

ÉVOLUTION ET DÉVELOPPEMENT : VERS UNE NOUVELLE SYNTHÈSE ?

Vincent Homer
Paris IV, Sorbonne

La théorie contemporaine de l'évolution, ou Synthèse néo-darwinienne, est née dans les années 1930 et 1940. Elle repose sur la génétique des populations et fait du phénomène de l'adaptation son *explanandum* premier et principal (au détriment du problème de la forme), avec l'hypothèse de la sélection naturelle comme instrument théorique et comme réalité biologique primordiale. La plupart des études spécialisées (paléontologie, systématique) ont pu trouver leur place dans la synthèse. Mais l'embryologie est demeurée *terra incognita* pour les néo-darwiniens. Et la provincialisation de l'embryologie (en fait, la quarantaine qui lui est imposée) apparaît d'autant plus irrémédiable qu'elle est assise sur la distinction weismannienne des lignées germinale et somatique : seules intéressent la théorie de l'évolution les variations phénotypiques héritables, si bien que l'on peut comprendre la génétique et donc l'évolution sans chercher à comprendre les mécanismes complexes du développement, conçus comme simples expressions génétiques.

Un des signaux d'une reconquête possible a été fourni par l'article de Gould et Lewontin (1978), « The Spandrels of San Marco », qui faisait une critique des explications adaptationnistes en théorie de l'évolution. Nous emploierons le terme d'adaptationnisme moins pour qualifier une école particulière, se recommandant d'engagements théoriques explicites, que pour désigner la tendance inhérente et principale de la synthèse néo-darwinienne à privilégier l'adaptation comme *explanandum* et, par conséquent, à invoquer la sélection naturelle de préférence à, ou à l'exclusion de, tout autre facteur explicatif, comme la dérive

génétique ou la mutation. Son présupposé majeur est celui d'une sélection naturelle toute-puissante qui aurait *optimisé* la quasi-totalité des caractères.

Le but de l'article de Gould et de Lewontin était précisément de faire voir que seules les explications adaptationnistes sont acceptées en pratique par les biologistes, et qu'en cas de réfutation, c'est encore une hypothèse adaptationniste qui comble la place laissée vacante, quitte à produire le cas échéant des hypothèses *ad hoc*. De cet article est né un espoir du côté des développementalistes et aussi une thématique, celle des *contraintes du développement*. Une définition de la contrainte développementale a été donnée dans un article de synthèse (J. M. Smith *et alii*, 1985) : elle est un biais sur la production de phénotypes variants ou une limitation de la variabilité phénotypique causée par la structure, le caractère, la composition, ou la dynamique du système développemental. Deux sens principaux de contrainte se dégagent de l'article : (1) la prohibition de certains résultats phénotypiques, qui, s'ils existaient, pourraient être soumis à une pression sélective ou demeurer sélectivement neutres ; (2) en un second sens, qui est plus conforme à l'imprédictibilité de la sélection naturelle et qui reçoit l'assentiment des auteurs, la contrainte est comme un biais en faveur de certains produits phénotypiques, qui peuvent alors être non pas optimaux, mais sub-optimaux ; loin de prohiber rigidement des phénotypes, la contrainte développementale favorise et maintient des formes qui ne semblent pas être sélectionnées, et c'est pourquoi on peut dire qu'elle pèse sur la valeur sélective et aussi sur l'efficacité de la sélection naturelle. Les *Bauplane* ou plans corporels, (que l'on reconnaît par exemple dans les membres des vertébrés), par leur remarquable stabilité à travers l'immense variabilité des conditions d'existence, sont régulièrement invoqués comme contre-exemple à la toute-puissance de la sélection naturelle.

La question qui se pose est celle de la place théorique qu'il conviendrait d'accorder aux contraintes du développement dans les explications évolutives. Dans l'état présent de la recherche, les biologistes, même les plus résolument darwiniens, reconnaissent l'influence du développement dans la production phénotypique,

mais ne la jugent pas pour autant pertinente quand il s'agit de désigner les *causes* de l'évolution. En effet, l'idée que le développement puisse fournir des explications causales alternatives aux hypothèses strictement sélectionnistes, si elle satisfait le désir d'éviter un recours mécanique aux scénarios adaptationnistes, ne rencontre qu'un écho encore fragile. Il ne s'agit pas pour nous de nous ériger en juges de paix, entre deux parties qui s'affrontent sous diverses formes depuis des décennies (le débat tout récent entre adaptationnistes et développementalistes n'est qu'une résurgence de la querelle au XIX^e siècle entre structuralistes et fonctionnalistes). Nous voudrions au contraire savoir si une intégration du développement au paradigme néo-darwinien est possible. Cela signifie en première instance que l'on se demande si les développementalistes peuvent avoir voix au chapitre, mais, quand même on montrerait l'intérêt théorique de leurs explications, il resterait à leur allouer leur juste place : car ce n'est pas la même chose de prôner une explication pluraliste (le pluralisme est déjà inscrit dans le paradigme, où jouent la mutation et la dérive génétique, en interaction avec la sélection naturelle ; on pourrait ajouter un nouveau facteur causal, sans induire de bouleversement théorique), et d'établir un rapport de hiérarchie où les contraintes développementales, en vertu de leur ancienneté et de leur puissance d'ordre, précéderaient des mécanismes évolutionnaires de surface, contingents, en quoi consiste la sélection naturelle.

