Press, p. 423-462.
- Muller H.J. (1964). The Relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research*, vol. I, p. 2-9.

- Murray *et al.* (2018). Population and fertility by age and sex for 195 countries and territories, 1950–2017: a systematic analysis for the Global Burden of Disease Study 2017. *Lancet*, vol. 398, p. 1995–2051.
- Myers Norman and Knoll Andrew H. (2001). The Biotic Crisis and the Future of Evolution. *PNAS*, vol. 98, no. 10, p. 5389-5392.
- Naccache Bernard (1980). *Marx critique de Darwin*. Paris : Vrin.
- Nachman Michael W. and Susan L. Crowell (2000). Estimate of the Mutation Rate per Nucleotide in Humans. *Genetics*, vol. 156, p. 297–304.
- Nagel Ernst (1961). *The Structure of Science*. London: Routledge & Kegan Paul.
- Nagel Thomas (1986). *The View of Nowhere*. Oxford: Oxford University Press.
- Nagel Thomas (2012). *Mind and Cosmos*. Oxford: Oxford University Press.
- Neher A. Richard, Russell A. Collin, Shraiman L. Boris (2014). Predicting evolution from the shape of genealogical trees. *Genomics and evolutionary biology*, eLife 2014, 3, p. 1-18.
- Newton Isaac (1687). *Principes mathématiques de la philosophie naturelle*. Traduction par Émilie du Châtelet. Paris : Desaint & Saillant et Lambert, imprimeurs, 1759.
- Nicholson Daniel J. (2018). Reconceptualizing the Organism: From Complex Machine to Flowing Stream. In Nicholson Daniel J. and Dupré John [Eds.] *Everything Flows: Towards a Processual Philosophy of Biology*, chapter 7, p. 139-166. Oxford : Oxford University Press.
- Nicoglou Antonine (2011). La plasticité phénotypique : de la microévolution à la macroévolution. In Heams Thomas, Philippe Huneman, Guillaume Lecointre & Marc Silberstein [dir.] *Les Mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*. Paris : éditions Matériologiques, p. 489-532 (le chapitre 15).
- Nicoglou Antonine (2013). *La plasticité du vivant : histoire du concept et enjeux pour la biologie*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.
- Nicoglou Antonine (2014). Phenotypic plasticity: From Microevolution to Macroevolution. In Heams Thomas & Huneman Philippe & Lecointre Guillaume & Silberstein Marc [Eds.] *Handbook of evolutionary Thinking in The Sciences*. Springer, p. 285-318.
- Nield Ted (2009). *Supercontinent: Ten Billion Years in the Life of Our Planet*. Harvard University Press.

- Noble Dennis (2012). A Theory of Biological Relativity: no Privileged Level of Causation. *Interface Focus*. Vol. 2, p. 55–64.
- Noble Dennis (2017). Evolution viewed from physics, physiology and medicine. *Interface Focus*. DOI: 10.1098/rsfs.2016.0159.
- Nordbottena Jan Martin and Stenseth Nils C. (2016). Asymmetric Ecological Conditions Favor Red-Queen type of continued evolution over stasis. *PNAS*. vol. 113, no. 7, p. 1847–1852.
- Nosil Patrick and Schluter Dolph (2011). The Genes Underlying the Process of Speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 26, no. 4, p. 160-167.
- Nothel H. (1987). Adaptation of *Drosophila melanogaster* populations to high mutation pressure: evolutionary readjustment of mutation rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, vol. 84, p. 1045-1049.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W. (2003). *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton (UK): Princeton University Press.
- Odum Eugene P. & Odum Howard T. (1953). *Fundamentals of Ecology*, 2nd Edition. Philadelphia and London: W.B. Saunders Company.
- Odum H.T. (1963). Limits of remote ecosystems containing man. *The American Biology Teacher*, vol. 25, no. 6, p. 429–443.
- Odum H.T. (1970). Energy Values of Water Sources. In 19th Southern Water Resources and Pollution Control Conference.
- Odum H.T. (1971). *Environment, power, and society*. New York (NY): John Wiley and Sons.
- Odum H.T. (1978). Energy Quality and the Environment. In M.W. Gilliland [Ed.] *Energy Analysis: A New Public Policy Tool. AAA Selected Symposia Series*, Westview Press, Boulder: Colorado.
- Odum H.T. (1983a). *Systems Ecology: An Introduction*. New York (NY): John Wiley and Sons.
- Odum H.T. (1983b). Maximum power and efficiency: a rebuttal. *Ecol. Modelling*, vol. 20, p. 71-82.

Odum H.T. and Pinkerton R.C. (1955). Time's speed regulator: The optimum efficiency for maximum output in physical and biological systems. *Am. Sci.*, vol. 43, p. 331–343.

Oehlenschläger Frank, Manfred Eigen (1997). 30 Years Later – a New Approach to Sol Spiegelman's and Leslie Orgel's in vitro EVOLUTIONARY STUDIES Dedicated to Leslie Orgel on the occasion of his 70th birthday. *Origins of Life and Evolution of Biospheres*, vol. 27 (5/6), p. 437–57.

Ofria Charles & Wilke Claus E. (2004). Avida: A software platform for research in computational evolutionary biology. *Artif. Life*. Vol. 10(2), p. 191-229.

Oh Hye Ji, Dongjin Choi, Chul Jun Goh & Yoonsoo Hahn (2015). Loss of gene function and evolution of human phenotypes. *BMB Rep*. Vol. 48(7), p. 373-379.

Ohno Susumu and Wolf Ulrich, Atkin Niels B. (1968). Evolution from fish to mammals by gene duplication. *Hereditas*, vol. 59-6, p. 169-187.

Ohno Susumu (1970). *Evolution by gene duplication*. New York (NY): Springer-Verlag.

Ohno Susumu (1996). The notion of Cambrian pananimalia genome. *PNAS USA*, vol. 93, p. 8475-8478.

Okasha Samir (2003). Does the Concept of “Clade Selection” Make Sense? *Philosophy of Science*, vol. 70, no. 4, p. 739-751.

Okasha Samir (2006). *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford (UK): Oxford University Press.

Olivier Delphine (2019). *De la prévention à la prédiction. Les errements d'une promesse médicale*. Thèse de doctorat en philosophie de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.

O'Malley Maureen & Powell Russell (2016). Major Problems in Evolutionary Transitions: How a Metabolic Perspective Can Enrich our Understanding of Macroevolution. *Biology & Philosophy*, vol. 31, issue 2, p 159–189.

Oppenheim Paul & Putnam Hilary (1958). Unity of Science as a working hypothesis. Concepts, theories, and the mind-body problem. *Minnesota studies in the philosophy of science*, vol. 2, p. 3-36.

- Orencia M.C., J.S. Yoon, J.E. Ness, W.P. Stemmer, R.C. Stevens (2001). Predicting the Emergence of Antibiotic Resistance by Directed Evolution and Structural analysis. *Nat. Struct. Biol.*, vol. 8(3), p.238-242.
- Orgel L.E. (1979). Selection in vitro. *Proc. Royal Society*, vol. 205, p. 435–442.
- Orgogozo Virginie (2015). Replaying the tape of life in the twenty-first century. *Interface Focus*, vol. 5(6), p. 1-11.
- Orr H.A. (2009). Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics*, vol. 10, p. 531-539.
- Osborn Henry Fairfield (1902). The Law of Adaptive Radiation. *The American Naturalist*, vol. 36, no. 425, p. 353-363.
- Osborn Henry Fairfield (1910). *The Age of Mammals in Europe, Asia and North America*. New York (NY): The Macmillan Company.
- Osborne Colin P. and David J. Beerling (2006). Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C4 plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, vol. 361, no. 1465, p. 173-194.
- Ostwald Wilhelm (1907). *L'énergie*. Traduction française de E. Philippi. Paris : Alcan, 1910.
- Owen R. (1848). *On the archetypes and homologies of the vertebrate skeleton*. London: John Von Voorst.
- Owen R. (1849). *The nature of the limbs*. London: John Von Voorst.
- Pais Abraham (2000). *The Genius of Science: A Portrait Gallery*. Oxford University Press.
- Palmer Adam C. and Roy Kishony (2013). Understanding, Predicting and Manipulating the genotypic evolution of antibiotic resistance. *Nat. Rev. Genet.* Vol. 14(4), p. 243–248.
- Paley William (1802). *Natural Theology: or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity*, Collected from the Appearances of Nature. London: R. Faulder.
- Papadopoulos D., Schneider D., Meier-Eiss J., Arber W., Lenski R., Blot M. (1999). Genomic Evolution during a 10.000-generation experiment with bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sc. USA*, vol. 96, p. 3807-3812.

Parker J., Tsagkogeorga G., Cotton J. et al. (2013). Genome-wide signatures of convergent evolution in echolocating mammals. *Nature*, vol. 502, p. 228–231.

Pascal Blaise. *Œuvres complètes*. Louis Lafuma. Paris : Seuil, L'Intégrale, 1963.

Pasteur Louis (1882). Discours de réception de Louis Pasteur à l'Académie Française du 27 avril 1882. Disponible sur le site de l'Académie avec le lien suivant : <https://www.academie-francaise.fr/discours-de-reception-de-louis-pasteur>

Pattee Howard H. (1973). *Hierarchy Theory: The Challenge of Complex Systems*. New York (NY): George Braziller.

Pau Stephanie, Wolkowich Elizabeth M., Cook Benjamin I., Davies Jonathan T., Kraft Nathan. J. B., Bolmgren Kjell, Betancourt Julio L., Cleland Elsa E. (2011). Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global change biology*, vol. 17, p. 3633-3643.

Pearce Trevor (2012). Convergence and parallelism. *British journal of philosophy of science*, vol. 63, p. 429-448.

Pearson Karl (1900). *The Grammar of Science* (Second Edition). London : Adam & Charles Black.

Pelletier-Thibert Jean (2012). L'errance de Pierre Trémaux au 19e siècle (2e partie). *Annales de l'Académie de Mâcon*. Suppléments au tome 6, travaux de 2012.

Pence Charles H. & Grant Ramsey (2013a). Is Organismic Fitness at the Basis of Evolutionary Theory? *Philosophy of Science*, vol. 82, p. 1081–1091.

Pence Charles H. & Grant Ramsey (2013b). A New Foundation for the Propensity Interpretation of Fitness. *British Journal for the Philosophy of Science*, vol. 64(4), p. 851-881.

Pence Charles H. (2015). Is Genetic Drift a Force? *Synthese* (published online Jan. 30, 2016).

Pérez-Losada M., Arenas M., Galán J. C., Palero F., & González-Candelas F. (2015). Recombination in viruses: mechanisms, methods of study, and evolutionary consequences. *Infection, genetics and evolution: journal of molecular epidemiology and evolutionary genetics in infectious diseases*, vol. 30, p. 296–307.

