

Université de Montréal

**Analyse épistémologique du potentiel créateur de la
sélection naturelle;
entre darwinisme et postdarwinisme**

par

Étienne Richard-Dionne

Département de Philosophie
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des Arts et des Sciences
en vue de l'obtention du grade de maîtrise
en philosophie

Décembre 2011

© Étienne Richard-Dionne, 2011

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé :

Analyse épistémologique du potentiel créateur de la sélection naturelle;
entre darwinisme et postdarwinisme

Présenté par :

Étienne Richard-Dionne

évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Yvon Gauthier, président-rapporteur
Frédéric Bouchard, directeur de recherche
François Duchesneau, membre du jury

Résumé

Ce mémoire propose de faire l'analyse épistémologique du pouvoir créateur de la sélection naturelle. L'objectif sera de déterminer en quelle mesure il est légitime ou non de lui attribuer un tel pouvoir. Pour ce faire, il sera question de savoir si l'explication sélectionniste peut répondre à la question de l'origine des formes structurelles du vivant. Au premier chapitre, nous verrons le raisonnement qui mena Darwin à accorder un pouvoir créateur à la sélection naturelle. Nous comprendrons alors qu'un cadre exclusivement darwinien n'est peut-être pas à même de répondre au problème de la nouveauté évolutionnaire. Au deuxième chapitre, nous verrons dans une perspective darwinienne qu'il est possible de conserver l'essence de la théorie darwinienne et d'accorder à la sélection naturelle un pouvoir créateur, bien que deux des piliers darwiniens fondamentaux doivent être remis en question. Au troisième chapitre, nous verrons dans une perspective postdarwinienne que le pouvoir cumulatif de la sélection naturelle n'est peut-être pas à même d'expliquer l'adaptation sur le plan individuel, ce qui remet lourdement en question le pouvoir créateur de la sélection naturelle. Nous comprendrons alors que le débat, entre partisans d'une vision positive et partisans d'une vision négative de la sélection naturelle, dépend peut-être d'un présupposé métaphysique particulier.

Mots-clés : sélection naturelle, pouvoir créateur, pouvoir explicatif, darwinisme, trépied darwinien, vision positive, vision négative, explication populationnelle, explication développementale, essentialisme originel

Abstract

This thesis proposes an epistemological analysis of the creative power of natural selection. The aim will be to determine to what extent it is legitimate or not to give to this selection such power. To do this, we will have to know if the selectionist explanation can answer the question of the origin of structural forms of life. In the first chapter, we will see the reasoning leading Darwin to give a creative power of natural selection. We will then understand that an exclusively Darwinian framework is maybe unable to address the problem of evolutionary novelty. In the second chapter, we will see in a Darwinian way that it is possible to retain the essence of Darwinian theory and to give natural selection a creative power, although two of the fundamental Darwinian pillars must be questioned. In the third chapter, we will see in a post-Darwinian way that the cumulative power of natural selection is maybe unable to explain adaptation at individual level, challenging seriously the creative power of natural selection. We will then understand that the debate, between supporters of a positive view and supporters of a negative view of natural selection, may depend on a particular metaphysical assumption.

Keywords : Natural selection, creative power, explanatory power, darwinism, darwinian tripod, positive view, negative view, variational explanation, developmental explanation, origin essentialism

Table des matières

| | |
|---|------------|
| RÉSUMÉ | I |
| ABSTRACT | II |
| TABLE DES MATIÈRES..... | III |
| LISTE DES TABLEAUX..... | VI |
| LISTE DES FIGURES | VII |
| REMERCIEMENTS..... | IX |
| INTRODUCTION | 1 |
| CHAPITRE I | |
| 1- LE DARWINISME; THÉORIE DE L'ÉVOLUTION PAR SÉLECTION NATURELLE | 5 |
| 1.1- LE RENVERSEMENT DE LA THÉOLOGIE NATURELLE ORTHODOXE; UNE RÉVOLUTION DARWINIENNE..... | 5 |
| 1.2- L'ARGUMENT DARWINIEN GÉNÉRAL; INTRODUCTION AUX BASES FONDAMENTALES DU DARWINISME | 8 |
| 1.3- LE « TRÉPIED DARWINIEN » | 10 |
| 1.3.1- Niveau d'action de la sélection naturelle..... | 11 |
| 1.3.2- Efficacité de la sélection naturelle..... | 15 |
| 1.3.2.1- La nature de la variation | 17 |
| 1.3.2.2- Gradualisme..... | 21 |
| 1.3.2.3- Adaptationnisme | 23 |
| 1.3.3- Champ d'applicabilité..... | 25 |
| 1.4- SURVOL HISTORIQUE DU DARWINISME | 28 |
| 1.4.1- La critique prémoderne (ou présynthétique) du darwinisme; une remise en question du pouvoir créateur de la sélection naturelle | 28 |
| 1.4.2- La synthèse moderne..... | 33 |
| 1.4.2.1- Phase de restriction | 34 |
| 1.4.2.2- Phase de « durcissement » | 35 |
| 1.4.3- La nouveauté évolutionnaire : une problématique darwinienne..... | 37 |
| 1.4.3.1- L'origine de la variation et la genèse de structures complexes | 38 |

| | |
|--|----|
| 1.4.3.2- Rétrospective historique du concept de nouveauté évolutionnaire | 40 |
|--|----|

CHAPITRE II

| | |
|--|-----------|
| 2- L'OMNIPOTENCE DE LA SÉLECTION REMISE EN QUESTION; POUR UN DARWINISME RÉVISÉ ET RESTRUCTURÉ | 42 |
|--|-----------|

| | |
|---|----|
| 2.1- MISE EN PERSPECTIVE GÉNÉRALE DE LA CRITIQUE DU NÉODARWINISME | 42 |
| 2.1.1- <i>Critique générale du gradualisme darwinien</i> | 43 |
| 2.1.2- <i>Critique générale de l'adaptationnisme darwinien, ou du programme adaptationniste</i> | 45 |
| 2.2- UNE CRITIQUE VÉHÉMENTE DU PROGRAMME ADAPTATIONNISTE | 47 |
| 2.2.1- <i>Critique de l'utilitarisme darwinien</i> | 48 |
| 2.2.2- <i>Critique de la conception réductionniste darwinienne de l'organisme</i> | 50 |
| 2.2.3- <i>Critique de l'heuristique adaptationniste</i> | 50 |
| 2.3- L'ADAPTATIONNISME DARWINIEN À LA POUBELLE? | 52 |
| 2.4- REMISE EN QUESTION CONCEPTUELLE; LE CONCEPT « D'ORGANISME » ET LE CONCEPT « D'INDIVIDU » REVISITÉ..... | 53 |
| 2.4.1- « <i>L'organisme</i> » | 54 |
| 2.4.2- « <i>L'individu</i> »..... | 56 |