C'est donc la question de la possibilité d'une synthèse de la sélection et du développement que nous posons. Or, pour que les biologistes néo-darwiniens acceptent d'ouvrir la « boîte noire de la biologie du développement », il faut que la théorie de l'évolution basée sur la sélection naturelle et la biologie du développement traitent des mêmes questions. Cela peut vouloir dire deux choses :

a. Que la biologie du développement offre de meilleures réponses à des questions qui se posent dans le paradigme néo-darwinien (pourquoi le trait *t* est-il apparu à tel moment dans une lignée ?) ;

b. Qu'elle fournisse des réponses à des questions qu'il *devrait* se poser (pourquoi le vivant exhibe-t-il, non seulement une grande diversité de formes, mais aussi une telle *unité* ?).

En fait, une espèce de synthèse est déjà en route, sous le nom d'évo-dévo. Animé par des biologistes comme Brian Hall (1999) et Fred Nijhout, ce nouveau programme, très entreprenant, offre un terrain d'accueil commun à l'évolution et au développement : il s'agit de mettre en résonance deux champs, d'éclairer l'un par l'autre. L'attention portée aux mécanismes développementaux permet ainsi de mieux rendre compte de phénomènes évolutifs mal compris, en particulier des faits de macromutation : quand on connaît la direction du développement ontogénique, la reconstruction d'histoires évolutives s'en trouve facilitée. Certains exemples convaincants, comme la comparaison du Tetra cavernicole, poisson aveugle du Mexique, avec l'espèce parente vivant en surface (Robert, 2002), incitent à un nouveau questionnement, où le développement rencontre l'écologie et la génétique des populations.

Pourtant, des difficultés principielles apparaissent. Car, si l'on suit Sober (1984), une explication développementale s'oppose à une explication sélectionniste dans la mesure où elles ont des *contextes de contraste* différents. Prenez une salle de classe de cours préparatoire, tous les élèves présents savent lire : l'explication développementale *additionne* les cas individuels : si tous ces enfants savent lire, c'est que Laetitia, Bruno, Annie, etc., ont appris à lire ; le contexte de contraste contient tous *les autres niveaux possibles de compétence* pour ces mêmes individus ; l'explication sélectionniste, de son côté, manifeste la raison pour laquelle ces enfants, *plutôt que d'autres*, ont été admis dans la salle de classe. Le contexte de contraste, ce sont tous les autres enfants existants. Une autre raison de douter d'une synthèse de la sélection et du développement est que les deux théories traitent d'*objets* différents. Selon une lecture étroite de la biologie du développement, celle-ci ne peut pas éclairer la théorie de l'évolution car le champ de l'explication en biologie évolutive est circonscrit : il y a un *explanandum* seulement là où une variation héritable existe, précisément là où la sélection naturelle trouve à produire ses effets. S'il n'y a pas de variation héritable, l'explication n'est pas requise. Les traits invariables, pour lesquels l'hérabilité n'est pas définie, sont sans intérêt pour l'hypothèse de la sélection naturelle. La

sélection naturelle explique le nombre de soies sur le dos d'une drosophile, mais n'explique pas le dos, qui est traité comme une simple condition d'arrière-plan. Or il est bien vrai que la situation de la biologie du développement est celle d'une théorie de la stase évolutive et des structures communes parmi les *taxa* : elle prétend rendre compte de l'unité et de l'uniformité de la nature. C'est donc sans surprise, pourrait-on dire, qu'elle se voit reléguée.

Nous voulons savoir s'il est nécessaire d'ouvrir la boîte noire du développement pour enrichir ou supplanter les modèles explicatifs néo-darwiniens, et quel type d'intégration est envisageable (une grande unification ou une intégration au cas par cas ?) Pour cela, nous voulons comprendre le sens qu'il faut donner à « contrainte ». D'ores et déjà, nous pouvons dire qu'il y a trois sens possibles (sur l'adaptation, sur la sélection et sur la forme). Cette tripartition va nous servir de fil d'Ariane. Nous démontrons dans la première section que la contrainte de développement ne pèse pas (au sens où elle ne la réduit pas) nécessairement sur l'adaptation entendue comme l'état d'appropriation d'un organisme à son milieu : elle ne pèse en effet directement que sur la forme. La deuxième section établit que la contrainte peut dans certains cas interférer avec la sélection naturelle en suspendant localement son action. Mais cette interférence laisse faussement augurer d'une combinatoire des forces, car contraintes développementales et sélection naturelle ne sont pas des processus physiques de même type. Cette même section explicite les doutes sérieux qu'inspire le programme de refonte du paradigme sur la base de lois de développement « fondamentales », offrant un cadre à l'action de détail de la sélection naturelle. Dans la troisième section, nous faisons valoir *malgré tout* la pertinence des explications développementales pour suppléer aux carences réelles des scénarios sélectionnistes, en particulier dans la prédiction de phénomènes macroévolutifs. Il nous semble ainsi possible de donner corps à l'idée d'une compatibilité des deux régimes explicatifs, encore qu'une pleine intelligence de ces questions nous paraisse devoir passer par une conception statistique et non pas dynamique de la sélection naturelle, ainsi que notre conclusion tâche de le montrer.