Perrier Edmond (1879). Le transformisme et les sciences physiques. *Revue scientifique*, 22 mars 1879, 17e année, p. 890-895.

- Perrier Edmond (1888). *Le transformisme*. Paris : J.B. Baillière et Fils.
- Perrier Edmond (1920). *La Terre avant l'histoire. Les origines de la vie et de l'Homme*. Paris : La Renaissance du Livre.
- Pertea Mihaela (2012). The Human Transcriptome: An Unfinished Story. *Genes*, vol. 3, pp. 344-360.
- Peter Benjamin M., Desislava Petkova, and John Novembre (2019). Genetic Landscapes Reveal How Human Genetic Diversity Aligns with Geography. *Mol. Biol. Evol.* Vol. 37(4), p. 943–951.
- Petit Annie (1992). Comte et Littré : les débats autour de la sociologie positiviste. *Communications*, vol. 54. « Les débuts des sciences de l'homme », p. 15-37.
- Pianka E.R. (1970). On r and K selection. *American Naturalist*, vol. 104, p. 592-597.
- Pichot André (1980). *Éléments pour une théorie de la biologie*. Paris : Maloine.
- Pigliucci Massimo (2002). Are Ecology and Evolutionary biology « soft » sciences? *Ann. Zool. Fennici*, vol. 39, p. 87-98.
- Pigliucci Massimo (2007). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, vol. 61(12), p. 2743-2749.
- Pigliucci Massimo (2008a). What, if Anything, Is an Evolutionary Novelty? *Philosophy of Science*, vol. 75, p. 887-898.
- Pigliucci Massimo (2008b). Is Evolvability Evolvable? *Nature Reviews Genetics*, vol. 9, p. 75-82.
- Pigliucci Massimo (2009a). An Extended Synthesis for Evolutionary Biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 1168, p. 218-228.
- Pigliucci Massimo (2009b). The end of Theory in Science? *EMBO Rep.* 2009 Jun, vol. 10(6), p. 534.
- Pigliucci M. and G.B. Müller [Eds.] (2010). *Evolution – the Extended Synthesis*. Cambridge (MA): MIT Press.
- Pimm Stuart L., Russell Gareth J., Gittleman John L., Brooks Thomas L. (1995) The Future of Biodiversity. *Science*, vol. 269, p. 347- 350.

Plate Ludwig (1903). *Über die Bedeutung der Darwinischen Selectionsprinzip und probleme der Artbildung*. Leipzig : Engelmann.

Platon. *Protagoras ou les sophistes*. Traduction, commentaires et notes par Monique Trédé et Paul Demont. Paris : Librairie Générale Française, 1993.

Platon. *Théétète. Parménide*. Traduit par Émile Chambry. Paris : GF-Flammarion, 1967.

Platon. *Timée*. Traduit par Luc Brisson, Paris : GF-Flammarion, 1992.

Platon. *La République*. Traduit par Robert Baccou. Paris : GF-Flammarion, 1966.

Plomin R. and I.J. Deary (2015). Genetics and intelligence differences: five special findings. *Molecular Psychiatry*, vol. 20, p. 98–108.

Pluche Noël-Antoine [Abbé] (1750). *Le spectacle de la nature*. Tome I. Paris : La Veuve Estienne et fils.

Plutynski Anya (2007). Drift: A Historical and Conceptual Overview. *Biological Theory*, vol. 2(2), p. 156-167.

Pocheville Arnaud (2010). *La niche écologique, concepts, modèles, applications*. Thèse de doctorat en sciences de la vie et de la santé, École Normale Supérieure de Paris.

Pocheville Arnaud (2011). La niche écologique : histoire et controverses récentes. In Thomas Heams, Philippe Huneman, Guillaume Lecointre & Marc Silberstein (dir.) *Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*, chapitre 26, Paris : éditions Matériologiques, p. 897-933.

Poe Edgar Allan (1848). *Eureka*. Traduction de Charles Baudelaire. Paris Gallimard, 2019.

Poincaré Henri (1890). Sur le problème des trois corps et les équations de la dynamique. In *Henri Poincaré, l'œuvre scientifique, l'œuvre philosophique*. Paris : Félix Alcan, 1914.

Poincaré Henri (1892). *Les méthodes nouvelles de la mécanique céleste*. Paris : Gauthier-Villars et fils.

Poincaré Henri (1896). *Calcul des probabilités*. Paris : Éditions Jacques Gabay.

Poincaré Henri (1902). *La science et l'hypothèse*. Paris : Ernest Flammarion, 1917.

Poincaré Henri (1908). *Science et méthode*. Paris : Ernest Flammarion.

Polderman Tinca J.C. et Beben Benyamin, Christiaan A de Leeuw, Patrick F Sullivan, Arjen van Bochoven, Peter M Visscher & Danielle Posthuma (2015). Meta-analysis of the heritability of human traits based on fifty years of twin studies. *Nature Genetics*, vol. 47, p. 702-709.

Pomerol Charles, Yves Lagabrielle, Maurice Renard (1965). *Éléments de géologie*. 13^{ème} édition de 2005. Paris : Dunod.

Pontarotti Gaëlle (2017). *Au-delà du tout génétique : une perspective organisationnelle sur l'hérédité biologique et ses implications en biologie de l'évolution*. Thèse de doctorat en Philosophie de l'Université de Paris 1 Panthéon-Sorbonne.

Popper Karl R. (1934). *La logique de la découverte scientifique*. Traduction de Nicolas Thyssen-Rutten et Philippe Devaux, Payot, 1973. Nous utilisons aussi l'édition parue chez Routledge Classics 2002.

Popper Karl R. (1945). *La société ouverte et ses ennemis. Tome 1 : L'ascendant de Platon. Tome 2 : Hegel et Marx*. Traduction de Jacqueline Bernard et Philippe Monod, Paris : éditions du Seuil, 1979

Popper Karl R. (1956). *Misère de l'historicisme*. Traduction d'Hervé Rousseau, révisée par Renée Bouveresse. Paris : Éditions Plon, Collection Agora, 1988.

Popper Karl R. (1963). *Conjectures et réfutations : la croissance du savoir scientifique*. Paris : Payot, 1985.

Popper Karl R. (1972). *La connaissance objective*. Trad. Jean-Jacques Rosat, Paris : Champs Flammarion, 1991.

Popper Karl R. (1974a). *La quête inachevée*. Traduction de Jacques Bouveresse, Paris : Calmann-Lévy, 1981.

Popper Karl R. (1974b). Replies to my Critics. In Shlipp P.A. [ed.] *The Philosophy of Karl Popper. The Library of Living Philosophers*. La Salle (IL): Open Court.

Popper Karl R. (1978). Natural Selection and the Emergence of Mind. *Dialectica*, vol. 32, Fasc. 3-4, p. 339-355.

Popper Karl R. (1982). *Post-scriptum à la logique de la découverte scientifique. Tome II, L'univers irrésolu, Plaidoyer pour l'indéterminisme*. Traduction par Renée Bouveresse. Paris : Hermann, 1984.

Pörtner H.O, Roberts D.C., M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama [Eds.] (2022). *IPCC, 2022: Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge (MA): Cambridge University Press.

Price G.R. (1970). Selection and Covariance. *Nature*, vol. 227, p. 520–521.

Price G.R. (1972a). Extension of Covariance Selection Mathematics. *Annals of Human Genetics*, vol. 35, p. 485-490.

Price G.R. (1972b). Fisher's 'Fundamental Theorem' Made Clear. *Ann. Hum. Genet.* Vol. 36, p. 129-140.

Prigogine Ilya, Nicolis G. and A. Babloyantz (1972). *Thermodynamics of evolution*. *Physics Today*, vol. 25(11), p. 23-28.

Prigogine Ilya (1996). *La fin des certitudes*. Paris : Odile Jacob, 2009.

Pross Addy (2011). Toward a general theory of evolution: extending Darwinian theory to inanimate matter. *J. Sys.Chem.* Vol. 2, p. 1–14.

Protas Meredith, Melissa Conrad, Joshua B. Gross, Clifford Tabin, and Richard Borowsky (2007). Regressive Evolution in the Mexican Cave Tetra, *Astyanax mexicanus*. *Current Biology*, vol. 17, p. 452–454.

Provine William B. (1985). The R. A. Fisher—Sewall Wright Controversy. In *The Founders of Evolutionary Genetics*, Volume 142 of the series Boston Studies in the Philosophy of Science, Springer Netherlands, 1992, p. 201-229.

Provine William B. (1986). *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Chicago (Il): The University of Chicago Press.

Putnam Hilary (1975). What is Mathematical Truth? In *Mathematics, Matter and Method*. Cambridge University Press, p. 60-78.

Qiuming Cheng (2018). Extrapolations of Secular Trends in Magmatic Intensity and Mantle Cooling: Implications for Future Evolution of Plate Tectonics. *Gondwana Research*. Vol. 63, p. 268-273.

Queitsch Christine, Sangster Todd A., Susan Lindquist (2002). Hsp90 as a Capacitor of Phenotypic Variation. *Nature*, vol. 417, p. 618-624.

Queller David (2017). Fundamental Theorems of Evolution. *The American Naturalist*, vol. 189, no. 4, p. 345-353.

Quine Willard Van Orman (1951). Two Dogmas of Empiricism. *The Philosophical Review*, vol. 60, p. 20-43. Reprinted in W.V.O. Quine, *from a Logical Point of View* (Harvard University Press, 1953; second, revised, edition 1961).

Racovski Thibault (2018). *Evolutionary novelty: contribution to a philosophical and historical Investigation*. Dissertation thesis for the degree of Doctor of Philosophy in Philosophy, University of Exeter.

Rainey P.B., & Travisano M. (1998). Adaptive Radiation in a Heterogeneous Environment. *Nature*, vol. 394(6688), p. 69-72.

Rampino Michael & Self Stephen (1992). Volcanic winter and accelerated glaciation following the Toba super-eruption. *Nature*, vol. 359, p. 50-52.

Rampino Michael & Caldeira Ken (1994). The Goldilocks Problem: Climatic Evolution and Long-Term Habitability of Terrestrial Planets. *Annu. Rev. Astronom. Astrophys.* Vol. 32, p. 83-114.

Rampino Michael & Haggerty Bruce M. (1996). The ‘‘Shiva Hypothesis’’: Impacts, Mass Extinctions, and the Galaxy. *Earth, Moon, and Planets*, vol. 72, p. 441-460.

Ramsey G. (2013). Organisms, Traits, and Population Subdivisions: Two Arguments against the Causal Conception of Fitness? *British Journal for the Philosophy of Science*. Vol. 64(3), p. 589-608.