CHAPITRE III

| | |
|--|-----------|
| 3- LIMITE DE LA SÉLECTION NATURELLE À EXPLIQUER LES TRAITS INDIVIDUELS; UN DÉBAT CONTEMPORAIN ENTRE DEUX CONCEPTIONS DE LA SÉLECTION NATURELLE..... | 59 |
|--|-----------|

| | |
|--|----|
| 3.1- MISE EN PERSPECTIVE GÉNÉRALE; DEUX VISIONS DE LA SÉLECTION NATURELLE..... | 59 |
| 3.1.1- <i>Une vision négative de la sélection naturelle</i> | 60 |
| 3.1.2- <i>Une vision positive de la sélection naturelle</i> | 63 |
| 3.2- LE CADRE DU DÉBAT ENTRE SOBER ET NEANDER..... | 65 |
| 3.3- LA NATURE DE LA CONTROVERSE; LE POUVOIR CRÉATEUR DE LA SÉLECTION NATURELLE REMIS EN QUESTION DE PAR SON INCAPACITÉ À EXPLIQUER LES TRAITS DE NIVEAU INDIVIDUEL | 68 |
| 3.4- PERTINENCE DU DÉBAT | 71 |
| 3.5- ENTRÉE EN MATIÈRE ARGUMENTATIVE; DARWIN RÉPONDAIT-IL VRAIMENT À LA MÊME QUESTION QUE PALEY? | 75 |
| 3.5.1- <i>L'explication, selon Sober; l'art de montrer pourquoi un phénomène se produit, plutôt qu'un autre</i> | 76 |
| 3.5.2- <i>La révolution darwinienne; une différente manière d'expliquer l'évolution, un nouvel objet (suite à la question de savoir si Darwin répond à la question de la création)</i> | 81 |
| 3.6- LE POUVOIR CUMULATIF DE LA SÉLECTION NATURELLE | 88 |

| | |
|---|------------|
| 3.6.1- <i>Trois arguments de Neander contre la vision négative de Sober</i> | 90 |
| 3.7- LA SÉLECTION NATURELLE : UN « CURIEUX » PROCESSUS | 95 |
| 3.7.1- <i>Transitivité de l'explication sélectionniste</i> | 96 |
| 3.7.2- <i>Distributivité de l'explication sélectionniste</i> | 102 |
| 3.8- QUE TIRER DE CE DÉBAT? | 104 |
| CONCLUSION | 110 |
| BIBLIOGRAPHIE | 116 |
| ANNEXE | I |
| CITATION A | I |
| CITATION B | II |
| CITATION C | III |
| FIGURE A | IV |
| FIGURE B | V |
| TABLEAU A | VI |

Liste des tableaux

Figure A en Annexe p.VI

Liste des figures

Figure A en Annexe p.IV

Figure B en Annexe p.V

*J'aimerais dédier ce mémoire de maîtrise
à ma mère, Michelle Lee Richard, et à
mon père, Jean-Marc Dionne.*

Remerciements

En préambule à ce mémoire, j'aimerais sincèrement remercier mon directeur de maîtrise, Monsieur Frédéric Bouchard. J'aimerais le remercier pour son aide précieuse, ses conseils judicieux et sa grande disponibilité. Mais surtout, j'aimerais le remercier pour son soutien moral et psychologique, ainsi que pour sa grande compréhension.

Aussi, j'aimerais remercier du fond du cœur mes parents, pour qui je n'ai pu être très présent dans les dernières années. J'aimerais les remercier pour leur soutien, leur patience et leur amour.

Introduction

« Ce qui est contraire est utile et c'est de ce qui est en lutte que naît la plus belle harmonie; tout se fait par discorde. » (Héraclite, fr.8)

Au début du XIX^e siècle, nombreux étaient déjà ceux qui croyaient à l'influence de la sélection naturelle, comme force négative de préservation des types et d'élimination des formes monstrueuses. De manière générale, on faisait appel à ce principe à la faveur du créationnisme, qui défend souvent la fixité des espèces depuis leur création.¹ Même Sir Charles Lyell (qui fut l'une des influences majeures de Darwin)² n'accordait à la sélection naturelle aucun pouvoir de création.

« If we take the three attributes of the deity of the Hindoo Triad, the Creator, Brahma, the preserver or sustainer, Vishnu, & the destroyer, Siva, Natural Selection will be a combination of the two last but without the first, or the creative power, we cannot conceive the others having any function. » (Lyell, 1970, p.369)³

Puis vint Darwin (1859)⁴, avec qui le concept de sélection naturelle prit dans la littérature un tout nouveau sens... À la fois préservatrice et destructrice, en tant que force

¹ Gould (2006, p.199, n.b.p.) note néanmoins que deux auteurs font exceptions, soit Matthew (1831) et Wells (1818), alors que tous deux « parlèrent de sélection naturelle en tant que facteur positif du changement évolutif, mais ni l'un ni l'autre ne s'aperçurent de l'importance de leur thèse ». D'ailleurs, Darwin (1896, p.9) lui-même admet qu'il s'agit de prédécesseurs.

² Opposé aux théories catastrophistes, c'est l'uniformitarisme de Lyell (1832) qui inspira plus particulièrement Darwin. Il s'agissait à l'origine de l'idée que les caractéristiques géologiques de la terre résultent de l'influence de longs processus explicables par l'action de causes actuelles, encore observables aujourd'hui.

³ Pour le lecteur attentif, il est intéressant de noter plusieurs références à la triade hindoue dans la littérature en biologie évolutionnaire. À différents endroits, Lyell (1832, p.16, n.b.p.; 1970, p.369) et Gould (1982a, p.381; 2006, p.201) y font référence afin d'illustrer les différents pouvoirs pouvant être attribués à la sélection naturelle.

⁴ À moins d'une mention explicite, lorsque nous nous référons à Darwin, c'est en référence à sa théorie telle que déployée dans la première édition de l'Origine des espèces (1859). Pour ce qui est des citations de Darwin, sauf exceptions, nous utiliserons l'édition de 2008, question pratique.

négative, elle serait aussi créatrice, à considérer en tant que force positive du changement évolutif. Typiquement darwinien, le fait de l'appréhender ainsi (sur le mode créatif) constituerait en fait l'une des propositions centrales, à l'essence même du darwinisme. Mais, de quoi retourne véritablement le pouvoir créateur, s'il en est un, de la sélection naturelle?

Voilà justement la problématique qui fera l'objet de ce mémoire. Afin d'éclaircir la question, nous⁵ nous intéresserons principalement aux perspectives de Stephen Jay Gould et Elliott Sober (dans le débat que ce dernier a entretenu avec Karen Neander). Si nous avons décidé de nous intéresser tout spécialement à ces auteurs, c'est en fait qu'ils sont tous deux des figures majeures en biologie évolutionnaire, ayant marqué à leur manière la littérature, entre autres, de par leur critique de la capacité de l'explication sélectionniste à répondre à la question de l'apparition de nouveau trait, dans l'évolution. Pour sa part, Gould fut principalement connu de par la campagne qu'il a menée contre les créationnistes (et le « dessein intelligent »), pour sa théorie des équilibres ponctués (Eldredge et Gould, 1972; Gould et Eldredge, 1977) et pour sa critique du programme adaptationniste néodarwinien (Gould et Lewontin, 1979). Quant à Sober, il fut aussi connu pour sa critique du « dessein intelligent », mais encore, pour ses recherches au sujet de la parcimonie dans l'évaluation des théories scientifiques (Sober, 1975) et au sujet des concepts de « sélection naturelle », de « fitness » et « d'adaptation » (Sober, 1984a). De même, il inspira de nombreux auteurs, particulièrement dans ses échanges avec Neander (Sober 1984a, 1993, 1995; Neander 1988, 1995a, b), qui donnèrent lieu à un débat, maintenant classique, entre partisans de la vision positive (la sélection crée) et partisans de la vision négative de la sélection naturelle (la sélection ne fait que préserver ou éliminer). Aussi, nous pensons qu'il sera particulièrement pertinent d'analyser les perspectives de Gould et de Sober, du fait que le premier se fait darwinien (bien que ce soit d'une manière peu orthodoxe), alors que le second, postdarwinien.

⁵ L'utilisation du « nous » relève d'un choix esthétique personnel. Rien à voir avec le fait que nous aurions été plusieurs à écrire ce mémoire...

L'objectif principal de ce mémoire sera donc de déterminer, avec ces auteurs, en quelle mesure il est légitime d'appréhender la sélection naturelle sur le mode créatif et quelles sont les limites de son pouvoir créateur? Nous verrons donc, de manière générale, en fonction de quels critères Darwin et ses successeurs ont d'abord cru, ou non, à la légitimité d'accorder à la sélection naturelle le premier rôle dans l'évolution, et plus particulièrement comment Gould, d'une part, et Sober (dans le débat avec Neander), d'autre part, se sont positionnés ensuite par rapport à cette idée.