1. DES CONTRAINTES SUR L'ADAPTATION ?

La biologie contemporaine accorde à la sélection naturelle le statut d'hypothèse la mieux corroborée dans l'explication des traits phénotypiques. Cela signifie que, dans une écrasante majorité, ces traits doivent leur existence à leur valeur sélective : c'est en effet, selon le schéma standard du néo-darwinisme, en raison de leur *fitness* supérieure *et* de leur *héritabilité* que ces traits se sont fixés. La sélection naturelle directionnelle, en modifiant au fil des générations les fréquences alléliques (« allèle » veut dire la forme d'un gène qu'on peut trouver à un certain locus sur un chromosome) d'une population, porte cette population vers un pic adaptatif, autrement dit vers le sommet d'une surface dont chaque point représente la *fitness* moyenne de la population pour une composition allélique donnée. Cette façon de modéliser l'optimalité permet de rendre visibles et mesurables les écarts entre optimalité et sub-optimalité.

L'exemple de la phyllotaxie est éclairant. Par ce terme, on désigne la disposition des feuilles ou des bractées sur la tige des plantes. Elle sert de terrain de débat aux développementalistes et aux adaptationnistes empiriques, qui soutiennent que l'on peut privilégier sans risque d'erreur les hypothèses sélectionnistes. L'attitude du biologiste adaptationniste est de prendre un pattern phyllotactique et de postuler une adaptation, suivant une démarche de type « ingénierie inverse » (*reverse engineering*), qui reconduit le phénotype observé à des hypothèses fonctionnalistes. On touche ici au trait distinctif du programme de recherche adaptationniste, qui repose sur trois thèses :

T1. La sélection naturelle est ubiquitaire ;

T2. Elle est seule importante ;

T3. Le produit de la sélection naturelle (les organismes) est toujours optimal. C'est cette dernière thèse qui fait la spécificité du programme adaptationniste.

La phyllotaxie hélicoïdale idéale est telle que chaque feuille est entièrement exposée à la lumière, et ne se trouve donc pas dans l'ombre d'une feuille supérieure superposée. Idéal, ce pattern est ce que produirait la sélection agissant seule. L'écart est patent entre

cet idéal et la réalité biologique. Dans la nature, les feuilles sont disposées d'une manière non-adaptative, qui signale une contrainte. Il y a pour chaque espèce de plante un nombre fractionnaire caractéristique, qui est le rapport entre le nombre de feuilles entre deux superpositions exactes (au dénominateur) et le nombre de tours de tige entre ces deux superpositions (au numérateur). À chaque fois, le numérateur et le dénominateur sont deux nombres successifs de la série de Fibonacci : 1, 1, 2, 3, 5, 8, ..., 55, 89, 144... Ce qu'on appelle nombre de Fibonacci d'une espèce, c'est un nombre caractéristique du type 55/89. Le pattern idéal a pour nombre de Fibonacci caractéristique la limite de la série, qui, multipliée par 360° , converge vers la section dorée de $137,5^\circ$. En réalité, on ne trouve rien qui approche ce phénotype idéal. Pire, les nombres les plus élevés dans la série de Fibonacci (par exemple 89/144) sont rares parmi les plantes. Le relevé des phénotypes montre des nombres de Fibonacci bas, qui sont donc très éloignés de la limite de la section dorée, et une constance spécifique de ces nombres, sans occurrence de patterns intermédiaires. Il semble donc que l'on ait affaire à un cas de contrainte sur l'adaptation au sens d'une sub-optimalité. Niklas (1988) a mis en évidence un conservatisme développemental, c'est-à-dire une insensibilité du résultat phénotypique à la variation des conditions écologiques (une « norme de réaction » plate). Et il reconnaît que cette inertie pèse sur l'adaptation. Il remarque toutefois une série de traits indépendants du pattern phyllotactique, comme la transparence du feuillage ou le degré d'inclinaison des feuilles, et constate que la sub-optimalité se trouve compensée par des mécanismes non phyllotactiques. Il en tire une conclusion adaptationniste, à savoir que le phénotype est optimal, *à l'intérieur des contraintes*.

En vérité, il fait un pas de plus, qui est typique. Si une contrainte a été mise en évidence, c'est parce qu'une hypothèse d'optimalité, un modèle idéal, a d'abord été posé. D'où l'idée d'une priorité heuristique du scénario adaptationniste. Non seulement les adaptationnistes ne nient pas la contrainte développementale, mais ils se font forts de la découvrir. En outre, aussitôt reconnue, la contrainte développementale est minimisée. Et cela de deux manières :

1. La contrainte n'est pas jugée définitive, la sélection naturelle a réussi à trouver un chemin de contournement : plutôt que de contrainte, on parlera de *facteur limitatif*. Dès lors, aussi ancrée que puisse être la voie développementale, elle n'est pas admise comme contrainte.