Raoult Didier (2010). *Dépasser Darwin*. Saint-Amand-Montrond : Plon.

Raoult Didier and Koonin Eugene (2012). Microbial genomics challenge Darwin. *Front Cell Infect Microbiol*. Vol. 2, article 127. (2 pages)

- Raup D.M. and Michelson Arnold (1965). Theoretical Morphology of the Coiled Shell. *Science*, vol. 147(3663), p. 1294-1295.
- Raup D.M. (1966). Geometric Analysis of Shell Coiling: General Problems. *Journal Paleontology*, vol. XI, p. 1178-1190.
- Raup D.M. (1979). Size of the Permo-Triassic Bottleneck and its Evolutionary Implications. *Science*, vol. 206, pp. 217-218.
- Raup D.M. (1981). Extinction: Bad Genes or Bad Luck? *Acta Geologica Hispanica. Concept and method in Paleontology*, vol. 16, no. 1-2, p. 25-33.
- Raup D.M. and Sepkoski J.J. Jr. (1984). Periodicity of Extinctions in the Geologic Past. *Proc. Nati. Acad. Sci. USA*, vol. 81, p. 801-805.
- Raup D.M. (1985). Magnetic Reversals and Mass Extinctions. *Nature*, vol. 314, p. 341-343.
- Raup D.M. and Sepkoski J.J. Jr. (1986). Periodic Extinction of Family and Genera. *Science*, vol. 231, p. 833-836.
- Raup D.M. (1991). *Extinctions: Bad genes or bad luck*. New-York: W.W. Norton.
- Raup D.M. (1991). *De l'extinction des espèces. Sur les causes de la disparition des dinosaures et de quelques milliards d'autres*. Traduit par Marcel Blanc, Gallimard, NRF essais, 1993.
- Raup D.M. (1994). The Role of Extinction in Evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 91, p. 6758–6763.
- Raup D.M. (1996). Extinction Models. In Jablonski D., Erwin D.H. and Lipps J.H. [Eds.] *Evolutionary Paleobiology*. Chicago (IL): University of Chicago Press, p. 419-433.
- Ray Thomas S. (1991). Evolution and optimization of digital organisms. In Billingsley K.R. et al. (Eds). *Scientific Excellence in Supercomputing: The IBM 1990 Contest Prize Papers*. Athens (GA): The Baldwin Press (The University of Georgia), p. 489–531.
- Ray Thomas S. (1992). An Approach to the Synthesis of Life. In C. G. Langton, C. Taylor, J. D. Farler and S. Ramsussen [Eds.] *Artificial Life*. Redwood City (CA) : Addison-Wesley, p. 371-408.
- Ray Thomas S. (1994). An evolutionary approach to synthetic biology: Zen and the art of creating life. *Artificial Life*, vol. 1, no. 1 sur 2, p. 195–226.

- Rees Jasmin S., Castellano Sergio, Andrés Aida M. (2020). The genomic of human local adaptation. *Trends Genetics. Cell Press Reviews*, vol. 36(6), p. 415-428.
- Reeve H.K., Sherman P. (1993). Adaptation and the goals of evolutionary research. *Q. Rev. Biol.* Vol. 68, p. 1-32.
- Reeve H.K., Hölldobler B. (2007). The emergence of a superorganism through intergroup competition. *PNAS*, vol. 104(23), p. 9736-9740.
- Reichenbach Hans (1938). *Experience and Prediction. An Analysis of the Foundations and Structure of Science*. Chicago (Il): University of Chicago Press. Réimprimé pour Phoenix Books, 1961.
- Reichenbach Hans (1947). *Elements of Symbolic Logic*. New York (NY): Macmillan Co. Traduit en anglais en 1977.
- Reisman K. and Forber P. (2005). Manipulation and the Causes of Evolution. *Philosophy of Science*, vol. 72, p. 1113–1123.
- Régnier Claire *et al.* (2009). Not Knowing, Not Recording, Not Listing: Numerous Unnoticed Mollusk Extinctions. *Conservation Biology*, Vol. 23, No. 5, 1214–1221.
- Régnier Claire *et al.* (2015). Mass extinction in poorly known taxa. *PNAS*, vol. 112, no. 25, p. 7761-7766.
- Rensch Bernhard (1959a). *Homo Sapiens von Tier zum Halbgott*. Göttingen: Vandenhoeck.
- Rensch Bernhard (1959b). *Evolution above the Species Level*. New York (NY): John Wiley & Sons.
- Rensch Bernhard (1960). The Laws of Evolution. In S. Tax [Ed.] *Evolution after Darwin. Vol. I*. Chicago: University of Chicago Press, p. 95-116.
- Rescher Nicolas (1998). *Predicting the Future: An Introduction to the Theory of Forecasting*. Albany (NY): State University of New York Press.
- Reznick David N., Frank H. Shaw, F. Helen Rodd, Ruth G. Shaw (1997). Evaluation of the Rate of Evolution in Natural Populations of Guppies (*Poecilia reticulata*). *Science, New Series*, vol. 275, no. 5308, p. 1934-1937.
- Rice S. (2004). *Evolutionary Theory: mathematical and conceptual foundations*. London (UK): Palgrave.

- Richards Robert J. (1992a). The Structure of Narrative Explanation in History and Science. In Nitecki M., Nitecki D. (eds.) *History and evolution*. New York (NY): State University of New York Press, p. 19-54.
- Richards Robert J. (1992b). *The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Ricklefs Robert E. (1973). *Ecology*. New York & Concord: Chiron Press.
- Ricklefs Robert E. (2003). A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model. *OIKOS*, Vol. 100(1), p. 185-192.
- Ricoeur P. (1991). *Temps et récit, tome 1*. Paris : Seuil.
- Ricqlès Armand de (1997). Les fossiles vivants n'existent pas. *Pour la science. Dossier hors-série « L'évolution »*, Janvier 1997, p. 78-83.
- Ridley Mark (1996). *Evolution. Third Edition*. Cambridge (MA): Blackwell Publishing, 2004.
- Riesch Rüdiger, Plath Martin, Schlupp Ingo, Tobler Michael, Langerhans R. Brian (2014). Colonisation of toxic environments drives predictable life-history evolution in livebearing fishes (Poeciliidae). *Ecology letters*, vol. 17, p. 65-71.
- Robertson A. (1966). A mathematical model of the culling process in dairy cattle. *Anim. Prod.* vol. 7, p. 319-324.
- Robert-Devillers Flavien (1999). *Marx et Darwin*. Mémoire de maîtrise sous la direction d'Étienne Balibar. Université de Paris X Nanterre.
- Robespierre Maximilien. *Pour le bonheur et la liberté, discours*. Choix et présentation par Yannick Bosc, Florence Gauthier et Sophie Wahnich. Paris : La Fabrique, 2000.
- Rohde Klaus (1992). Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos*, vol. 65, Fasc. 3, p. 514-527.
- Rokyta D.R. *et al.* (2005). An empirical test of the mutational landscape model of adaptation using a single-stranded DNA virus. *Nature Genet.* Vol. 37, p. 441–444.
- Roddiier François (2012). *Thermodynamique de l'évolution : un essai de thermo-socio-biologie*. Artignosc-Sur-Verdon : Éditions Paroles.

- Rosa Daniel (1903). *Die progressive reduktion der variabilität und ihre beziehungen zum aussterben und zur entstehung der arten*. Traduit de l'italien par le Dr Heinrich Bosshard. Jena : Gustav Fisher.
- Rose Steven, Lewontin Richard and Kamin Leon J. (1984). *Not in our Genes: Biology, Ideology and Human Nature*. New York (NY): Pantheon Books.
- Rosenberg Alexander (1985) *The Structure of biological Science*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rosenberg Alexander (1994). *Instrumental Biology or the Disunity of Science*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Rosenberg A. & Kaplan D.M. (2005). How to Reconcile Physicalism and Antireductionism about Biology. *Philosophy of Science*, vol. 72, p. 43–68.
- Rosenberg A. & Bouchard F. (2005). Matthen and Ariew's obituary for fitness: reports of death have been greatly exaggerated. *Biology and Philosophy*, vol. 20, p. 343-353.
- Rosenheim J. and Tabashnik B. (1991). The influence of generation time on the rate of response to selection. *American Naturalist*, vol. 137, p. 527-541.
- Rosindell James, Hubbell Stephen P., He Fangliang, Harmon Luke J., Etienne S. Rempal (2012). The case for ecological neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 27, no. 4, p. 203-208.
- Ross N. Mitchell, Taylor M. Kilian & David A. D. Evans (2012). Supercontinent cycles and the calculation of absolute palaeolongitude in deep time. *Nature*, vol. 482, p. 208–211.
- Rossoni Daniela M., Ana Paula A. Assis, Norberto P. Giannini & Gabriel Marroig (2017). Intense natural selection preceded the invasion of new adaptive zones during the radiation of New World leaf-nosed bats. *Scientific Reports*, vol. 7, article numéro 11076. DOI:10.1038/s41598-017-08989-6.
- Rostand Jean (1939). *Pensées d'un biologiste*. Paris : Stock.
- Rostand Jean (1953). *Ce que je crois*. Paris : Grasset. Nouvelle édition.
- Rostand Jean (1963). Le destin biologique de l'Homme. *Tiers-Monde*, tome 4, n°13-14, p. 6-23.

- Rotschild L.J. (1999). The Influence of UV Radiation on Protistan Evolution. *J. Eukar. Microbiol.* Vol. 46, p. 548–555.
- Roughgarden Joan (2004). *Evolution's Rainbow: Diversity, Gender, and Sexuality in Nature and People*. Berkeley (CA): University of California Press.
- Roughgarden Joan (2007). Challenging Darwin's Theory of Sexual Selection. *Daedalus*. Vol. 136, no. 2, p. 23-36.
- Roughgarden Joan (2009). *The genial gene: Deconstructing Darwinian Selfishness*. Berkeley: University of California Press.
- Royer Clémence (1862). Préface de la première édition de la traduction française De L'Origine des espèces par sélection naturelle. Titre français : *De l'Origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés*. Paris : Guillaumin & Cie ; Victor Masson et Fils.
- Ruffié Jacques (1993). *Naissance de la médecine prédictive*. Paris : Odile Jacob.
- Ruphy Stéphanie (2013). *Pluralismes scientifiques. Enjeux épistémiques et métaphysiques*. Paris : Hermann.
- Ruse Michael (1970). Are there Laws in Biology? *Australian Journal of Philosophy*, vol. 48, no. 2, p. 234-246.
- Ruse Michael (1975). Darwin's debt to philosophy: an examination of the philosophical ideas of John F. W. Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin theory of evolution. *Studies in history and philosophy of science*, vol. 6, p. 159-181.
- Ruse Michael (1980). Charles Darwin and group selection. *Annals of Science*, vol. 37, p. 615-630.
- Ruse Michael (1982). *Darwinism defended. A guide to the evolution controversies*. Reading (MA): Addison-Wesley.
- Ruse Michael (1996). *Monad to Man: The Concept of Progress in Evolutionary Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Ruse Michael and Travis Joseph [Eds.] (2009). *Evolution. The first four billion years*. Cambridge (MA): The Belknap Press of Harvard University Press.
- Ruse Michael [ed.] (2013). *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*. New-York: Cambridge University Press.