Au premier chapitre, nous verrons de quelle façon s'articule le paradigme darwinien, dans sa structure logique. En nous penchant sur ce que Gould (2006) appelle le « trépied darwinien », nous verrons quel est chacun des postulats primaires et secondaires et de quelle manière ceux-ci semblent dépendre les uns des autres, de sorte à pouvoir mieux comprendre quelle est leur importance au sein de la théorie. Mais, c'est en nous intéressant plus particulièrement au raisonnement derrière le second postulat darwinien fondamental, quant à l'efficacité de la sélection naturelle, que nous nous doterons des bases théoriques nous permettant d'appréhender ce processus sur le mode créatif, en tant que cause du changement évolutif. Nous comprendrons alors de quoi dépend ce que l'on appelle la « vision positive » de la sélection naturelle. Dans une perspective historique, de Paley à la synthèse moderne, nous verrons comment la théorie darwinienne révolutionna la biologie évolutionnaire jusqu'à la domination du mode de pensée adaptationniste. Puis, en nous penchant sur la manière dont Kirschner et Gerhart (2005) soutiennent que le problème de la nouveauté évolutionnaire s'est présenté à Darwin et ses successeurs, nous nous ferons une première idée de l'impasse dans laquelle se trouvent les néodarwiniens, relativement à la question du pouvoir créateur de la sélection naturelle.

Au deuxième chapitre, nous examinerons comment, selon Gould (1982a), s'est articulé dans la critique du gradualisme et de l'adaptationnisme darwinien avant de s'intéresser plus particulièrement à la critique du programme adaptationniste, par Gould et Lewontin (1979, 1982). De là, nous allons voir ensuite que malgré ses réticences envers un darwinisme strict, Gould (1980) adopte tout de même une théorie de l'évolution, bien que révisée et restructurée, qu'il considère comme darwinienne. C'est qu'il préconise un retour

au pluralisme darwinien original et accorde tout de même un certain pouvoir créateur à la sélection naturelle dans l'orientation du devenir évolutif.

Au troisième chapitre, nous nous adonnerons d'abord à une mise en perspective générale de deux visions de la sélection naturelle, afin de contextualiser le débat entre Sober (1984a, 1993, 1995) et Neander (1988, 1995a, b). De par l'analyse de ce débat, nous verrons pourquoi Sober se refuse à accorder un pouvoir créateur à la sélection naturelle, soutenant que celle-ci n'expliquerait ni l'origine première, ni la présence d'un trait particulier chez un individu particulier, en répondant à la question de la persistance d'une adaptation *plutôt* qu'à celle de sa création. Mais, nous verrons aussi pourquoi Neander lui accorde toujours ce pouvoir, soutenant que c'est en répondant à la question de la persistance que l'explication sélectionniste contribue *aussi* à répondre à la question de la création, à considérer le modèle cumulatif de la sélection naturelle. En conclusion, par méthode comparative, nous pourrons alors comprendre en quelle mesure les perspectives de Gould et de Sober divergent sur le sujet.

Chapitre I :

1- Le darwinisme; théorie de l'évolution par sélection naturelle

Du renversement de l'orthodoxie à la domination du mode de pensée adaptationniste, le paradigme darwinien sut faire sa place en biologie évolutionnaire, malgré les embûches et les revers historiques. Il révolutionna l'histoire naturelle en faisant valoir le potentiel insoupçonné d'un processus naturel bien particulier. Partant de l'analyse que fait Gould (2006, chap.2) de la structure logique du paradigme darwinien, nous verrons dans ce chapitre le raisonnement qui mena Darwin à accorder à la sélection naturelle un certain pouvoir créateur, la capacité d'expliquer l'origine des formes structurelles du vivant. Puis, nous verrons que certaines difficultés persistent toujours, notamment, le problème de la nouveauté évolutionnaire.

1.1- Le renversement de la théologie naturelle orthodoxe; une révolution darwinienne

Avant Darwin, l'origine des caractéristiques spécifiques, particulières aux différentes espèces et variétés, était généralement attribuée au pouvoir créateur de Dieu; le problème de la nouveauté évolutionnaire ne se posait donc pas, ou bien semblait être résolu. Depuis la fin du XVII^e siècle (et encore aujourd'hui), suivant l'argument du dessein, instigué par Robert Boyle (1688) et John Ray (1691), particulièrement, l'ordre observé dans l'organisation complexe du monde laissa plusieurs à croire détenir une preuve de l'existence de Dieu : il s'agissait des débuts de la physico-théologie. Mais, c'est avec la publication de *La Théologie naturelle* de Paley (1803) que ce courant de pensée atteint son acmé. Bien connue aujourd'hui, l'analogie utilisée par cet auteur pour soutenir son point était celle de l'horloger. De la même façon que l'on pourrait voir en une montre l'œuvre d'un horloger, nous pourrions déduire de l'organisation complexe du monde le pouvoir

créateur d'une volonté divine, pensait-il. Ainsi, l'ordonnement complexe des éléments constitutifs de tout être que l'on rencontre dans la nature lui donnait intuitivement l'impression que chacune des structures particulières de ceux-ci avait été conçue et agencée intelligemment, rationnellement, dans le projet de remplir une fonction particulière, un *telos*. Dans cette mesure, tout organisme serait selon lui adapté à son milieu, entretenant une certaine harmonie, un certain équilibre dans l'ensemble de la nature. Ce fut d'ailleurs cette version adaptationniste du système de Paley qui attira le plus l'attention de Darwin, qui aurait admiré l'idée. (Gould, 2006, p.171) Toutefois, qu'importe l'estime qu'avait Darwin à l'endroit de cet auteur reconnu, il s'opposa nommément à celui-ci. Pour Gould (2006, p.180), ce serait même en réponse à la théorie de Paley que Darwin élaborait celle de l'évolution par sélection naturelle. Aussi ingénieuse l'inférence de Paley pouvait-elle sembler, celle-ci était manifestement insatisfaisante pour Darwin, dans le projet d'expliquer et de comprendre les mécanismes par lesquels l'adaptation des espèces se produit, au fil de leur évolution. Intrigué par le processus de sélection artificielle, Darwin entrevoit la possibilité que les espèces se modifient graduellement au fil de longues périodes de temps, contre la doctrine créationniste de la fixité des espèces. La théorie qu'il décrit témoigne d'ailleurs de l'inutilité de faire appel à l'intervention divine, trop onéreuse. Pour expliquer la conformation particulière des différentes espèces vivantes, l'appel à un principe naturel bien particulier, agissant directement sur l'évolution des espèces, serait suffisant. Ce principe causal, mécanique, aurait alors le rôle théorique que l'on avait attribué jusque-là à la toute-puissance créatrice de Dieu. En fait, selon Darwin, l'évolution des espèces reposerait sur la lutte pour l'existence (« struggle for life »), sur le combat (métaphorique et littéral) que mènent dans leur intérêt propre tous les organismes vivants, afin de survivre dans un environnement hostile et d'assurer leur succès reproducteur. Voilà d'où surgit le principe auquel Darwin donna le nom de « sélection naturelle ».