2. L'adaptationniste fait valoir la *relativité explicative*. Le développementaliste n'a pas d'égard pour les conditions écologiques qui règnent autour d'un phénotype : il interroge les formes, afin de comprendre leur engendrement. En un sens, aux yeux d'un adaptationniste, il s'en tient donc à une explication proximale, pour reprendre la distinction de Ernst Mayr (1961) : par opposition à un processus ultime, c'est-à-dire évolutif, l'explication proximale concerne le décodage d'un programme. C'est un cas manifeste de *relativité explicative* : quand l'adaptationniste répond à la question « pourquoi ce trait est-il fixé dans la population ? » (pourquoi a-t-il réussi, par comparaison avec un autre trait possible), le développementaliste répond à la question « pourquoi chacun des individus de cette population présente-t-il ce trait ? » (en vérité, la question est « comment ce trait apparaît-il dans l'ontogénie ? »). Il apparaît alors que l'explication du développementaliste peut être mise entre parenthèses. Les deux n'ont pas la même notion de contrainte, ainsi que le montre Amundson (1998) : pour le développementaliste, la contrainte pèse sur la forme, pour l'adaptationniste, elle pèse (ou doit peser, si toutefois elle est avérée) sur l'adaptation. Or il n'y a pas de relation d'implication entre ces deux formes de contrainte, car une contrainte sur la forme ne suffit pas à contraindre l'adaptation. Il faut dire que ces mécanismes jouent au premier niveau, celui de la production du phénotype, aux côtés des mécanismes génétiques ; au second niveau intervient la sélection naturelle, qui fait le tri entre les variants produits. Ce second niveau est le niveau écologique, où devient pertinente la relation au milieu, à savoir les conditions écologiques et les phénotypes concurrents. Une contrainte sur la forme, autrement dit une délimitation du morphospace, n'occasionne pas nécessairement une contrainte sur l'adaptation. Même, il est théoriquement possible qu'un morphospace obtenu en l'absence de toute pression sélective coïncide partiellement avec les

pics du paysage adaptatif. Cela signifie que des variants contraints au point de vue de la forme peuvent se révéler les mieux adaptés au milieu.

2. DES CONTRAINTES SUR LA SÉLECTION NATURELLE ?

Ce que nous avons dit de l'absence de contrainte sur l'adaptation, ou du moins de l'absence de relation directe entre contrainte sur la forme et contrainte sur l'adaptation, ne doit pas incliner à penser que développement et adaptation ne se croisent nulle part. Absence de contrainte sur le *produit* de la sélection n'implique pas absence de contrainte sur la sélection elle-même. La controverse en 1977 entre Gould et Alcock (1987) sur l'explication à donner de l'orgasme clitoridien chez les femelles primates met ce point en lumière. Pour Gould, il est vain de chercher une explication adaptationniste qui invoquerait un avantage fonctionnel : l'orgasme clitoridien, pour Gould, ne contribue pas à la reproduction, et ne joue pas de rôle adaptatif pour les femelles, indépendamment des mâles. Ce qui contribue directement au succès reproductif (ce qui a la plus haute valeur sélective) est le trait homologue chez le mâle. Pour l'adaptationniste au contraire, un scénario sélectionniste est disponible, qui fait valoir l'accroissement du lien affectif entre la femelle et son partenaire sexuel. Mais aux yeux de Gould, nous avons affaire à un cas de *sélection indirecte* : la sélection naturelle doit être invoquée directement pour rendre compte de la fixation et du maintien du trait chez le mâle, et, invoquée seulement indirectement, chez la femelle. La sélection agit, en promouvant et en maintenant l'orgasme mâle, mais elle est aveugle à ce trait chez la femelle. La distinction établie par Sober entre *selection of* et *selection for*, est ici opérante : le trait chez la femelle a certes été retenu, en quelque sorte fortuitement (*selection of*) mais il n'était pas la cible directe de l'évolution (*selection for*).

C'est bien la sélection naturelle qui est contrainte, au sens de déviée ou suspendue. Mais cela n'implique pas un affaiblissement de sa « force ». En effet, la liaison de traits dans les cas de *pléiotropie* (c'est-à-dire la corrélation de plusieurs traits sur une

même base génétique) est susceptible d'accélérer l'évolution en ce que la sélection peut, en ne visant qu'un seul trait, sélectionner un groupe de traits corrélés qui présentent un avantage adaptatif.

À propos des obstacles à toute synthèse possible (des questions différentes, des objets différents), nous pouvons à présent dire que la partition étanche entre traits invariables, laissés aux développementalistes, et variation héritable, partie réservée des sélectionnistes, ne convainc pas. Et cela parce que les scénarios des deux bords sont concurrents pour les *mêmes* traits à expliquer et pour les *mêmes* questions.

Deux remarques importantes s'imposent, qui sembleraient aller dans le sens d'une intégration du développement dans la Synthèse néo-darwinienne :

1. Le sens de « contrainte » est plus clair quand on le pense en relation à la sélection naturelle. Dans le cas d'une sélection indirecte, la sélection n'est pas freinée ou contrecarrée, mais *suspendue*. Contre la thèse adaptationniste, on peut donc soutenir que la sélection naturelle n'est pas ubiquitaire (thèse 1). Cette relation entre contraintes développementales et sélection ne plaide pas pour un remaniement total du paradigme : elle fait au contraire voir l'intérêt d'une *explication plurifactorielle*. Cela veut dire que les contraintes du développement doivent être prises en compte, mais cela n'implique pas qu'elles doivent l'être toujours ou sur un mode absolu. Il faut envisager une pluralité de scénarios, et un usage circonstancié de la contrainte dans une stratégie explicative.