- Russell E.S. (1916). *Form and Function. A contribution to the history of animal morphology*. Westmead (UK): Gregg International Publishers limited, 1982.
- Russell Bertrand (1912). On the Notion of Cause. *Proceedings of the Aristotelian Society, New Series*, vol. 13, p. 1-26.
- Russell Bertrand (1928). *Sceptical Essays. 2nd Edition*. London (UK): Routledge, 2004.
- Russell D., R. Séguin (1982). Reconstruction of the small Cretaceous theropod *Stenonychosaurus inequalis* and a hypothetical dinosauroid. *Syllogeus*, no. 37, p. 1–43.
- Rutherford Suzanne L. & Susan Lindquist (1998). Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature*, vol. 396, p. 336-342.
- Sagan Carl (1973). Ultraviolet selection pressure on the earliest organisms. *J. Theor. Biol.* Vol. 39, p. 195-200.
- Sagan Carl (1977). *The dragons of Eden: Speculations on the Evolution of Human Intelligence*. N.Y. (NY): Random House.
- Sagan Carl (1980). *Cosmos. The Story of Cosmic Evolution, Science and Civilisation*. Abacus, 1983. [Nota bene : la 1^{ère} édition chez Random House s'intitule simplement Cosmos]
- Sagan Carl (2006). *The Varieties of Scientific Experience. A Personal View for the Search of God*. New York (NY): Penguin Book, 2007.
- Saint Augustin (397-401). *Les confessions*. Traduction par Joseph Trabucco. Paris : GF Flammarion.
- Saint Augustin (413-426). *La cité de Dieu*. Tome 1. Paris : Jacques Lecoffre et Cie, 1854.
- Salmon Wesley (1970). Statistical explanation. In Salmon Wesley C. and Richard C. Jeffrey, James G. Greeno (1971). *Statistical explanation & Statistical Relevance*. University of Pittsburgh Press, p. 29-87.
- Salmon Wesley (1984). *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*. Princeton University Press.
- Salverda Merjin L.M., De Visser J. Arjan G.M. (2011a). Evolutionary Genetics: Evolution with a Foresight. *Current Biology*, vol. 21, no. 10, p. 398-400.

Salverda Merjin L.M., Dellus E., Gorter F.A., Debets A.J.M., Van der Oost J., Hoekstra R.F., Tawfik D.S., and de Visser J.A.G.M. (2011b). Initial Mutations Direct Alternative Pathways of Protein Evolution. *PLoS Genet.* 7.

(Von) Salvini-Plawen Luitfried v. and Mayr E. (1977). On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evolutionary Biology*, vol. 10, p. 207-263.

(Von) Salvini-Plawen Luitfried (2008). Photoreception and the polyphyletic evolution of photoreceptors (with special reference to Mollusca). *Amer. Malac. Bull.* Vol. 26, p. 83-100.

Samson R. (2003). Why Evolution is Really Indeterministic. *Synthese*, vol. 136, Issue 2, p. 263–279.

Sankaranarayanan K. (1964). Genetic loads in irradiated populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, vol. 50, p. 131-150.

Sankaranarayanan K. (1965). Further data on the genetic loads in irradiated experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, vol. 52, p. 153-164.

Sanjak J.S., Sidorenko J., Robinson M.R., Thornton K.R., Visscher P.M. (2018). Evidence of directional and stabilizing selection in contemporary humans. *Proc Natl Acad Sci USA*. vol. 115(1), p. 151-156.

Sarraf Matthew Alexandar, Woodley of Menie Michael Anthony, Feltham Colin (2019). *Modernity and Cultural Decline A Biobehavioral Perspective*. London: Palgrave Macmillan.

Sartre Jean-Paul (1942). *L'être et le néant*. Paris : Gallimard, 1976.

Sartre Jean-Paul (1960). *Critique de la raison dialectique*. Paris : Éditions Gallimard.

Schindewolf Otto H. (1954). Über die möglichen Ursachen der grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte. *Neues Jahrbuch für Geologie Paläontologie*, Monatshefte, 1954, p. 457-465.

Schindewolf Otto H. (1963). Neokatastrophismus? *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 1962, vol. 114, p. 430-445.

Schlick Moritz (1930). Le tournant de la philosophie. *Erkenntnis*, vol. 1, p. 4-11. Traduit par Delphine Chapis-Schmitz. In Laugier Sandra et Wagner Pierre [Eds.] (2004). *Philosophie des sciences – Tome 1 : Expériences, théories et méthodes*. Paris : Vrin, p. 177-186.

Schlosshauer Maximilian (2004). Decoherence, the measurement problem, and interpretations of quantum mechanics. *Review of Modern Physics*, vol. 76, no 4, p. 1267-1305.

- Schluter D. (1994). Experimental Evidence that Competition Promotes Divergence in Adaptive Radiation. *Science*, vol. 266, p. 798–801.
- Schluter D. (1996). Adaptive Radiation along Genetic Lines of Least Resistance. *Evolution*, vol. 50, p. 1766–1774.
- Schmalhausen Ivan Ivanovich (1949). *Factors of evolution*. Philadelphia (PA): Blakiston.
- Schopenhauer Arthur (1813). *De la quadruple racine du principe de raison suffisante*. Thèse de doctorat.
- Schopenhauer Arthur (1819). *Le monde comme volonté et comme représentation*. Traduction de la troisième édition de 1859 par A. Burdeau, Paris : PUF, Quadrige, 1966.
- Schrödinger Erwin (1926). An Undulatory Theory of the Mechanics of Atoms and Molecules. *Phys. Rev.*, vol. 28, no. 6, p. 1049-1070.
- Schrödinger Erwin (1936). Indeterminism and free will. *Nature*, vol. 138, no. 3479, p. 13-14.
- Schrödinger Erwin (1944). *What is life?* Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Schulthess T.C., Bauer P., Wedi N.P., Fuhrer O., Hoefler T., & Schär C.M. (2019). Reflecting on the Goal and Baseline for Exascale Computing: A Roadmap Based on Weather and Climate Simulations. *Computing in Science & Engineering*, vol. 21, p. 30-41.
- Schuster Peter (2008). Boltzmann and Evolution: Some Basic Questions of Biology seen with Atomistic Glasses. In Gallavotti Giovanni, Wolfgang L. Reiter, Jakob Yngvason [Eds.] *Boltzmann's Legacy ESI Lectures in Mathematics and Physics*, p. 217-242.
- Scriven M. (1959). Explanation and Prediction in Evolutionary theory. *Science*, vol. 130, no. 3374, p. 477-482.
- Scriven M. (1962). Explanations, Predictions, and Laws. In Feigl H. and G. Maxwell [Eds.] *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, Vol. 3: Scientific Explanation, Space and Time, Minneapolis: University of Minnesota Press, pp. 170-230. Reprinted in Pitt Joseph C. (1988). *Theories of explanation*. Oxford University Press, pp. 51-75.
- Scriven M. (1963). The Temporal Asymmetry of Explanations and Predictions. In S. Baumrin [Ed.] *Delaware Studies in the Philosophy of Science*, vol. 1, p. 97–106.
- Searle J.R. (1980). Minds, brains, and programs. *Behavioral and Brain Sciences*. Vol. 3(3), p. 417- 424.

Selvarajoo Kumar & Tomita Masaru (2013). Physical Laws Shape Biology. *Science*, vol. 339(8), p. 646.

Sepkoski J.J. Jr. (1984). A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity: III. Post-paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, vol. 10, p. 246-267.

Sepkoski J.J. Jr. (1986). Phanerozoic Overview of Mass Extinctions. In Raup D.M., D. Jablonski [Eds.] *Patterns and Processes in the History of Life*. Report of the Dahlem Workshop on Patterns and Processes in the History of Life Berlin 1985, June 16–21, p. 277-295.

Servais Thomas *et al.* (2009). Understanding the Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): Influences of paleogeography, paleoclimate, or paleoecology? *GSA Today*, vol. 19, no. 4/5, doi: 10.1130/GSATG37A.1.

Servigne Pablo et Chapelle Gauthier (2017). *L'entraide, l'autre loi de la jungle*. Paris: Éditions Les Liens qui Libèrent.

Shakespeare William (1603). *Hamlet*. Oxford: Oxford University Press, 1987.

Shakespeare William (1623). *Macbeth*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.

Shanahan T. (2011). Phylogenetic inertia and Darwin's higher law. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, vol. 42, p. 60–68.

Shaviv Nir J., Andreas Prokoph & Veizer Ján (2014). Is the Solar System's Galactic Motion Imprinted in the Phanerozoic Climate? *Scientific Reports*, vol. 4: 6150. DOI: 10.1038/srep06150.

Sheehan P.M. (1977). Species diversity in the phanerozoic, a reflection of labor by systematists? *Paleobiology*. Vol. 3, p. 325-329.

Shefferson Richard P., Mizuta Ryo, Hutchings Michael J. (2017). Predicting Evolution in Response to Climate Change: The Example of Sprouting Probability in Three Dormancy-Prone Orchid Species. *R. Soc. open sci.* Vol. 4, 160647.

Sheldon P.R. (1990). Shaking up evolutionary patterns. *Nature*, vol. 345, p. 772.

Sheldon P.R. (1996). Plus ça change—a model for stasis and evolution in different environments. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, vol. 127, p. 209-227.