Cela va sans dire, la transposition qu'opère Darwin, afin d'expliquer pourquoi les organismes semblent aussi bien adaptés à leur environnement, était initialement contre-intuitive. Celle-ci ébranlait très certainement les bases fondamentales traditionnelles

accordant à tout être vivant, de manière transcendante, une place et un rôle, une raison d'être dans l'ordre naturel (chaque organisme étant à première vue structurellement « conçu pour » prendre place dans l'équilibre naturel, grâce à l'ensemble fonctionnel de ses organes). Mais, d'un point de vue théorique, trois aspects principaux entraînent en contradiction⁶ avec le système entretenu par Paley : le niveau de mise en œuvre du processus évolutif proposé par Darwin; la capacité créatrice de ce processus pour lequel l'intervention divine était devenue superflue; et finalement, le temps nécessaire au processus de création des espèces et de leurs caractéristiques spécifiques. Avant Darwin, heureusement, Lamarck s'était déjà opposé à la position selon laquelle les organismes avaient été créés de façon à ce qu'ils soient déjà tous adaptés à leur environnement. En faveur d'une position transformiste, dans un monde où les conditions d'existence sont changeantes, Lamarck soutenait que les espèces avaient dû pouvoir s'adapter continuellement à leur environnement; celles-ci devaient avoir pu évoluer. Aussi, l'idée selon laquelle l'évolution s'était produite au cours d'une longue période de temps, suivant certains principes naturels, n'était pas complètement inusitée pour la communauté scientifique. L'un des changements des plus radicaux, peut-être, imposés par la révolution darwinienne, est celui du niveau de mise en œuvre du processus de création proposé, pense Gould (2006, 183-184). À l'époque, il était plus généralement admis, ou plus facile à admettre, que ce sont les espèces naturelles, comme types, qui auraient été modelées structurellement pour occuper une place fonctionnelle bien particulière dans la nature. Mais, pour Darwin, il fallait plutôt expliquer les phénomènes et les caractéristiques spécifiques de haut niveau, l'ordonnement que l'on retrouve dans la nature, en tant que conséquences de mécanismes plus fondamentaux, dans la lutte pour l'existence entre tout organisme. Ainsi, en recentrant le processus de modification des espèces directement au niveau de l'organisme individuel, reléguant l'ordre et l'équilibre naturel comme effet secondaire d'un processus causal de plus bas niveau, Darwin désincarnait l'influence et le

⁶ En fait, selon Gould (2006, p.180), la théorie de Darwin serait non seulement une réponse à celle de Paley, mais « en réalité, elle en représente l'inversion ».

rôle de la volonté divine. (Gould, 2006, p.175) Son objectif : convaincre du pouvoir potentiel de la sélection naturelle à l'échelle des temps géologiques. D'un parricide, prenant son essor de la critique qu'il faisait de la théologie naturelle de l'époque, Darwin renversa l'orthodoxie avec une argumentation qui allait bouleverser une vision du monde bien établie; un nouveau paradigme dans le domaine venait de voir le jour. Dans l'optique darwinienne, il ne serait alors plus question d'expliquer la configuration des espèces en fonction de potentialités intrinsèques, ou leur changement, en fonction de forces déterministes, faisant intervenir le dessein divin; il propose plutôt une explication s'articulant autour d'un mécanisme d'origine externe, menant l'évolution de manière contingente.

1.2- L'argument darwinien général; introduction aux bases fondamentales du darwinisme

Selon la description que fait Gould (2006, chap.2) de la structure de la théorie de l'évolution, celle-ci prendrait racine dans trois principales observations – ayant trait à la superfécondité des organismes, au caractère variable⁷ de leurs traits et à l'hérédité des caractéristiques individuelles – considérées par Darwin comme des faits avérés. De là, celui-ci aurait émis certaines thèses de base, décrivant grossièrement le mécanisme abstrait subjacent à sa théorie. Gould décrit ainsi les trois thèses en question :

- « 1. Superfécondité : tous les organismes engendrent plus de rejetons qu'il ne peut en survivre.
- 2. Variation : tous les organismes d'une espèce donnée diffèrent les uns des autres, de sorte que chaque individu présente des traits distinctifs.

⁷ Dorénavant, nous utiliserons le terme « variation », suivant la définition de Wagner et Altenberg, qui le distinguent de manière pertinente du terme « variabilité » : « The term variation refers to the actually present differences among the individuals in a population or a sample, or between the species in a clade. Variation can be directly observed as a property of a collection of items. In contrast, variability is a term that describes the potential or the propensity to vary. » (Wagner et Altenberg, 1996, p.969)

3. Hérité : une partie au moins de la variation interindividuelle est transmise aux rejetons par la voie de l'hérité [...] ⁸. » (Gould, 2006, p.181, n.b.p.)

C'est à partir de celles-ci, qui constitueraient selon Gould (2006, p.181, n.b.p.) le « noyau syllogistique » de la théorie darwinienne, que son auteur en aurait logiquement déduit une quatrième, le principe même de la sélection naturelle ⁹, rigoureusement résumé par Gould en ces quelques mots :

« Si seulement quelques rejetons survivent (thèse 1), alors, en moyenne (en tant que phénomène statistique; il n'y a rien de nécessaire pour tel ou tel organisme donné), les survivants sont généralement ceux qui, par hasard, ont été dotés des traits les plus adaptés aux variations de conditions dans l'environnement local et ceux-ci laisseront plus de descendants survivants que les autres membres de la population (thèse 2). Puisque les rejetons héritent de ces traits favorables (thèse 3), la composition moyenne de la population va changer dans la direction des phénotypes favorisés par le changement des conditions locales d'environnement. » (Gould, 2006, p.182, n.b.p.)

Acceptant les trois premières thèses, il semble logique d'en conclure à la quatrième. Cependant, cette dernière nécessite une analyse plus approfondie. Tout comme Gould (2006, p.182, n.b.p.) le note, bien que ce raisonnement soit logique et décrive un mécanisme de fonctionnement crédible, par lequel l'évolution pourrait suivre son cours – capable d'expliquer comment celle-ci peut mener les espèces à subir des changements

⁸ Tout comme Gould (2006, p.181-182, n.b.p.) le spécifie ici, les mécanismes de l'hérité étaient inconnus de Darwin. Cependant, la logique darwinienne se passe de ces détails précis, pourvu que cette thèse soit vraie.

⁹ En annexe, citation A p.I, nous pouvons voir comment Darwin (2008, p.183-184) décrit le raisonnement logique complet par lequel il en arrive à énoncer le principe de sélection naturelle.

adaptatifs – rien ne nous permet encore de conclure en l'existence réelle d'un tel processus. Le « noyau syllogistique » ne permet que de faire preuve de la cohérence logique du principe énoncé par Darwin. Certes, ce principe semble pouvoir fonctionner, théoriquement, mais avant d'être en mesure de savoir s'il en est de même en pratique, certains aspects implicites doivent être mis en lumière. Car, rien ne nous informe jusqu'à présent sur le niveau d'action de la sélection naturelle (sur la nature des agents impliqués), sur son efficacité et sur son champ d'applicabilité. Pourtant, en histoire naturelle, rappelle Gould (2006, p.182, n.b.p.), ce serait justement en fonction de leur mode opératoire (niveau d'action), de leur intensité (efficacité) et de leur fréquence relative (champ d'applicabilité), que l'on jugerait généralement de la valeur des principes sous examen. Aussi, selon la thèse principale de Gould (2006, chap.2), trois postulats fondamentaux, relatifs à chacun de ces aspects, seraient à l'essence du paradigme darwinien. D'après le premier postulat, la sélection naturelle opèrerait au niveau de l'organisme individuel; suivant le second, la sélection naturelle serait à considérer de manière positive, comme force créatrice du changement évolutif; et le troisième, quant à lui, stipulerait que l'influence de la sélection peut être extrapolée à l'échelle des temps géologiques. Voilà ce qui constituerait selon Gould (2006, p.25-27) le « trépied darwinien ».

1.3- Le « trépied darwinien »

Faisant office de fondation, le trépied darwinien représenterait selon Gould (2006, chap.2) l'ensemble des propositions minimales nécessaires à la théorie, sans lesquelles l'édifice darwinien menacerait de s'écrouler. C'est d'ailleurs ce qui explique que ce sont ces postulats, principalement, qui firent l'objet des différentes critiques de la théorie darwinienne, comme nous le verrons plus tard dans ce chapitre et dans le suivant. Dans cette optique, afin de mieux comprendre les différentes problématiques relevant du darwinisme, nous verrons maintenant en quoi consiste véritablement le paradigme

darwinien. De là, nous pourrions mieux savoir distinguer les postulats primaires des postulats secondaires. Nous éviterons ainsi les interprétations trop inclusives et pourrions plus clairement évaluer l'impact sur le darwinisme des différentes critiques. Pour ce faire, nous nous baserons sur l'analyse de Gould (2006, p.181-244). Toutefois souvenons-nous que l'objectif principal de Darwin était de démontrer que la sélection naturelle possède la capacité créatrice qui mène au changement adaptatif. Aussi, il est à noter que nous accorderons donc plus d'importance à l'analyse du second pilier du trépied darwinien, sur l'efficacité de la sélection naturelle, vu la pertinence de cette section dans le cadre de ce mémoire, sur le pouvoir créateur de la sélection naturelle. Toutefois, si nous nous intéressons ici tout de même aux deux autres piliers du paradigme, c'est que la solidité de chacun d'eux, comme nous pourrions le constater, semble dépendre de celle des autres, étant tous les trois interreliés. Nous attardant à chacun, nous pourrions ensuite mieux envisager les difficultés réelles que pose la théorie darwinienne, particulièrement en ce qui a trait au problème de la création, en biologie évolutionnaire.