2. Le développementaliste ne conçoit pas sa contribution comme simplement proximale, mais il envisage de pouvoir participer à la reconstitution d'une étiologie historique. Cela devient plus flagrant encore quand il se mêle des traits les plus constants, comme le membre tétrapode ou le membre de l'urodèle. On peut s'attendre à ce que les explications développementalistes aient une pertinence au sujet des *tendances évolutives*. Le développementaliste fournit des prédictions et des explications macroévolutives. Sur ce point, il empiète manifestement sur le pré carré des explications évolutionnaires car il affirme le caractère processuel de son objet d'étude : car, si la contrainte est un résultat (un trait invariable), elle est aussi un processus, au niveau

individuel de l'organisme, mais aussi sur le long terme, à l'échelle des *taxa* supérieurs et de leur histoire. Cette puissance explicative s'étend même à la spéciation, qui s'explique ainsi sans le recours aux micromutations dont l'hypothèse sélectionniste se contente.

Du point 1) on tire la possibilité apparente d'une explication combinatoire. Si l'on envisage, comme cela est d'usage, la sélection naturelle comme la force principale dans l'évolution, et donc si l'on adopte la conception de la théorie de l'évolution comme une théorie dynamique¹ sur le modèle newtonien, il faut pouvoir assigner une magnitude et une direction aux forces qui interagissent avec la force principale (ici, la sélection naturelle), en conformité avec le modèle combinatoire du parallélogramme des forces. On peut évaluer la contribution causale des forces réputées secondaires comme la mutation, la migration, la dérive génétique, et l'additionner à la force de la sélection naturelle. On aboutit ainsi à prédire un résultat évolutif comme la résultante des forces concourantes, et cela grâce à une loi-conséquence (que fournit la génétique des populations) comparable à la seconde loi de Newton. Néanmoins, le défaut de cette solution pluraliste, appliquée à des reconstitutions étiologiques particulières, tient dans l'absence de mesure quantitative des effets des contraintes développementales. L'interprétation habituelle des situations de sub-optimalité, qui consiste à déduire la présence d'une force interagissant avec la sélection naturelle avec une magnitude égale au gradient de sub-optimalité, n'est pas applicable. Il n'y a pas de sens à parler des effets de forces agissant de manière *indépendante*, et donnant des effets additionnables. Car cela signifie que, par-dessous leur combinaison, les forces agissent séparément, et conservent leurs effets propres (comme si l'on pouvait à tout instant défaire le parallélogramme et imputer à chaque composante sa contribution propre). Or que constate-t-on dans le cas des rapports entre sélection et contraintes ? Si l'on définit l'évolution

¹ C'est le cas de E. Sober (1984) : il distingue dans la théorie newtonienne des lois-sources (qui décrivent les circonstances produisant les forces) et des lois-conséquences (qui décrivent comment les forces, une fois produites, entraînent des changements). De même, la sélection naturelle peut être traitée comme une force dont l'action est décrite par des lois-conséquences à partir d'une situation de répartition inégale de la valeur sélective dans une population.

comme un changement de la composition génétique d'une population, il est assez malaisé de voir l'action d'une prétendue force, car il n'y a pas d'unité de mesure commune à l'aune de laquelle évaluer des contributions : la contrainte développementale agit directement sur des *formes* sans affecter nécessairement des *fréquences alléliques*, tandis que la sélection naturelle agit, de manière certes indirecte, mais dans une direction déterminée et assignable, sur des *fréquences alléliques*. Si l'additivité signifie que l'on peut appliquer une force *puis* l'autre et réciproquement, alors elle n'est pas exemplifiée en l'occurrence. L'ordre n'est pas indifférent : sans contrainte, la sélection naturelle s'applique à un trait homologue, avec la contrainte, elle est tout bonnement suspendue.

Du point 2), on tire l'idée d'une grande unification sous l'autorité des hypothèses développementalistes. Car l'intérêt des embryologistes ne se limite pas au développement des organismes pris individuellement : l'embryologie recherche les mécanismes de développement de l'organisme, en comparant les espèces, et en retraçant les changements dans l'arbre phylogénétique. En ce sens, il est impossible de traiter la biologie du développement comme une science descriptive, cantonnée aux détails de l'ontogenèse des organismes individuels (le bout de la chaîne). Elle prétend prendre sa part aux explications évolutives, en s'appuyant sur des *types* de mécanismes. Alberch et Gale (1983) ont ainsi étudié la perte des doigts dans différentes lignées d'amphibiens. Ils ont pu montrer que plusieurs espèces de grenouilles et de tritons ont perdu des doigts indépendamment et parallèlement. Alors même que leur lien phylogénétique est très éloigné, les auteurs ont reconnu une congruence remarquable dans l'ordre de la perte des éléments. Sur la base de telles études, on assiste à la revivification d'un courant de pensée dont les tenants modernes, les néo-rationalistes², trouvent

² Voir Thomson (1988). Goodwin est un représentant de ce courant, et revendique la filiation de Geoffroy St-Hilaire, Cuvier et Owen. Un exemple classique à l'appui de cette théorie est la démonstration que tout membre tétrapode peut être obtenu par une transformation d'un autre membre tétrapode. Ainsi l'homologie est-elle vue comme une relation d'équivalence sur un ensemble de formes qui partagent un plan structural commun et sont donc transformable les unes dans les autres. Et

insatisfaisante l'hypothèse de la sélection naturelle, impropre à rendre raison de l'unité dans la nature, et trop marquée par le hasard, les contingences de l'environnement. D'où leur insistance sur des lois développementales et sur le caractère universel et nécessaire de contraintes géométriques et logiques, embrassant les régularités morphologiques et les régularités taxonomiques. Dans ce nouveau cadre explicatif, la notion de contrainte cesse de signifier « contrainte sur l'adaptation » ou sur la « sélection naturelle ». Il s'agit avant tout et peut-être uniquement d'une contrainte sur la forme, et aussi sur le développement de cette forme. La situation est *inversée*, ce sont les contraintes du développement qui expliquent le plus fondamental, c'est-à-dire les traits constants. En effet, comme c'est sur un dos préexistant que les soies de la drosophile doivent se développer, le développementaliste pourrait prétendre fournir une explication « plus fondamentale », le sélectionniste se trouvant du coup cantonné aux détails de la morphologie.