- Shimony Abner (1989). The non-Existence of a Principle of Natural Selection. *Biology and Philosophy*, vol. 4(3), p. 255-273.
- Shimony Abner (1990). The Theory of Natural Selection as a Null Theory. *Statistics in Science, Boston Studies in the Philosophy of Science book series*, vol. 122, p. 15-26.
- Sidis William James (1925). *The animate and the inanimate*. Boston (MA): Richard G. Badger, The Gorham Press.
- Simpson G.G. (1944). *Rythme et modalités de l'évolution*. Traduction par Pierre de Saint-Etienne. Paris : Albin Michel, 1950.
- Simpson G.G. (1949). *The Meaning of Evolution: A Study of the History of Life and of its Significance for Man*. New Haven (CT): Yale University Press.
- Simpson G.G. (1949). *L'évolution et sa signification*. Traduction française de A. Ungar-Levillain et F. Bourlière. Paris : Payot, 1951.
- Simpson G.G. (1953a). *The major Features of Evolution*. New-York (NY): Simon and Schuster.
- Simpson G.G. (1953b). The Baldwin Effect. *Evolution*, vol. 7, p. 110–117.
- Simpson G.G. (1963). Biology and the Nature of Science. *Science*, vol. 139, Issue 3550, p. 81-88.
- Simpson G.G. (1964a). The Nonprevalence of Humanoids. *Science*, vol. 143, no. 3608, pp. 770-775.
- Simpson G.G. (1964b). *This View of Life: The World of an Evolutionist*. New York (NY): Harcourt, Brace & World.
- Simpson G.G. (1970). Uniformitarianism. an Inquiry into Principle, Theory, and Method in Geohistory and Biohistory. In M.K. Hecht and W.C. Steere [Eds.] *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky: A supplement to evolutionary biology*. New York (NY): Appleton-Century-Crofts, p. 43–96.
- Skipper Jr. Robert A., Roberta L. Millstein (2005). Thinking about evolutionary mechanisms: natural selection. *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.* Vol.36, p. 327–347.
- Slobodkin L.B. (1964). The strategy of evolution. *Am. Sci.* Vol. 52, p. 342-357.

- Smart J.J.C. (1963). *Philosophy and Scientific Realism*. London: Routledge & Kegan Paul.
- Smith Sheldon (2002). Violated Laws, *Ceteris Paribus* Clauses and Capacities. *Synthese*, vol. 130, p. 235-264.
- Smolin Lee (1992). Did the Universe evolve? *Classical and Quantum Gravity*, vol. 9, p. 173-191.
- Smolin Lee (2006). *Rien ne va plus en physique ! L'échec de la théorie des cordes*. Malakoff: Dunod, 2007.
- Smuts Jan (1926). *Holism and evolution*. London: Macmillan & Co. Seconde édition de 1927.
- Sniegowski P.D., Gerrish P.J., Lenski R.E. (1997). Evolution of high mutation rates in experimental populations of *E. coli*. *Nature*, vol. 387, p. 703-705.
- Sniegowski P.D. & Murphy H.A. (2006). Evolvability. *Current Biology*, vol. 16, R831-834.
- Sober Elliott (1983). Equilibrium explanation. *Philosophica Studies*, vol. 43, p. 201-210.
- Sober Elliott (1984). *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Chicago (IL): University Chicago Press, 1993.
- Sober Elliott (1990). The poverty of pluralism: a reply to Sterelny and Kitcher. *Philos. Sci.* Vol. 87(3), p. 151-158.
- Sober Elliott [ed.] (1994). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. 2nd Edition. Cambridge (MA): MIT Press.
- Sober Elliott (1997). Two Outbreaks of Lawlessness in Recent Philosophy of Biology. *Philosophy of Science*, vol. 64, Supplement. Proceedings of the 1996 Biennial Meetings of the Philosophy of Science Association. Part II: Symposia Papers (Dec. 1997), p. 458-467.
- Sober Elliott and Wilson E.O. (1998). *Unto others*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Sober Elliott (1999). The multiple realizability argument against reductionism. *Philosophy of Science*, vol. 66, p. 542-564.
- Sober Elliott (2001). The Two Faces of Fitness. In R. Singh, C. Krimbas, D. Paul and J. Beatty [Eds.] *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives*, Volume 2. Cambridge (UK): Cambridge University Press, p. 309-321.

Nous citons de l'article consultable sur le site de Joel Velasco à l'adresse suivante :
<http://joelvelasco.net/teaching/167win10/Sober01-twofacesoffitness.pdf>

Sober Elliott and Shapiro L. (2007). Epiphenomenalism: The Dos and the Don'ts. In P. Machamer and G. Wolters [Eds.] *Thinking about Causes: from Greek philosophy to modern physics*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, p. 235–264.

Sober E., Wilson D.S. (2011). Adaptation and natural selection revisited. *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 24, p. 462-468.

Sofonea Mircea (2017). *Évolution de la virulence et infections multiples*. Thèse de doctorat en Evolution des systèmes infectieux de l'Université de Montpellier.

Solé R. (2002). *Modelling macroevolutionary patterns: An ecological perspective*. In M. Lässig & A. Valleriani [Eds.] *Lecture Notes in Physics*, Berlin: Springer, vol. 585, p. 312–337.

Solomon Scott (2016). *Future Human. Inside the Science of Our Continuing Evolution*. London (UK) and New Haven (CT): Yale University Press.

Solomonoff Ray (1997a). The discovery of algorithmic probability. *Journal of computer and system sciences*, vol. 55, p. 73-88.

Solomonoff Ray (1997b). Does Algorithmic Probability Solve the Problem of Induction ?
Oxbridge Research, P.O.B. 400404, Cambridge, Mass. 02140, 1997.

<https://theworld.com/~rjs/isis96.pdf>

Soria-Hernanz David, Omar Fiz-Palacios, John M. Braverman and Matthew B. Hamilton (2008). Reconsidering the generation time hypothesis based on nuclear ribosomal ITS sequence comparisons in annual and perennial angiosperms. *BMC Evolutionary Biology*, vol. 8, p. 344.

Spencer Herbert (1852). The Development Hypothesis. *The Leader*, March 20, 1852.

Spencer Herbert (1857). Progress: Its Law and Cause. *The Westminster Review*, vol. 67.

Spencer Herbert (1862). *Premiers Principes, partie I : L'Inconnaissable*. Paris : Alcan, 1935.

Spencer Herbert (1864). *The principles of Biology (2 Vol.)*. London: Williams & Norgate.

Spengler Oswald (1918-1923). *Le déclin de l'Occident*. Traduction de Mohand Tazerout. Paris : Gallimard, 2021.

Spinoza Baruch (1677). *Éthique*. Traduit par Robert Misrahi, Éditions de L'Éclat, 2005.

Stadler B.M.R., Stadler P.F., Wagner G.P. and Fontana W. (2001). The topology of the possible: formal spaces underlying patterns of evolutionary change. *J. Theor. Biol.* Vol. 213(2), p. 241–274.

Stamos David N. (2001). Quantum Indeterminism and Evolutionary Biology. *Philosophy of Science*, vol. 68, p. 164-184.

Stanley S.M. (1973). An Explanation for Cope's Rule. *Evolution*, vol. 27, p. 1-26.

Stanley S.M. (1975). A Theory of Evolution Above the Species Level. *Proc. Nat. Acad. Sci.* Vol. 72, p. 647-650.

Stayton Christian Tristian. (2006). Testing Hypotheses of Convergence with Multivariate data: Morphological and Functional Convergence among Herbivorous Lizards. *Evolution*, vol. 60(4), p. 824–841.

Stearns S.C. (1976). Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *Q. Rev. Biol.* Vol. 51, pp. 3-47.

Stearns S.C. (1977). The Evolution of Life-History Traits. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* Vol. 8, p. 145-171.

Stearns S.C. (1980). A New View of Life-History Evolution. *Oikos*, vol. 35, p. 266-281.

Stearns S.C. (1985). The Evolution of Sex and the Role of Sex in Evolution. *Experientia*. Vol. 41, no. 10, p. 1231-1235.

Stearns S.C. (1986). Natural Selection and Fitness, Adaptation and Constraint. *Dahlem Konferenzen, Life sciences research project*, vol. 36, p. 23-44.

Stearns S.C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology*, vol. 3, no. 3, p. 259-268.

Stearns S.C. (1992). *The evolution of life histories*. New-York: Oxford University Press.

Stearns S.C. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, vol. 87, p. 476–486.

- Stearns S.C., Kaiser M., Ackermann M., Doebeli M. (2000). The evolution of intrinsic mortality, growth, and reproduction in fruitflies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 97, p. 3309–3313.
- Stebbins L. and F. Ayala (1981). Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science*, vol. 213, p. 967-971.
- Stehli Francis G. and Webb David S. [Eds.] (1985). *The Great American Biotic Interchange*. Springer Science.
- Stenseth Nils C. and Maynard Smith John (1984). Coevolution in Ecosystems: Red Queen Evolution or Stasis. *Evolution*, vol. 38(4), p. 870-880.
- Stephens Christopher (2004). Selection, Drift, and the “Forces” of Evolution. *Philosophy of Science*, vol. 71, p. 550–470.
- Stephens Christopher (2010). Forces and Causes in Evolutionary Theory. *Philosophy of Science*, vol. 77, p. 716-727.
- Stephens Z.D., Lee S.Y., Faghri F., Campbell R.H., Zhai C., Efron M.J. *et al.* (2015). Big Data: Astronomical or Genomical? *PLOS Biol.* Vol. 13(7).
- Sterelny Kim and Kitcher Phillip (1988). The return of the gene. *J. Philos.* Vol. 85, p. 339-361.
- Sterelny Kim and Paul E. Griffiths (1999). *Sex and Death: An Introduction to Philosophy of Biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Stern David L. and Orgogozo Virginie (2008). The Loci of Evolution: How Predictable is genetic evolution? *Evolution*, vol. 62(9), p. 2155-2177.
- Stern David L. and Orgogozo Virginie (2009). Is Genetic Evolution Predictable? *Science*, vol. 323(5915), p. 746-751.
- Stern David L. (2010). *Evolution, Development, and the Predictable Genome*. Greenwood Village (CO): Roberts.
- Stern David L. (2013). The Genetic Causes of Convergent Evolution. *Nature Reviews Genetics*, vol. 14, p. 751-764.
- Stévin Simon (1586). L’art pondénaire ou la statique. In *Les œuvres mathématiques de Simon Stévin*. Vol. IV. Leyde : Bonaventure et Abraham Elsevier, 1634.

Stibel Jeff Morgan (2021). Decreases in Brain Size and Encephalization in Anatomically Modern Humans. *Brain, Behavior and Evolution*. DOI: 10.1159/000519504.

Stokes Jonathan M., Kevin Yang, Kyle Swanson, Wengong Jin, Andres Cubillos-Ruiz, Nina M. Donghia, Craig R. MacNair, Shawn French, Lindsey A. Carfrae, Zohar Bloom-Ackermann, Victoria M. Tran, Anush Chiappino-Pepe, Ahmed H. Badran, Ian W. Andrews, Emma J. Chory, George M. Church, Eric D. Brown, Tommi S. Jaakkola, Regina Barzilay, and James J. Collins (2020). A Deep Learning Approach to Antibiotic Discovery. *Cell*, vol. 180, p. 688–702.

Suess Eduard (1875). *Die Entstehung der Alpen*. Vienne: Wilhelm Braumüller.