1.3.1- Niveau d'action de la sélection naturelle

Pour arriver à ses fins, Darwin aurait d'abord effectué, par rapport à l'orthodoxie, un déplacement du niveau à partir duquel l'on pensait que les formes du vivant avaient été façonnées, se figurant à un niveau inférieur à celui de l'espèce le mode opératoire de la sélection naturelle. Ce ne serait donc ni au niveau des groupes ou des espèces, ni à celui des cellules ou des gènes (inconnus à l'époque de Darwin), mais bien à celui des organismes individuels – engagés dans une lutte incessante pour l'existence, n'ayant pour objectif que leur intérêt immédiat et personnel – que s'opérerait l'évolution par sélection naturelle; voilà

l'assertion réductionniste darwinienne¹⁰. Suivant Gould (2006, p.181-198), ce postulat fondamental serait le premier pilier du trépied darwinien.

Tentant de faire preuve de la conviction de Darwin à ce sujet, Gould (2006, p.185) relève d'ailleurs dans l'*Origine des Espèces* (1859, p.87, 201, 233)¹¹ plusieurs déclarations explicites de son auteur. À maintes reprises, Darwin y réitère que toute action de la sélection naturelle se fait au niveau de l'individu, en fonction des avantages sur les autres que chacun peut tirer de différentes conformations. (En principe, il semble donc qu'aucune conformation nuisible à l'organisme ne pourrait résulter d'une sélection à ce niveau, ce que nous appréhenderons à l'occasion de notre sous-section sur l'adaptationnisme darwinien.) Puis, Gould (2006, p.185-191) soulève aussi plusieurs réponses de Darwin aux objections auxquelles il fut confronté relativement à ce postulat. Consacrés à certaines d'entre elles, les chapitres sept et huit de l'*Origine des Espèces* feraient d'ailleurs particulièrement foi, selon Gould (2006, p.186), de cette position de Darwin, relativement au niveau d'action de

¹⁰ En fait, il ne s'agit que de l'une des deux assertions réductionnistes darwiniennes. La première, comme nous le verrons dans cette section, tente de comprendre la macroévolution dans une perspective microévolutionniste, en réduisant tout changement évolutif, qu'importe le niveau, à l'effet d'une sélection au niveau des organismes. La seconde stipule que la sélection naturelle détermine ultimement tous les traits des organismes, tous les changements évolutifs, bien qu'il puisse exister des sources alternatives de variation, même selon Darwin (2008, chap.5). Gayon (1995, p.116) résume bien ces deux assertions, en disant de la synthèse moderne que : « 1) il s'agit d'une théorie qui absorbe plus ou moins la compréhension de la macro-évolution dans celle de la micro-évolution (variation génétique et spéciation); 2) de manière ultime, les changements sont orientés par la sélection naturelle. [...] La première [« réduction »] est de nature disciplinaire, et définit une espèce de subordination entre les champs de recherche impliqués dans l'étude de l'évolution biologique (prédominance des méthodologies génétiques et populationnelles); la seconde touche à l'interprétation causale de l'évolution : la sélection naturelle est le facteur qui de manière ultime règle l'orientation des processus évolutifs. » Le seul point de désaccord que nous ayons ici avec Gayon est qu'il considère la première réduction comme étant spécifique de la synthèse moderne, alors que la seconde ne le serait pas « et constitue l'élément le plus constant de la conception de l'évolution depuis Darwin » (Gayon, 1995, p.116). À notre avis, au contraire, la seconde réduction est spécifique de la synthèse moderne. Le fait est que Darwin était pluraliste sur le court terme (malgré qu'il fasse preuve d'un glissement panadaptationniste sur le long terme) et que de nombreux successeurs darwiniens présynthétiques (même Dobzhansky (1937), Mayr (1942) et Simpson (1944)) faisaient preuve d'un pluralisme marqué. Le panadaptationnisme, que critiquent justement Gould et Lewontin (1979), semble plutôt caractéristique de la synthèse moderne, comme le souligne Gould (1982, p.380-382). Tout de même, se référer à Gayon (1995) afin d'avoir sa perspective sur le sujet.

¹¹ Ici, nous utilisons la référence à la première publication de l'*Origine des Espèces*, celle de 1859, en vertu du fait que c'est à celle-ci que Gould (2006, p.185) se réfère. Dans l'édition de 2008, se référer aux pages 139, 263 et 296, respectivement.

la sélection naturelle. Qu'importe l'objection soulevée par ses détracteurs pour mettre en doute le niveau d'action du processus évolutif, Darwin réussit à ramener l'explication à un processus de sélection entre organismes; pour tout phénomène évolutif qui semble s'être produit à un niveau supérieur, il tente de démontrer qu'il s'agit en fait de l'effet secondaire d'un processus de sélection de niveau individuel. Telle fut sa stratégie pour ce qui est des objections se rapportant, par exemple, à la stérilité de certaines castes d'hyménoptères (pouvant intuitivement être considérée comme avantageuse pour le groupe ou pour l'espèce, mais difficilement pour l'individu). D'abord, il se refusait à concevoir groupes ou espèces en tant qu'entités susceptibles de représenter des agents de sélection. Puis, il ne pouvait soutenir que de telles caractéristiques individuelles (à considérer la stérilité, pour suivre l'exemple) étaient le résultat *direct* de la sélection naturelle, car ceci semblait être contraire au principe selon lequel la sélection ne peut promouvoir que des caractéristiques avantageuses pour l'individu. Pour ces raisons, il relayait l'explication de tels phénomènes à l'action *indirecte* de la sélection entre organismes, comme conséquence secondaire d'un processus de bas niveau, ayant d'abord un impact au niveau de l'organisme (dans le cas des castes stériles d'hyménoptères, comme la conséquence d'un long processus de sélection ayant favorisé, sur le plan individuel, les femelles et les mâles qui donnaient naissance à une progéniture féconde *et* à une progéniture stérile)¹². Certes, peut-être admit-il certaines

¹² À vrai dire, Darwin (2008, p.301) laisse entendre que la sélection pourrait avoir exercé son action sur la famille, non pas sur l'individu, à l'avantage de certaines communautés d'insectes sociaux. En ce qui a trait à la stérilité de certains membres d'une colonie, en soi désavantageuse pour l'individu, il s'agirait simplement de l'une des conséquences annexes de leur spécialisation en castes, avantageuse pour la communauté. Mais, il demeure pour Darwin que ce serait d'abord à chacun des individus féconds de la colonie, plus particulièrement, que profiterait la spécialisation en caste de certains individus. Le fait est que le succès reproducteur des individus féconds de la colonie dépend du niveau d'adaptation des structures fonctionnelles des castes stériles. Aussi, il devient alors un avantage sélectif pour les individus féconds que de produire une certaine proportion d'individus qui se spécialisent en castes particulières au sein de la colonie. Que la stérilité de certains descendants soit une conséquence annexe du processus de spécialisation en castes importe peu, pourvu que les caractéristiques fonctionnelles de ces castes représentent un avantage sélectif pour les individus féconds qui les ont produits. De par la répétition du processus de sélection, certaines castes d'individus stériles auraient alors pu se développer, au fil des générations, à la faveur des individus féconds qui les produisent. La stérilité de certaines castes d'hyménoptères ne serait donc ni le résultat direct d'une sélection de groupe, ni le résultat direct d'un processus de sélection naturelle