Mais face aux explications développementalistes, les adaptationnistes³ répondent que ce ne sont que des contraintes sur la forme, par essence surmontables, et que l'on ne doit accepter comme explication que les contraintes sur l'adaptation. Quand un développementaliste, Wake en l'occurrence, explique la perte d'un cinquième orteil chez la salamandre comme une conséquence de la miniaturisation du corps, Reeve et Sherman demandent si l'on a bien comparé les valeurs sélectives respectives d'une solution à quatre et d'une solution à cinq orteils. Pour eux, il faut avoir préalablement testé tous les scénarios adaptatifs, c'est-à-dire avoir mesuré ou calculé les valeurs sélectives de tous les variants possibles, avant de proposer ce qui constitue une *description*, et non pas une *explication*. L'absence d'un variant peut s'expliquer par une rupture létale de l'embryogenèse, autrement dit par une sélection naturelle au niveau embryonnaire. Voilà ce que Amundson a baptisé la version adaptationniste de la contrainte développementale (une fois qu'un chemin développemental est

cela, sans faire intervenir la notion d'ancêtre commun et de descendance, c'est-à-dire en revenant à une définition pré-darwinienne de l'homologie.

³ Voir le débat Reeve et Sherman contre Wake, dans Amundson 2001.

établi dans une lignée, sera sélectionné le changement qui perturbera le moins possible cette embryogenèse).

Envisager une contrainte structurelle seulement quand toute hypothèse fonctionnelle a échoué : on peut trouver cette position intransigeante. Et cela parce que l'épreuve imposée à l'hypothèse du développementaliste pourrait à bon droit être demandée à l'hypothèse adaptationniste : il n'y a pas de priorité en droit de l'hypothèse adaptationniste. Et en outre, il faut bien voir que la demande est exorbitante, tout simplement parce que les données empiriques manquent (on ne peut pas déterminer si un variant embryonnaire à cinq orteils s'est trouvé en concurrence avec un variant à quatre orteils). Et une perturbation létale est par définition invérifiable, si elle tue l'embryon avant même que la forme en question ne soit produite et, donc, observable.

L'idée d'une grande unification, sous l'autorité de lois développementales, est très prématurée, car on ne reconnaît plus aujourd'hui de lois telles que celle de von Baer (qui pose que les caractères apparaissant les premiers dans l'embryogenèse sont moins sujets à modification et réciproquement). La solution du débat est placée sur le terrain empirique, qui ne donne pas encore de résultats décisifs. Cela ne signifie pas qu'elle soit inaccessible, mais cela rend peu probables les perspectives d'une révolution scientifique, en tout cas à court terme.

3. UNE INTÉGRATION PARTIELLE

L'heure est peut-être venue d'une intégration partielle, pour les phénomènes macroévolutifs en particulier, où la cécité de l'adaptationniste et du néo-darwinien en général aux mécanismes développementaux se révèle préjudiciable. Car il y a bien un point de faiblesse de la synthèse néo-darwinienne. La synthèse néo-darwinienne repose sur une conception génétique du développement, où les gènes commandent le comportement des cellules et déterminent *par instruction* leur rôle et leur place dans la structure d'ensemble de l'organisme : dans cette perspective, les mécanismes de l'embryogenèse ne sont qu'un décodage d'un programme génétique. Or Horder (1989) a montré à propos du

membre des vertébrés que : (i) les mutations génétiques par elles-mêmes causent des variations très rares comparées aux variations effectivement observées (les monstres polydactyles chez la souris) ; (ii) pour un même génome, les formes phénotypiques sont extrêmement diverses (chez la salamandre, on observe à l'intérieur du même individu, donc pour un même génotype, neuf patterns possibles de dissymétrie dans le carpe des membres antérieurs).

Il s'ensuit qu'une explication causale complète ne peut pas s'en tenir à un déroulement d'instructions génétiques. Horder montre l'importance explicative et prédictive de phénomènes purement développementaux. Un point crucial est que la structure n'est pas préformée ou enveloppée sous forme d'instruction dans un ou plusieurs gènes. Les cellules sont au départ non spécialisées, elles sont pluripotentes, ce qui veut dire que si on les transplante, elles réagissent en fonction de leur environnement d'arrivée et non pas de départ. La structure d'un embryon de poulet se construit *graduellement* : ainsi le membre est-il construit pièce par pièce, par ajouts successifs, sur un axe proximo-distal, sur la base du tissu ectodermique. Les cellules terminales réagissent à des signaux locaux, c'est-à-dire en provenance des cellules adjacentes, qui les précèdent immédiatement dans l'ordre proximo-distal. Il s'agit donc d'un processus causal, qui fait intervenir des interactions nombreuses entre régions et structures de l'embryon. Ces interactions sont complexes, mais les conditions de départ sont simples. La synthèse néo-darwinienne est prise en défaut car elle simplifie, afin de les ignorer, les processus de l'embryogenèse.