Suess Eduard (1885-1901). *La face de la Terre*. Traduit par Emmanuel de Margerie. Paris : Armand Colin, 1897 pour le tome I ; 1900 pour le tome II ; 1902 pour le tome III, 1^{ère} partie, 1911 pour la 2^{ème} partie, 1912 pour la 3^{ème} partie, 1918 pour la 4^{ème} partie.

Sun Tzu. *L'art de la guerre*. Paris : Champs Flammarion, 1972.

Sykes Bryan 2004. *Adam's curse. A future without men*. New York (NY): W.W. Norton & Company.

Sykes Lynn R., Shaw Bruce E., Scholz Christopher H. (1999). Rethinking Earthquake Prediction. *Pure appl. geophys.* Vol. 155, p. 207–232.

Szathmáry Eörs (1995). A classification of replicators and lambda-calculus models of biological organization. *Proc. R. Soc. Lond. B.* Vol. 260, p. 279–286.

Szathmáry Eörs & John Maynard Smith (1995). The Major Transitions in Evolution. *Nature*, vol. 374, p. 227–232.

Taleb Nassim Nicholas (2001). *Foiled By Randomness*. New-York (NY): Texere.

Taleb Nassim Nicholas (2007). *Black Swan*. Random House.

Tassy P. (2020). *L'évolution au Muséum, Albert Gaudry*. Paris : Éditions Matériologiques.

Templeton A.R. (2010). Has human evolution stopped? *Rambam Maimonides Medical Journal*, vol. 1(1): e0006, doi:10.50 41/RMMJ. 10006.

Temin H.M. & Mizutani S. (1970). RNA-dependant DNA polymerase in virions of Rous sarcoma virus. *Nature*, vol. 226, p. 1211-1213.

- Tenaillon O., Taddei F., Radman M., and Matic I. (2001). Second-order selection in bacterial evolution: selection acting on mutation and recombination rates in the course of adaptation. *Research in microbiology*, vol. 152, p. 11-16.
- Teilhard De Chardin Pierre (1955). *Le phénomène humain*. Paris : Seuil, 1956.
- Tilley David Rogers (2004). Howard T. Odum's contribution to the laws of energy. *Ecological Modelling*, vol. 178, p. 121-125.
- Thoday J.M. (1953). Components of fitness. *Symp. Soc. Exp. Bio.* No. 7. p. 96-113.
- Thom René (1991). *Prédire n'est pas expliquer*. Paris : Flammarion, 1993.
- Thomas Jessica A., John J. Welch, Robert Lanfear, and Lindell Bromham (2010). A Generation Time Effect on the Rate of Molecular Evolution in Invertebrates. *Mol. Biol. Evol.* Vol. 27(5), p. 1173–1180.
- [Saint] Thomas D'Aquin. (1266-1273). *La Somme Théologique*. Éditions libre de droit.
- Thompson D'Arcy W. (1917). *On growth and form*. Cambridge (UK): Cambridge University Press, 1942 pour la seconde édition.
- Thomson William [Lord Kelvin]. (1852) On a universal tendency in nature to the dissipation of mechanical energy. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, April 19, 1852, p. 511-514.
- Thomson William [Lord Kelvin]. (1862a). On the Age of the Sun's heat. *Macmillan's Magazine*, Vol. 5 (March 5, 1862), p. 388-393.
- Thomson William [Lord Kelvin]. (1862b). On the Secular Cooling of the Earth. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, Vol. XXIII, pp. 167-169, 1864. Read April 28, 1862.
- Thomson William [Lord Kelvin]. (1866). The “doctrine of uniformity” in geology briefly refuted. *Proc. Royal Soc. Edinburgh*. Vol. 5, p. 512-513.
- Thorne Kip (1994). *Trous noirs et distorsions du temps*. Paris : Flammarion, 1997.
- Thuiller *et al.* (2008). Predicting global impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, vol. 9, p. 137-152.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I. & Araujo, M.B. (2011). Consequences of climate change on the Tree of Life in Europe. *Nature*, vol. 470, p. 531–534.

Toprak E., Veres A., Yildiz S., Pedraza J.M., Chait R., Paulsson J., Kishony R. (2013). Building a morbidostat: an automated continuous-culture device for studying bacterial drug resistance under dynamically sustained drug inhibition. *Nat. Protoc.* Vol. 8(3), p. 555-567.

Tort Patrick (1983). *La pensée hiérarchique et l'évolution*. Paris : Aubier.

Tort Patrick [dir.] (1985). *Misère de la sociobiologie*. Paris : PUF.

Tort Patrick (2008). *L'effet Darwin*. Paris : Seuil, Collection « Science ouverte ».

Toulmin Stephen (1961). *Foresight and understanding. An enquiry into the aims of science*. Bloomington (IN): Indiana University Press.

Touraille Priscille (2005). *Dimorphismes sexuels de taille corporelle : des adaptations meurtrières ? : les modèles de la biologie évolutive et les silences de l'écologie comportementale humaine*. Thèse de doctorat en Ethnologie et anthropologie sociale de l'EHESS.

Touraille Priscille (2008). *Hommes grands, femmes petites : une évolution coûteuse : les régimes de genre comme force sélective de l'adaptation biologique*. Paris : Édition de la maison des sciences de l'Homme.

Toynbee Arnold J. (1934-1961). *A Study of History*. 2nd Edition. London: Oxford University Press.

Travisano Michael, Judith A. Mongold, Albert F. Bennett, Richard E. Lenski (1995a). Experimental Tests of the Roles of Adaptation, Chance, and History in Evolution. *Science, New Series*, vol. 267, Issue 5194, p. 87-90.

Travisano Michael et al. (1995b). Long-Term Experimental Evolution in Escherichia coli. III. Variation Among Replicate Populations in Correlated Responses to Novel Environments. *Evolution*, vol. 49, p. 189-200.

Trémaux Pierre (1865). *Origine et transformations de l'homme et des autres êtres*. Paris : Hachette.

Tresmontant Claude (1966). *Comment se pose aujourd'hui l'existence du problème de Dieu*. Paris : Éditions du Seuil.

Trivers Robert L. (1972). Parental Investment and Sexual Selection. In B. Campbell [Ed.] *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971*. Chicago: Aldine, p. 136–179.

Troitzsch Klaus G. (2009). Not All Explanations Predict Satisfactorily, and Not All Good Predictions Explain. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, vol. 12.

Tshitoyan Vahe, John Dagdelen, Leigh Weston, Alexander Dunn, Ziqin Rong, Olga Kononova, Kristin A. Persson Gerbrand Ceder & Anubhav Jain (2019). Unsupervised word embeddings capture latent knowledge from materials science literature. *Nature*, vol. 571, p. 95-98.

Turing Alan M. (1936). On Computable Numbers, with an Application to the Entscheidungsproblem. *Proceedings of the London Mathematical Society* 1937, p. 220-265.

Turing Alan M. (1952). The Chemical Basis of Morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, vol. 237(641), p. 37–72.

Unsöld Albrecht (1967). *Der Neue Kosmos*. Berlin: Springer.

Urbina, F., Lentzos, F., Invernizzi, C., Ekins S. (2022). Dual use of artificial-intelligence-powered drug discovery. *Nature Machine Intelligence*, vol. 4, p. 189–191.

Valéry Paul (1931). *Regards sur le monde actuel*. Paris : Librairie Stock.

Valiant Leslie (2013). Probably Approximately Correct. Nature's Algorithms for Learning and Prospering in a Complex World. New York (NY): Basic Books. Traduit en Français par Ivan Lavalée : Probablement approximativement correct. Paris : Cassini, 2018.

Von Bertalanffy Ludwig (1949). *Les problèmes de la vie. Essai sur la pensée biologique moderne*. Traduction Michel Deutsch. Paris : Gallimard, 1961.

Van Gulick R. (2001). Reduction, emergence and other options on the mind-body problem: a philosophic overview. *Journal of Consciousness Studies*, vol. 8, p. 1-134.

Van Valen Leigh (1973). A new Evolutionary Law. *Evolutionary Theory*, vol. 1, p. 1-30.

Van Valen Leigh (1976a). Evolution and Energy. *Evolutionary Theory*, vol 1, no. 7, p. 179-229.

Van Valen Leigh (1976b). Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon*, vol. 25, Issue 2-3, p. 233-239.

Van Valen Leigh (1980). Evolution as a Zero-Sum Game of Energy. *Evolutionary Theory*, vol. 4(6), p. 289-300.

- Van Valen Leigh (1989). Three Paradigms of Evolution. *Evolutionary theory*, vol. 9(1), p. 1-17.
- Vavrek M.J. (2016). The Fragmentation of Pangaea and Mesozoic Terrestrial Vertebrate Biodiversity. *Biology Letters*, vol. 12, issue 9. doi: 10.1098/rsbl.2016.0528.
- Vaillant Bertrand (2020). *La philosophie de la vie de Raymond Ruyer*. Thèse de doctorat de philosophie de l'Université Paris 1.
- Vellend M. (2016). *The Theory of Ecological Communities*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Verhulst Pierre-François (1838). Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement. *Correspondance mathématique et physique*, numéro 10, p. 113-121.
- Verhulst Pierre-François (1845). Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouveaux Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, numéro 18, p. 1-42.
- Vermeij G.J. (2004). Ecological avalanches and the two kinds of extinction. *Evolutionary Ecology Research*, vol. 6, p. 315–337.
- Vermeij G.J. (2006). Historical Contingency and the Purported Uniqueness of Evolutionary Innovations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 103(6), p. 1804-1809.
- Vermeij G.J. (2015). Forbidden Phenotypes and the Limits of Evolution. *Interface Focus*. Vol. 5(6).
- Veuille M. (2000). Genetics and the Evolutionary Process. *C. R. Acad. Sci. Paris, Life sciences*, vol. 323, p. 1159-1161.
- Veyne Paul (1971). *Comment on écrit l'histoire*. Paris : Éditions du Seuil.
- Vico Giambattista (1710). *De l'antique sagesse de l'Italie*, Chapitre premier : Du vrai et du faux, in *Œuvres complètes*, traduites par Jules Michelet, Paris : Flammarion, 1894.
- Vico Giambattista (1725). *La science nouvelle*. Traduction de Jules Michelet, in *Œuvres choisies de Vico*. Paris : Librairie Hachette, 1835.
- Visser M.E. (2008). Keeping up with a Warming World; Assessing the Rate of Adaptation to Climate Change. *Proceedings of the royal society B-Biological Sciences*, vol. 275, p. 649-659.