réerves ou exceptions à cette notion, particulièrement en ce qui à trait l'altruisme entre individus non apparentés ou à l'apparition de la moralité chez l'espèce humaine. Dans *The Descent of Man* (Darwin, 1871, p.163), il envisagea la possibilité d'une sélection s'opérant à des niveaux plus élevés que celui des individus, identifiant certains phénomènes comme ayant peut-être trait aux succès différentiels de groupes. Néanmoins, suivant l'interprétation de Gould (2006, p.192-195), ce genre de considérations aurait toujours été soulevé par Darwin dans le cadre de discussions voulant en minimiser l'importance. Comme preuve de sa réticence à l'idée qu'une sélection à un niveau supérieur à l'organisme puisse avoir eu une influence majeure, il n'aurait toujours considéré qu'en tant qu'exception tout processus évolutif qui ne serait pas le résultat d'une sélection entre organismes, réduisant généralement l'explication de ces phénomènes à certains processus de sélection sexuelle entre organismes. Ainsi, il ne se serait jamais écarté démesurément, selon Gould (2006, p.195), de sa position de départ, concernant le seul niveau auquel la sélection peut être mise en œuvre. Il faut se rappeler que de tels phénomènes (comme l'apparition de l'altruisme ou de la moralité), sur lesquels s'appuient certaines objections, ne sont peut-être que de simples exceptions, rares et particulières, ne représentant qu'une part négligeable, peut-être, des phénomènes naturels. Le cas échéant, ceux-ci ne pourraient pas être considérés comme généralisables et n'auraient pas nécessairement à être pris en compte dans l'optique d'une théorie, telle que celle de Darwin, voulant dépeindre le processus *général* de l'évolution. Ceux-ci ne pourraient être à même de la remettre en doute de manière significative, ou de l'ébranler. (D'ailleurs, suivant une pertinente remarque itérée par Gould (2006, p. ex. p.192, 212, 232) à maintes reprises, nous devons savoir apprécier d'après leur fréquence relative l'importance des phénomènes observés dans la nature, et ce, afin de pouvoir juger de leur impact sur une théorie donnée, à savoir s'ils sont suffisants pour la compromettre sérieusement ou même la renverser.)¹³ Aussi, malgré les objections, et l'acceptation de

non adaptatif, mais la conséquence annexe d'un processus de sélection naturelle ayant favorisé les individus féconds produisant de telles castes.

¹³ Au cours de ce mémoire, nous reviendrons sur ce principe à quelques occasions.

certaines exceptions, Darwin a maintenu toujours avec force sa position quant au niveau de mise en œuvre de la sélection, y consacrant même une attention grandissante¹⁴, au fil de ses publications, conscient de l'importance de cet aspect théorique.

Cela dit, en biologie évolutionnaire contemporaine, l'organisation du monde du vivant fut souvent décrite comme hiérarchique, poussant certains darwiniens et commentateurs à accorder aux mécanismes darwiniens différents niveaux d'actions, certes. Pourtant, il ne faut pas se leurrer; le darwinisme strict, résolument réductionniste, ne fait intervenir le processus qu'il préconise qu'à un seul niveau (dans la lutte pour l'existence entre *organismes*), soutenant que ce n'est qu'à partir de celui-ci qu'il peut expliquer toute la richesse des caractéristiques du vivant, survenant à tous les niveaux hiérarchiques de la nature. Par conséquent, selon Gould (2006, p.184), toute interprétation ou toute approche accordant au mécanisme de l'évolution le pouvoir d'opérer directement sur une hiérarchie de niveaux contesterait l'un des postulats fondamentaux du trépied darwinien.¹⁵

1.3.2- Efficacité de la sélection naturelle

Déjà, nous avons vu en quoi consiste le principe de la sélection naturelle, d'un point de vue logique, comme découlant du noyau syllogistique darwinien. Brièvement, il s'agirait donc d'un principe par lequel une certaine proportion des individus d'une population meurt, pour ne laisser survivre que les mieux adaptés, qui pourront ensuite se reproduire et laisser une descendance qui devrait avoir hérité de leurs traits. Mais, il n'y aurait pas qu'une seule façon d'appréhender le principe en question. (Gould, 2006, p.198-202) Selon la première, dite négative, la sélection naturelle n'aurait pour fonction que l'attrition des traits, faisant disparaître à toutes les générations les variations extrêmes ou les formes les moins viables,

¹⁴ À ce sujet, Gould (2006, p.191) se réfère à Ruse (1980).

¹⁵ À savoir si ce serait fatal au darwinisme, à considérer en son sens large, ceci relève d'une autre question. Comme nous le verrons dans le prochain chapitre, Gould (1980, 1982a, 2006) lui-même adopte une conception hiérarchique de la sélection naturelle, mais se considère tout de même darwinien.

de par l'élimination des individus inadaptés. Cette vision plus classique et répandue permet d'expliquer la constance des formes de chacune des espèces animales, déjà bien adaptées à leur milieu, de par la préservation des types. Pour ce qui est de Darwin cependant, ceci ne serait pas le seul rôle joué par la sélection naturelle. Certes, selon lui, celle-ci procéderait à l'élimination du mal adapté. Aussi acceptait-il cette première façon de concevoir la sélection, sans toutefois s'y limiter. Car, si celle-ci ne produit rien *ex nihilo*, ne faisant à proprement parler que le tri des variations (fruit de mécanismes de l'hérédité encore très obscurs à l'époque), elle procède néanmoins à la préservation et à l'élimination différentielle de celles-ci. Or, voilà justement ce qui pourrait être à même d'orienter le processus du changement évolutif au fil des générations, faisant de la sélection naturelle la cause première du devenir évolutif. Il y aurait donc une deuxième façon, dite positive, d'appréhender le concept de la sélection naturelle; il s'agirait de considérer la sélection naturelle, comme rendant possible l'apparition de nouveautés évolutives. Typiquement darwinien, le fait de la considérer ainsi, et de lui accorder le statut de force créatrice, constituerait le second postulat fondamental soulevé par Gould (2006, p.198-229) quant à la structure de la théorie darwinienne; il s'agirait du second pilier du trépied.

Pour être en droit de le lui accorder ce pouvoir, cependant, Darwin était conscient, pense Gould (2006, p.202-203), que certaines conditions doivent être remplies. D'abord, il faudrait que la variation soit engendrée par un mécanisme n'imposant aucune direction au changement évolutif, de sorte à n'être que le matériau brut à partir duquel la sélection effectue son tri. Ensuite, il faudrait que le travail fait par cette sélection soit graduel, orientant continuellement le changement évolutif par l'addition de petites différences quasiment imperceptibles, de génération en génération, en une série d'étapes intermédiaires. Sous ces conditions, une pression de sélection donnée pourrait être considérée comme étant productrice d'une série de petits changements, dirigés et cumulatifs, orientant l'évolution dans une direction donnée, de par la préservation différentielle des variations. Dans cette optique, Gould (2006, p.198-229) fait alors l'analyse détaillée de trois aspects qu'il considère essentiels, sur le plan logique, afin de

pouvoir soutenir une telle thèse. Le premier concerne la nature de la variation (p.203-210); le second, le rythme graduel du changement (210-223); et le troisième, la place de l'adaptation (223-229). Intimement interreliés, ceux-ci soutiendraient ensemble la position de Darwin quant à la puissance créatrice de la sélection naturelle, faisant de celle-ci le moteur du changement évolutif, l'artisan suprême de l'évolution.