La synthèse néo-darwinienne, par son aspect « généticiste », ignore ces faits. Ce que nous apprend l'embryogenèse, c'est l'existence de continuités morphogénétiques. Et ces continuités doivent avoir été construites au fil des générations, selon un processus d'ajouts successifs sur des bases existantes. Il ne peut pas être question de redonner vie à la récapitulation de Haeckel (qui pose que l'embryon d'une espèce donnée récapitule les formes adultes des espèces ancêtres, afin d'expliquer par exemple la présence de branchies dans l'embryon humain), contre laquelle on ne manque pas d'arguments (par exemple, on sait qu'il y a des structures récentes sur un plan évolutif qui apparaissent tôt dans le

développement, comme le placenta). Suivant l'exemple de la formation de l'œil, on peut dire que *l'embryogenèse répète la phylogenèse dans les situations où les processus embryologiques se produisent selon une continuité causale parce que les conditions évolutives qui ont présidé à la constitution de cette séquence ont dû se produire par une séquence de modifications continues*. À chaque étape, l'ensemble de l'embryon est fonctionnellement intégré, en raison précisément de la continuité des processus. Et on peut supposer que chaque étape peut avoir présenté un avantage sélectif. On note donc que l'hypothèse de la sélection naturelle n'est pas supplantée, mais explicitement invoquée, comme co-facteur de l'évolution. D'autre part, le caractère opératoire de ce type de considérations se marque dans les prédictions qu'elles autorisent. Non pas pour reconstruire directement des phylogénies, mais pour prédire les vitesses relatives du changement évolutif typique de différents traits morphologiques (on a vu la lenteur dans le cas de l'œil, mais pour des structures comme les phalanges, le passage abrupt de trois à quatre requiert moins de conditions). On peut encore prédire une rapide évolution des produits des cellules dont la différenciation survient le plus tard dans le développement (par exemple, les poils). Il est aussi possible d'évaluer une distance évolutive en l'absence d'indication moléculaire, et cela en examinant la facilité de modulation des variables développementales.

On voit donc que la contrainte est toujours contrainte sur la forme, et que, cela étant, 1) elle n'en est pas moins explicative et 2) les explications développementalistes ne sont pas nécessairement incompatibles avec les explications sélectionnistes.

CONCLUSION

La situation ne doit pas apparaître aporétique, avec deux camps se renvoyant sans cesse la charge de la preuve. La question n'est pas de choisir entre deux hypothèses de force égale, la contrainte développementale d'un côté, la sélection naturelle, de l'autre. Les données empiriques font pencher vers une structure explicative plus complexe, pluraliste (c'est-à-dire que les hypothèses ne s'excluent

pas à l'intérieur d'une même explication) sans être combinatoire (ce qui renverrait au parallélogramme des forces, à la manière newtonienne).

Il nous semble que le frein à une intégration du développement est le suivant : la conception majoritaire fait de la sélection naturelle *une force dont l'effet est l'adaptation*. Elle surmonte des obstacles, plus ou moins vite, et, selon l'adaptationniste, finit toujours par atteindre un pic adaptatif. Nous croyons que l'explication développementaliste ne peut pas s'intégrer dans un cadre strictement dynamique, car il n'y a pas, comme nous l'avons dit, d'additivité des forces. Mais la conception dynamique n'est pas la seule possible. Comme Ariew et Matthen (2002) le font valoir, il n'y a pas de sens à conceptualiser la sélection naturelle en termes de pouvoir (la réalisation d'*optima*), et à quantifier son efficacité en mesurant la vitesse avec laquelle elle surmonte les différents obstacles sur son chemin. Et cela, parce que la « sélection agissant en soi » est une parfaite abstraction, sans correspondant dans la réalité biologique : en génétique des populations, la sélection naturelle agit sur un *substrat* chromosomique ; en systématique, sur un substrat de plans corporels, et, dans l'étude du développement, le substrat est celui de changements phénotypiques par modification des rythmes de croissance. Entre le substrat et la résultante (la sélection), les quantités sont différentes, et même indépendantes : la génétique des populations traite de grandeurs intrinsèquement statistiques, distinctes des grandeurs fournies par les lois-sources. Car nous ne savons pas « additionner » les facteurs de la « *fitness* globale » produites par les lois-sources (être fort, être lent, sauter haut, prendre soin de ses petits, etc.). Il convient de penser la sélection naturelle, non comme une force ou comme une cause, mais comme une tendance statistique qui émerge au niveau de la population d'événements sous-jacents, ayant lieu dans le substrat, à une échelle individuelle.

Ariew et Matthen proposent un modèle de réalisation hiérarchique, où la sélection est un phénomène caractérisé de manière formelle, une propriété statistique de substrats physiques qui possèdent certaines propriétés métriques. Ils se dotent d'un principe donnant la fitness prédictive, comme le théorème

fondamental de Fisher, selon lequel la valeur sélective moyenne d'une population augmente proportionnellement à la variance génétique de la fitness entre les sub-populations. À ce principe s'ajoutent les propriétés de la population et les causes des taux différentiels de croissance entre les parties, ainsi que les conditions d'hérédité, de développement et d'interaction avec l'environnement.