- Vogt Peter (1972). Evidence for Global Synchronism in Mantle Plume Convection, and possible Significance for Geology. *Nature*. Vol. 240, p. 338-342
- Voje Kjetil Lysne, Emanuela Di Martino, and Arthur Porto (2020). Revisiting a Landmark Study System: No Evidence for a Punctuated Mode of Evolution in *Metarrabdotos*. *Am. Nat.* Vol. 195, p. 899–917.
- Voltaire (1753). *Essai sur les mœurs et l'esprit des nations*. Tome I. Paris : Chez Treuttel et Würtz, 1835.
- Voltaire (1772). *Les Cabales*. In *Œuvres complètes*. Paris : Garnier Frères, 1877.
- Von Cramon-Taubadel Noreen (2011). Global Human Mandibular Variation Reflects Differences in Agricultural and Hunter-Gatherer Subsistence Strategies. *PNAS*, vol. 108(49), p. 19546–19551.
- Vorms Marion (2009). *Théories, mode d'emploi ; une perspective cognitive sur l'activité théorique dans les sciences empiriques*. Thèse de doctorat de philosophie de l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.
- Vrba Elisabeth S. (1984). Evolutionary Pattern and Process in the Sister-Group Alcelaphini-Aepycerotini (Mammalia: Bovidae). In Eldredge Niles and Stanley Steven [Eds.] *Living Fossils*. New York: Springer Verlag, p. 62-79.
- Vrba Elisabeth S. & Gould S.J. (1986). The Hierarchical Expansion of Sorting and Selection: Sorting and Selection Cannot be Equated. *Paleobiology*, vol. 12(2), p. 217-228.
- Vuillemin Jules (1984). *Nécessité ou contingence : l'aporie de Diodore et les systèmes philosophiques*. Paris : Éditions de Minuit.
- Wade Michael (1977). An experimental study of group selection. *Evolution*, vol. 131, p. 134-153.
- Wade Michael J. & Goodnight Charles J. (1998). The Theories of Fisher and Wright in the context of metapopulations: when Nature does many Small Experiments. *Evolution*, vol. 52, no. 6, p. 1537-1553.
- Waddington Conrad H. (1942). Canalization of Development and the Inheritance of Acquired Characters. *Nature*, no. 3811, p. 563-565.

- Waddington Conrad H. (1953). Genetic Assimilation of an acquired character. *Evolution*, vol. 7, no. 2, p. 118-126.
- Waddington Conrad H. (1957). *The strategy of the Genes: A Discussion of some Aspects of Theoretical Biology*. London: Allen & Unwin.
- Wagner G.P., Altenberg L. (1996). Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability. *Evolution*, vol. 50(3), p. 967-976.
- Wagner G.P. (2010). The Measurement Theory of Fitness. *Evolution*, vol. 64(5), p. 1358–1376.
- Wagner A. (2005). Robustness, Evolvability, and Neutrality. *FEBS Letters*, vol. 579, p. 1772–1778.
- Wagner A. & Wright J. (2007). Alternative routes and mutational robustness in complex regulatory networks. *Biosystems*, vol. 88 (1-2), p. 163-172.
- Wagner Moritz (1882). *De la formation des espèces par la ségrégation*. Paris : Octave Doin.
- Wahl Lindi M. and Krakauer David C. (1999). Models of Experimental Evolution: The Role of Genetic Chance and Selective Necessity. *Genetics*, vol. 156, p. 1437–1448.
- Wake D.B., G. Roth and M.H. Wake (1983). *On the problem of stasis in organismal evolution*. *J. Theo. Biol.*, vol. 101, p. 211-224.
- Wake D.B. (1991). Homoplasy: The result of natural selection, or evidence of design limitations? *The American Naturalist*, vol. 138, p. 543-567.
- Wake David B. and Vance T. Vredenburg (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *PNAS*, vol. 105, suppl. 1, p. 11466–11473.
- Wallace Alfred Russell (1858). *On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type*. Journal of The Proceedings of the Linnaean Society. August 1858.
- Wallace Alfred Russell (1864). The Origin of Human Races and the Antiquity of Man Deduced from Natural Selection. *Journal of the Anthropological Society of London*. Vol. 2, pp. clviii-clxxxvii.
- Wallace Alfred Russell (1870a). The Measurement of Geological Time. *Nature*, vol. 1, p. 399-401.

- Wallace Alfred Russell (1870b). *Contributions to the Theory of Natural Selection* (2nd Edition). New York (NY): Macmillan and Company, 1871
- Walsh Bruce and Lynch Michael (2018). *Evolution and selection of quantitative traits*. New York (NY): Oxford University Press.
- Walsh D., Lewens T. and Ariew A. (2002). The Trials of Life. *Philosophy of Science*, vol. 69, p. 452–473.
- Walsh D. (2007). The Pomp of Superfluous Causes: The Interpretation of Evolutionary Theory. *Philosophy of Science*, vol. 74(3), p. 281-303.
- Ward Peter (2001). *Future Evolution. An Illuminated History of Life to Come*. New York (NY): Henry Holt & Company.
- Ward Peter (2009). *The Medea Hypothesis. Is life on Earth Ultimately self-destructive?* Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Ward Peter (2018). *Lamarck's revenge. How epigenetics is revolutionizing our understanding of evolution's past and present*. New York (NY): Bloomsbury Publishing.
- Watterson G.A. (1975). On the number of segregating sites in genetical models without recombination. *Theoretical Population Biology*, vol. 7(2), p. 256–276.
- Webby B.D and Paris F., Droser M.L., Percival I.G. [Eds.] (2004). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New-York (NY): Columbia University Press.
- Weber Bruce H. & David J. Depew (1996). Natural selection and self-organization; Dynamical models as clues to a new evolutionary synthesis. *Biology and Philosophy*, vol. 11, p. 33-65.
- Weber K.E. and Diggins L.T. (1990). Increased Selection Response in Larger Populations. II. Selection for Ethanol Vapor Resistance in *Drosophila Melanogaster* at Two Population Sizes. *Genetics*, vol. 125(3), p. 585-597.
- Weber Max (1905). *L'éthique protestante et l'esprit du capitalisme*. Suivi d'un autre essai. Traduit par Jacques Chavy. Paris : Librairie Plon. 1964.
- Weinberg Steven (1992). *Dreams of a Final Theory*. New-York (NY): Pantheon Books.
- Weinberg Steven (1992). *Le rêve d'une théorie ultime*. Traduction de Jean-Paul Mourdon avec la collaboration de Jean Bricmont. Paris : Odile Jacob, 1997.

Weinberg W. (1908). Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahreschriften des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg*, vol. 64, pp. 368- 382. Translated in S. H. Boyer [Ed.] *Papers in Human Genetics*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice-Hall, 1963, p. 4-15.

Weinreich Daniel M., Delaney Nigel F., DePristo Mark A., Hartl Daniel L. (2006). Darwinian Evolution Can Follow Only Very Few Mutational Paths to Fitter Proteins. *Science*, vol. 312, issue 7, p. 111-113.

Weismann August (1889). *Essays upon Heredity and Kindred Problems*. Edward B. Poulton; Selmar Schönland Editors, Oxford Press.

Weismann August (1892). *The germ-plasma: a theory of heredity*. Traduction de 1893 par W. Newton Parker. Thoemmes Press, 2003.

Weismann August (1893). The All-Sufficiency of Natural Selection: A reply to Herbert Spencer *Contemporary Reviews*, vol. 64, p. 309-338, p. 596-610

Welch J. (2017). What's wrong with evolutionary biology? *Biol. Philos.* Vol. 32, p. 263–279.

Weldon Walter Franck Raphael (1893). On Certain Correlated Variations in *Carcinus Mænas*. *Proc. Roy. Soc. London*, vol. 54, p. 318-329.

Wells Herbert George (1895). *La machine à explorer le temps*. Paris : Gallimard, 1972.

Wells Herbert George (1897). The Extinction of Man. In *Certain Personal Matters. A Collection of Material, Mainly Autobiographical*. London (UK): Lawrence & Bullen limited, 1898, p. 172-179.

Wells Herbert George (1920). *The Outline of History*. London (UK): Cassel & Company, 1951 pour la présente édition révisée.

West-Eberhard Mary-Jane (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford (UK) : Oxford University Press.

West-Eberhard Mary-Jane (2005). Phenotypic Accommodation: Adaptive Innovation Due to Developmental Plasticity. *Journal of Experimental Zoology*. (MOL. DEV. EVOL.), vol. 304B, p. 610-618.

Whewell William (1832). Principles of Geology, Charles Lyell, vol. II. *London: Quart. Rev.*, v. 47, p. 103-123.

Whewell William (1837). *The History of Inductive Sciences*. 3 Volumes. London: John W. Parker. [Remarque le troisième volume que nous utilisons est une réédition de 1847].

Whewell William (1840). *The Philosophy of the Inductive Sciences, Founded upon their History*. London: John W. Parker.

Whewell William (1853). *The plurality of worlds*. 2nd Edition. Boston: D. Lothrop & Co.

Whitehead A.N. (1929). *Process and Reality. An Essay in Cosmology*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.

Wichman H.A. Badgett M.R., Scott L.A., Boulianne C.M., Bull J.J. (1999). Different trajectories of parallel evolution during viral adaptation. *Science*, vol. 285, no. 5426, p. 422–424.

Wicken J.S. (1979). The generation of complexity in evolution: a thermodynamic and information-theoretical discussion. *J. Theor. Bio.* Vol. 77, p. 349--365.

Wicken J.S. (1980). A thermodynamic theory of evolution. *J. Theor. Bio.* Vol. 87, p. 9-23.

Wicken J.S. (1983). Entropy, information- and nonequilibrium evolution. *Syst. Zool.* 32, p. 438-443.

Wignall P.B. (2001). Large Igneous Provinces and Mass Extinctions. *Earth-Science Reviews*, vol. 53, Issues 1–2, p. 1-33.

Wilkins John S. and Nelson Gareth J. (2008) Trémaux on species: A theory of allopatric speciation (and punctuated equilibrium) before Wagner. *History and Philosophy of the Life Sciences*, vol. 30, no. 2, p. 179-205.

Wilkins John F. and Godfrey-Smith Peter (2009). Adaptationism and the Adaptative Landscape. *Biol. Philos.* Vol. 24, p. 199-214.

Williams George C. (1957). Pleiotropy, Natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, vol. 11, p. 398-411.

Williams George C. (1966). *Adaptation and Natural Selection. A Critique of some Current Evolutionary Thought*. Princeton (NJ): Princeton University Press, 1996.

Williams George C. (1992). *Natural Selection: Domains, Levels and Challenges*. New-York (NY): Oxford University Press.