1.3.2.1- La nature de la variation

Afin de pouvoir soutenir le postulat selon lequel la sélection naturelle est créative (engendre le changement), la variation doit remplir certaines conditions bien particulières, ce que Darwin avait compris avant même que l'on ne découvre scientifiquement les mécanismes de l'hérédité mendélienne. Sommairement, la variation doit être considérée comme matériau brut à partir duquel la sélection seule opérera le changement évolutif. Elle doit donc être suffisamment abondante, la sélection n'engendrant rien par elle-même *ex nihilo*. Mais, il ne faudrait pas non plus que la variation, en elle-même, soit à l'origine de changements de trop grande envergure ou dirigés; si tel était le cas, il nous faudrait considérer qu'à elle seule la variation constitue l'agent créatif premier de l'évolution. Ainsi, selon Gould (2006, p.203-210), pour accorder à Darwin le postulat selon lequel la sélection doit être considérée de manière positive, la variation doit remplir trois conditions particulières, soit d'être suffisamment abondante, de faible ampleur et non orientée.

À considérer que l'évolution procède sur le long terme de l'élimination sélective de variation minimale (et donc que de très nombreuses variations doivent être sélectionnées avant que se produise un réel changement évolutif), il fallait d'abord postuler que le matériau de base dont dispose la sélection se trouve en quantité suffisante. Pour ce faire, Darwin (2008, p.140) avançait que, pour toutes espèces, toutes structures anatomiques varient d'un individu à l'autre, de sorte que toutes puissent évoluer. Contre certaines objections quant à la variabilité et au potentiel évolutif des espèces, il soutenait que toutes

avaient la capacité intrinsèque de présenter de la variation et que seule l'intensité de la sélection (que subissent les individus, d'une espèce à l'autre) pouvait fluctuer. Au fil de leur évolution, les espèces possèderaient le même potentiel de variation, même en s'éloignant du type souche, ou de la « forme modale de l'espèce »¹⁶. La sphère modale¹⁷ d'une espèce en devenir subirait seulement un glissement par rapport à celle de l'espèce dont elle descend, sans voir son envergure diminuer. Si, au contraire, l'ensemble des variations que peuvent présenter les individus d'une espèce finissait par s'épuiser, l'évolution manquerait de « carburant et tomberait alors définitivement en panne » (Gould, 2006, p.205). Le fait est que, si la production de la variation n'était pas suffisamment fiable ou abondante, la sélection ne disposerait pas du matériau de base à partir duquel générer de nouvelles adaptations. Or, si l'évolution se poursuit, et ce, par sélection naturelle (conformément à la vision positive), il fallait donc pour Darwin que la variation demeure abondante. (Gould, 2006, p.203-206)

Maintenant, pour que la sélection puisse être considérée comme le facteur positif premier de l'évolution, il fallait postuler que les traits nouveaux ne sont pas directement engendrés par l'expression spontanée de variations majeures (saltations). Le cas échéant, la sélection n'occuperait qu'un rôle négatif et secondaire; la variation serait à considérer comme facteur premier de l'évolution et la sélection, simple filtre, comme départageant seulement les organismes qui peuvent survivre de ceux qui doivent disparaître, étant inadaptés. Pour Darwin, la sélection ne pouvait donc jouer le rôle principal qu'à condition que la variation soit de faible ampleur. Puis, à considérer que le matériau de base de

¹⁶ Partisan d'un essentialisme faible (Walsh, 2006, p.444, n.b.p.14), Gould semble considérer que chaque espèce possède un certain « type », qui correspond chez lui à la « forme modale de l'espèce » (Gould, 2006, p.202).

¹⁷ Pour reprendre ses termes, l'ensemble des variations que peuvent présenter les individus d'une espèce constituerait, dans l'optique darwinienne, une « sphère [...] des formes possibles autour de la forme modale de l'espèce » (Gould, 2006, p.202). Suivant cette image, le centre de la sphère correspond donc à la forme type de l'espèce et chacun des points à l'intérieur de cette sphère correspond à chacune des variations que peuvent présenter les individus de l'espèce. Ainsi, plus la sphère des variations possibles de l'espèce est étendue, plus les variations possibles sont nombreuses. Au deuxième chapitre, nous reviendrons sur la manière dont Gould (1980) tente de revoir ce genre de conception (sphérique) de l'organisme.

l'évolution soit tel qu'il l'entend, voilà qui expliquerait aussi pourquoi il est souvent si difficile de percevoir de nettes variations entre les individus d'une même espèce. (Darwin, 2008, p.80) En fait, pour Gould (2006, p.206-208), ce serait autant pour des raisons méthodologiques que philosophiques que Darwin devait considérer la variation comme étant de faible ampleur. D'abord, méthodologiquement, pour expliquer l'ensemble des changements évolutifs (des plus légers aux plus marqués), le mécanisme décrit par Darwin devait être suffisamment généralisable. La sélection naturelle devait donc pouvoir disposer de variations minimales, afin de procéder à l'accumulation lente de petites différences insensibles. Ainsi, elle pourrait expliquer étape par étape chacun des changements évolutifs. Puis, philosophiquement, pour être appréhendée comme créatrice (et ce, bien qu'elle ne génère pas elle-même la variation), la seule solution était d'attribuer à la sélection naturelle l'accumulation graduelle¹⁸ de petites différences. Sinon, à considérer que la variation serait plutôt de grande ampleur, nous devrions logiquement relayer le mécanisme principal de l'évolution à certains facteurs variationnels internes.

Dans le projet de démontrer que la sélection est la principale instigatrice de la direction apparente donnée aux changements évolutifs, il fallait aussi postuler, en dernier lieu, que la variation n'est pas orientée. Darwin devait alors définir la variation, selon Gould (2006, p.208-210), comme étant isotrope¹⁹, survenant au « hasard », sans orientation préférentielle. Ainsi, la sphère modale des caractéristiques d'une espèce présenterait le même potentiel de variation dans toutes les directions, sans favoriser une orientation évolutive particulière, plutôt qu'une autre, laissant à la sélection naturelle le premier rôle. Cela dit, Darwin était tout de même conscient que la variation n'était pas engendrée de manière purement aléatoire (au sens de hasard mathématique). Le chapitre cinq de *l'Origine des Espèces* traite d'ailleurs de plusieurs facteurs qui influenceraient l'émergence

¹⁸ Nous reviendrons sur le sujet, à l'occasion de l'analyse du second postulat, sur le gradualisme.

¹⁹ À noter cependant que « l'isotropie » de la variation ne fut pas définie par Darwin en ces termes, mais par Gould. Conformément à la théorie darwinienne, soutient Gould (2006, p.202), la variation ne devrait correspondre qu'« à la sphère *isotrope* des formes possibles autour de la forme modale de l'espèce. » (L'italique est de nous.)

de la variation (par le biais de l'usage et du non-usage ou par le biais de modifications dans les conditions d'existence, par exemple). Toutefois, de telles influences ne pourraient être que minimales et négligeables par rapport à la puissance de la sélection naturelle, qui détermine ultimement tous les traits. (Darwin, 2008, p. ex. p.62, 229) Aussi, selon Gould (2006, p.208), les darwiniens ne soutiendraient pas que toutes variations sont véritablement équiprobables, à proprement parler. Il faudrait plutôt appréhender cette condition d'isotropie dans la mesure où il est nécessaire pour la théorie darwinienne que l'influence évolutionnaire des processus internes à la genèse de la variation soit limitée. Étant indépendant de la sélection, aucun de ces processus (qu'il s'agisse de mutation ou de recombinaison, par exemple) ne devrait pouvoir conduire directement à l'apparition d'une adaptation. Car, ce n'est qu'en vertu du fait que la variation ne procure qu'un matériau brut à la sélection que nous pouvons légitimement considérer cette dernière en tant que facteur déterminant du changement évolutionnaire.