La nouveauté de ce cadre n'est pas dans l'idée de réalisabilité multiple de la sélection, mais dans la structure hiérarchique, avec divers facteurs pris comme *explanantia* de l'évolution inscrits dans les substrats. On obtient une explication adéquate de l'évolution d'un phénomène biologique quand on le subsume sous la formule la plus spécifique, celle qui pose les facteurs sous-jacents pertinents. La probabilité du phénomène est estimée par rapport aux histoires qui constituent le type de sélection naturelle *le moins inclusif*. Dans ces conditions, la sélection naturelle est vue comme l'agrégation mathématique d'événements individuels, et non pas comme une *force*. Le processus n'est pas une chaîne causale, mais une comptabilité d'événements de niveau inférieur. Les états d'adaptation d'une population, entre deux moments t_1 et t_2 , ne sont pas les effets du déroulement d'un processus fondamental, et ce, en raison de *discontinuités*. La sélection naturelle n'est alors que la conséquence de processus hétérogènes sur des substrats qui ne partagent qu'une structure formelle.

Le sort de la contrainte de développement serait, dans notre proposition de refonte, de s'intégrer au substrat causal d'une explication déterminée. Mais le prix de cette intégration serait d'accepter un cadre de génétique des populations, traditionnellement rejeté par les tenants néo-rationalistes de la structure. Du côté des adaptationnistes, le coût n'est pas négligeable, car c'est l'idée de la sélection naturelle comme force qui serait sacrifiée. Voilà en tout cas une issue qui paraît plus raisonnable qu'une improbable expérience cruciale, qui verrait le triomphe d'une théorie sur l'autre, vu que les données empiriques paraissent devoir rester insuffisantes. La solution ici esquissée est une conjecture qui s'ajoute aux efforts de prospective du mouvement évo-dévo, et dessine le rapprochement possible des

deux disciplines : pour des raisons conceptuelles de fond, à savoir la définition même de la sélection naturelle que réclame à nos yeux le rapprochement, il apparaît que la synthèse ne saurait être facile. Pour ce qui est de la difficulté, nous rejoignons Robert (2002) qui rappelle que les premiers pas de la synthèse se sont fait attendre, car évolution et développement *tels quels* sont mal assortis, si bien qu'il faudra un cadre nouveau, où ils n'entreront qu'au prix de modifications.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALBERCH, P., et E. A. GALE

- 1983 “Size Dependence during Development of the Amphibian Foot. Colchicine-Induced Digital Loss and Reduction”, *Journal of Embryology and Experimental Morphology* **76** (1983), 177-197.

ALCOCK, J.

- 1987 “Ardent Adaptationist”, *Natural History* **96** (1987), 4.

AMUNDSON, Ron

- 1998 “Two Concepts of Constraint: Adaptationism and the Challenge from Developmental Biology”, in *The Philosophy of Biology*, David L. Hull et M. Ruse édés., Oxford, Oxford University Press, 1998, 93-117.

- 2001 “Adaptation and Development, On the Lack of Common Ground”, in *Adaptationism and Optimality*, S. H. Orzack et E. Sober édés., Cambridge, Cambridge University Press, 2001.

ARIEW, André et Mohan MATTHEN

- 2002 “Two Ways of Thinking about Fitness and Natural Selection”, *Journal of Philosophy* **49**, No. 2 (2002), 53-83.

GOODWIN, B. C.

- 1984 “Changing from an Evolutionary to a Generative Paradigm”, in *Evolutionary Theory: Paths into the Future*, J.W. Pollard éd., John Wiley & Sons.

- GOULD, S. J.
1987 "Stephen Jay Gould Replies", *Natural History* **96** (1987), 4-6.
- GOULD, S. J., et R. C. LEWONTIN
1978 "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm", *Proceedings of the Royal Society of London B* 205, pp. 581-598.
- HALL, B. K.
1999 *Evolutionary Developmental Biology*, New York, Chapman and Hall.
- HORDER, T. J.
1989 "Syllabus for an Embryological Synthesis", in *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*, D. B. Wake et G. Roth eds. John Wiley & Sons Ltd (1989), 315-348.
- MAYNARD SMITH, J., et al.
1985 "Developmental Constraints and Evolution", *Quarterly Review of Biology* **60** (1985), 265-286.
- MAYR, E.
1961 "Cause and Effect in Biology", *Science* **134**, pp. 1501-1506.
- MITCHELL, Sandra D.
1992 "On Pluralism and Competition in Evolutionary Explanations", *American Zoologist* **32** (1992), 135-144.
- NIKLAS, K. J.
1988 "The Role of Phyllotactic Pattern as a 'Developmental Constraint' on the Interception of Light by Leaf Surfaces", *Evolution* **42** (1988), 1-16.

- ORZACK, S. H. et E. SOBER
1993 "Optimality Models and the Test of Adaptationism", *American Naturalist* **143** (1994), 361-80.
- REEVE, H. K., et P. W. SHERMAN
1994 "Adaptation and the Goals of Evolutionary Research", *Quarterly Review of Biology* **68** (1993), 1-32.
- ROBERT, J.S.
2002 "How Developmental is Evolutionary Developmental Biology?", *Biology and Philosophy*, **17:5** (2002), 591-611.
- SOBER, E.
1984 *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*, Cambridge, MA, MIT Press.
- THOMSON, K. S.
1988 *Morphogenesis and Evolution*, New York, Oxford University Press.