- Williams M.B. (1970). Deducing the Consequences of Evolution: A Mathematical Model. *J. Theoret. Biol.* Vol. 29, p. 343-385.
- Williams M.B. (1973). Falsifiable Predictions of Evolutionary Theory. *Philosophy of Science*, vol. 40(4), p. 518-537.
- Williams M.B. (1980). Similarities and Differences between Evolutionary Theory and the Theories of Physics. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. 1980, Volume Two: Symposia and Invited Papers, p. 385-396.
- Williams M.B. (1982). The importance of prediction testing in evolutionary theory. *Erkenntnis*, vol. 17, Issue 3, p. 291-306.
- Williston S.W. (1914). *Water reptiles of the past and present*. Chicago (IL): Chicago University Press.
- Wilson David Sloan & Wilson Edward Osborne (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, vol. 82(4), p. 327-348.
- Wilson Edward Osborne (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge (MA): Belknap Press of Harvard University Press, 1998 pour la 7^{ème} réimpression de la version abrégée qui est celle que nous citons dans le présent travail.
- Wilson Edward Osborne (1984). *Biophilia*. Cambridge: Harvard University Press.
- Wilson Edward Osborne [Ed.] (1988). *Biodiversity*. Washington DC: National Academic Press.
- Wilson Edward Osborne (2002). *The Future of life*. London: Abacus
- Wimsatt W.C. (1987). False models as means to truer theories. In Nitecki M. H. and A. Hoffman [Eds.] *Neutral models in biology*. Oxford: Oxford University Press, p. 23-55.
- Windelband Wilhelm (1894). Geschichte und Naturwissenschaft. Rectorial Address, Strasbourg, 1894. *History and Theory*, vol 19, no 2. (Feb. 1980), p. 169-185.
- Winegard Timothy C. (2019). *The mosquito: A human history of our deadliest predator*. New York (NY): Dutton.
- Winkelmann Ricarda, Anders Levermann, Andy Ridgwell et Ken Caldeira (2015). Combustion of available fossil fuel resources sufficient to eliminate the Antarctic Ice Sheet. *Science Advances*, 2015, vol. 1, no 8.

- Wittgenstein Ludwig (1921). *Tractatus logico-philosophicus*. Paris : Gallimard. Collection Tel, 1993.
- Wittgenstein Ludwig (1953). *Recherches philosophiques*. Paris : Gallimard. Collection Tel, 2005.
- Woese C.R. (2002). On the evolution of cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* Vol. 99, p. 8742–8747.
- Wood R.J., Burke J.M. & Rieseberg L.H. (2005). Parallel genotypic adaptation: When evolution repeats itself. *Genetica*, vol. 123, p. 157-170.
- Woodburne Michael O. (2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *J. Mammal. Evol.* Vol. 17, p. 245–264.
- Woodward J. (2002). There is no such thing as a ceteris paribus law. *Erkenntnis*, vol. 57, p. 303-328.
- Woodward J. (2003). Scientific Explanation. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Fall 2017 Edition), Edward N. Zalta [ed.]
- Wright Chauncey (1870). Limits of Natural Selection. *North American Review*. In Norton C.E. [ed.] (1877). *Philosophical discussions by Chauncey Wright*. New York (NY): Lennox Hill, p. 97-125.
- Wright Sewall (1931). Evolution in Mendelian Populations. *Genetics*, vol. 16, p. 97-159.
- Wright Sewall (1932). The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding, and Selection in Evolution. *Proc. Sixth. Int. Congr. Gen.* Vol. 1, p. 356-366.
- Wright Sewall (1935a). Evolution of populations in approximate equilibrium. *J. Genet.* Vol. 30, p. 257-266.
- Wright Sewall (1935b). The Emergence of Novelty: A review of Lloyd Morgan's ‘Emergent’ Theory of Evolution. *Journal of Heredity*, vol. 26(9), p. 369–373.
- Wright Sewall (1937). The distribution of gene frequencies in populations of polyploids. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* Vol. 23, p. 307-320.
- Wright Sewall (1941). The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. In Huxley Julian [ed.] *The New Systematics*. Oxford (UK): Clarendon Press, 1971, p. 161-183.

- Wright Sewall (1964). *Biology and the Philosophy of Science*. *The Monist*, vol. 48(2), p. 265-288.
- Wright Sewall (1967). Comments on the preliminary working papers of Eden and Waddington. In P.S. Moorehead and M.M. Kaplan [Eds.] *Mathematical Challenges to the Neodarwinian interpretation of Evolution*. Philadelphia (PA): Wistar Institute Press: Monograph 5.
- Wright Sewall (1969-1978). *Evolution and Genetics of Population. A Treatise in Four Volumes*. Chicago (IL): UCP.
- Wright Sewall (1980). Genic and Organismic Selection. *Evolution*, vol. 34, no. 5, p. 825-843.
- Wright Sewall (1982). The Shifting Balance Theory and Macroevolution. *Ann. Rev. Genet.* Vol. 16, p. 1-19.
- Wynne-Edwards Vero Copner (1962). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh (UK): Oliver & Boyd.
- Yedid G. & Bell G. (2001). Microevolution in an electronic microcosm. *Am. Nat.* 157, p. 465–487.
- Yedid G. & Bell G. (2002). Macroevolution Simulated with Autonomously Replicating Computer Programs. *Nature*, vol. 420, p. 810–812.
- Yedid G., Ofria C.A. & Lenski R.E. (2008). Historical and Contingent Factors Affect Re-Evolution of a Complex Feature Lost during Mass Extinction in Communities of Digital Organisms. *J. Evol. Biol.* Vol. 21, p. 1335–1357.
- Yedid G., Ofria C.A. & Lenski R.E. (2009). Selective Press Extinctions, but not Random Pulse Extinctions, cause Delayed Ecological Recovery in Communities of Digital Organisms. *Am. Nat.* vol. 173, p. 139–154.
- Yen P. & Papin J.A. (2017). History of Antibiotic Adaptation Influences Microbial Evolutionary Dynamics during Subsequent Treatment. *PLoS Biol.* Vol. 15(8): e2001586.
- Yoshida M. (2011). Future supercontinent assembled in the northern hemisphere: Insight from a numerical model of mantle convection. *Geophysical Research Abstracts*, vol. 13, EGU2011-2828.

Yoshida M. (2016). Formation of a future supercontinent through plate motion–driven flow coupled with mantle downwelling flow. *Geology*, vol. 44(9), p. 755-758.

Yule Udney (1924). A Mathematical Theory of Evolution, Based on the Conclusions of Dr. J. C. Willis, F.R.S. G. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, vol. 213, p. 21-87.

Zhang R., Peng Z., Li G., Zhang C., Tang Y., et al. (2013). Ongoing Speciation in the Tibetan Plateau *Gymnocypris* Species Complex. *PLoS ONE*, vol. 8(8): e71331.

Zimmer Carl (2013). Bringing Them Back to Life. *National Geographic*, no. 233, p. 33-36.

Sites internet :

Articles et interview en ligne :

Human species 'may split in two'. BBC News. October 17, 2006. Article dans lequel est présentée la spéculation de Oliver Curry de la London School of Economics :

<http://news.bbc.co.uk/2/hi/6057734.stm>

Présentation de Paul Guerpillon sur Marx :

<https://adlc.hypotheses.org/files/2015/02/Marx-lecteur-de-Darwin.pdf>

Interview de Gerald Joyce sur la définition de la vie utilisée par le programme d'exobiologie de la NASA : <https://www.space.com/22210-life-definition-gerald-joyce-interview.html>

Interview par Peter Brannen de Doug Erwin :

Brannen Peter (2017). Earth Is Not in the Midst of a Sixth Mass Extinction. The Atlantic, June 13, 2017.

[Earth Is Not in the Midst of a Sixth Mass Extinction - The Atlantic](#)

Entrées de blogs et pages personnelles d'auteur :

Chauvier Stéphane. Réalisme scientifique et réalisme des universaux.

https://vdrpatrice.pagesperso-orange.fr/Steph_Chauvier.pdf

Coyne Jerry (2014). Will humans become two subspecies ? Evolution is true :

<https://whyevolutionistrue.com/2014/04/12/will-humans-become-two-subspecies/>

Une analyse de la « troisième voie » dans le blog de Joe Felsenstein :

<https://pandasthumb.org/archives/2015/01/the-third-way-o.html>

Une discussion de la « troisième voie » dans le blog de Jerry Coyne :

<https://whyevolutionistrue.com/2015/01/30/a-third-way-of-evolution-i-think-not/>

Site présentant l'œuvre de Faustino Cordon et sur lequel on peut lire des extraits de ses ouvrages :

<https://faustinocordon.org/aportaciones-teoricas/los-limites-de-la-teoria-de-unidades-de-nivel-de-integracion>

Sites de ressources générales :

Site du CNRTL : <https://www.cnrtl.fr/definition/>

Darwin online : <http://darwin-online.org.uk/>

Site du Global Biodiversity Information Facility : <https://www.gbif.org/>

Site Ourworldindata pour l'entrée biodiversity : <https://ourworldindata.org/biodiversity>

Vidéos et documents audios classés par nom de l'intervenant et année de production ou de diffusion :

Extrait d'une interview de Martin Heidegger où il discute du marxisme et du déterminisme :

<https://www.youtube.com/watch?v=pkNhVF3JmCM>

Cours de Monsieur Raymond Aron : « Philosophie et histoire », diffusée par Radio Sorbonne le 16 décembre 1963. Lien du cours :

<https://www.franceculture.fr/emissions/les-conferences-du-soir/raymond-aron-35>

Conférence donnée par James Crow le 3 Novembre 2010 à l'Université du Wisconsin à Madison :

<https://www.pbs.org/video/university-place-the-progress-of-genetics-from-the-1930s-to-today-ep-514/>

Vidéo de l'intervention de Richard Dawkins au centre Culham des sciences :

<https://www.youtube.com/watch?v=xb9-IUal9Ek&t=4440s>

Conférence donnée dans le cadre des Rencontres Exobiologiques pour Doctorants en Février 2015 au Teich. Par Hervé Martin, géologue à l'Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand II.

<https://www.youtube.com/watch?v=5F694ZKN0ao&t=2s>

Vidéo de l'intervention de Laurent Loison à l'occasion des journées d'étude sur la désuétude conceptuelle :

<https://www.youtube.com/watch?v=mEWHehf6MzM>

Autres :

Lien pour le site *quote investigator* à propos d'une fameuse citation d'Edward O. Wilson :

<https://quoteinvestigator.com/2017/04/14/species/>

Site pour s'essayer au jeu de la vie de John Horton Conway et en apprendre plus sur ce jeu :

<https://playgameoflife.com/>

Listes de personnes appartenant au mouvement dit de la « troisième voie », consulté le 6 août 2022 : <https://www.thethirdwayofevolution.com/people>

Page du gouvernement anglais présentant quelques lignes directrices sur les stratégies et la communication autour de la crise du COVID :

https://assets.publishing.service.gov.uk/government/uploads/system/uploads/attachment_data/file/1017129/S1376_SPI-M-O_Consensus_Statement.pdf