Dans l'optique de la théorie de l'évolution darwinienne, la sélection naturelle (en tant que force créatrice) procéderait donc à partir de l'ensemble des différences que présentent entre eux les divers organismes, à condition que cette variation soit abondante, de faible ampleur et non orientée. Suivant de telles conditions, la variation ne serait à considérer qu'en tant que matériau brut, comme facteur préalable et nécessaire au changement évolutif, bien qu'insuffisant, ne pouvant l'engendrer ou même l'orienter. Ainsi, à chaque fois qu'une nouvelle espèce émerge, ce serait au fil de l'accumulation successive de petites variations, sélectionnées parmi un ensemble isotrope considérable de celles-ci. Toutefois, s'il s'avérait que l'une ou l'autre des conditions imposées à la variation ne soit pas remplie, ceci remettrait sérieusement en question le second postulat darwinien fondamental, quant à la capacité créatrice de la sélection naturelle. En fait, suivant Gould (2006, p.208), si la variation ne s'avérait pas assez abondante (ou devenait insuffisante), la sélection ne pourrait procéder (ou s'interromprait). Advenant le cas où la variation était plutôt de grande ampleur, qu'elle survenait par saltations, nous ne pourrions alors plus appréhender la sélection de manière positive, comme véritablement créative. Dans un cas

comme dans l'autre, néanmoins, il serait encore possible de lui accorder un rôle négatif et secondaire dans l'évolution. Ce qui compromettrait encore davantage la théorie darwinienne, selon Gould (2006, p.208), serait de s'attaquer à la troisième condition imposée à la variation. En effet, si la variation s'avérait être orientée, contre l'exigence d'isotropie de la variation, l'appel à la notion de sélection pourrait être considéré comme tout simplement superflue, tant en son sens positif que négatif; l'adaptation pourrait être le résultat d'un processus produisant directement des variations favorables héréditaires, qu'importe quels sont les individus qui survivent ou périssent, qu'importe leur succès reproducteur. Cela étant dit, en tous les cas, la créativité de la sélection serait mise en doute, ébranlant sérieusement le second pilier du trépied darwinien, voire l'ensemble de la théorie darwinienne.²⁰

1.3.2.2- Gradualisme

Suivant ce qui vient d'être dit concernant les conditions imposées à la variation, particulièrement quant à l'ampleur de la variation, on doit comprendre que pour soutenir le postulat selon lequel la sélection joue un rôle majeur dans la genèse de la nouveauté évolutionnaire, il est nécessaire logiquement que le changement évolutif soit graduel. Déjà, Darwin (1896, p.41, 141-142, 197, 157, 203, 205, 268-273, 289, 315, 376, 380, 489, 499, 535, 538)²¹ faisait appel à la notion de gradualisme pour soutenir sa théorie sous différents angles. Cela dit, selon Gould (2006, p.215-223), cette notion aurait été utilisée suivant différentes interprétations, indistinctement, autant par Darwin que par ses successeurs. Mais, il faut savoir cerner ici de laquelle de ces interprétations dépend véritablement le postulat darwinien quant au pouvoir créateur de la sélection.

²⁰ Pour cette raison, de nombreuses théories non darwiniennes s'attaquèrent particulièrement aux conditions imposées par Darwin à la variation, ce que nous verrons ultérieurement. Aussi, ce sous-postulat, quant à la nature de la variation, constitue à notre avis l'un des plus importants de la théorie darwinienne.

²¹ Nous utilisons ici en référence l'édition de 1896 de *l'Origine des Espèces*, puisqu'il semble que plusieurs extraits (p. ex. p.268-273), à l'occasion desquels Darwin traite du gradualisme, soient absents dans l'édition de 2008. (Gould (2006) ne se réfère qu'à certains de ces extraits, qu'il tire des éditions de 1859 et de 1872.)

Parfois, en son sens le plus extensif, le gradualisme n'évoquerait seulement que la continuité historique du processus évolutif, liant toute conformation à celle qui l'a précédée. Sous cette interprétation, il est possible d'appréhender l'évolution, certes, sans en comprendre le mécanisme créatif. D'autres fois, en son sens le plus restrictif, la notion du gradualisme référerait non seulement à cette continuité historique et à la transition insensible entre étapes intermédiaires, de génération en génération, mais aussi au rythme de l'évolution, lent et régulier²², à l'échelle des temps géologiques. Pourtant, à cette échelle, même si le changement évolutif peut sembler parfois rapide et sporadique, rien n'empêche qu'il puisse avoir été réalisé en une longue série d'étapes, par l'accumulation de variations insensibles. Par conséquent, pour appréhender la sélection sur le mode créatif, la première interprétation du gradualisme serait insuffisante et la deuxième, non nécessaire. D'après Gould (2006, p.222), l'une et l'autre de ces interprétations auraient été utilisées par Darwin pour soutenir d'autres convictions que celles relatives au pouvoir créateur de la sélection (pour soutenir son opposition au créationnisme, par exemple). Afin d'appréhender le processus créatif que décrit la théorie darwinienne, le gradualisme ne devrait être compris ni en son sens extensif ni en son sens restrictif, mais suivant une interprétation mitoyenne. En fait, le gradualisme devrait seulement être interprété suivant la nécessité logique pour cette théorie que tout changement évolutif s'opère via une succession d'insensibles étapes intermédiaires. Nécessaire et suffisante, suivant Gould (2006, p.216), seule cette interprétation nous permettrait de comprendre en quoi la sélection naturelle oriente « graduellement » le changement évolutif. Comme nous l'avons vu en ce qui a trait à l'isotropie de la variation, pourvu que ne survienne aucun saut variationnel (c.-à-d. aucune variation de forte ampleur), il est légitime d'accorder à la sélection un pouvoir créateur. De même, la sélection serait la première responsable de l'évolution dans la mesure où, à partir d'un ensemble isotrope de variations de faible ampleur, elle préserve les plus favorables,

²² Gould (2006, p.219) précise que selon cette interprétation, il serait tout de même admis que le rythme de l'évolution ne soit pas constant. Sur cette base, il considère que la théorie de l'équilibre ponctué (Eldredge et Gould, 1972; Gould et Eldredge, 1977, 1993) ne remet pas en question la créativité de la sélection naturelle.

leur permettant de lentement s'accumuler. Ainsi, à partir de petites modifications insensibles, étapes par étapes, de grandes innovations pourraient se réaliser. C'est en ce sens que nous devons appréhender ici le gradualisme darwinien.²³

1.3.2.3- Adaptationnisme

Suivant le raisonnement darwinien, la variabilité des caractères serait nécessaire au changement évolutif (à considérer la variation en tant que matériau brut) et le gradualisme serait omniprésent (à considérer que le mécanisme principal de l'évolution procède de manière progressive, par transition insensible entre étapes intermédiaires). Mais, Darwin (2008, p.111-112) était conscient que la variabilité des caractères individuels, seule, ne nous informe pas suffisamment sur le changement évolutif pour nous permettre d'appréhender la spéciation (et ainsi faire valoir le mécanisme global de l'évolution). Afin d'expliquer le changement évolutif, il fallait encore savoir identifier le processus qui conduit à l'adaptation. D'ailleurs, le programme adaptationniste serait selon Gould (2006, p.223-229) la dernière exigence derrière le second postulat darwinien fondamental. Ce ne serait que dans la mesure où l'on pourrait montrer que la sélection est à même d'expliquer l'adaptation qu'il serait possible de lui accorder légitimement un pouvoir créateur. Nous l'avons vu, à considérer que la variation soit de faible ampleur et non-orientée celle-ci ne pourrait engendrer directement l'adaptation, de manière interne. Partant de cette idée, la théorie darwinienne conçoit alors l'adaptation comme le résultat nécessaire de l'influence répétée des conditions externes. Le fait est qu'au sein d'une population, parmi l'ensemble des variations disponibles, aussi minimes soient-elles, il se produirait une certaine

²³ Toutefois, Gould (2006, p.217) émet certaines réserves à propos de la nécessité du gradualisme, à considérer en ce sens. En effet, selon Gould, même s'il survenait fréquemment dans la nature certaines modifications majeures de structure, en peu d'étapes intermédiaires (bien que nécessaires), sans que d'infimes modifications aient eu à s'accumuler longuement pour ce faire, nous pourrions encore accorder à la sélection un rôle créatif; pourvu que ce genre de changements s'opère en quelques étapes d'intégration fonctionnelle, minimalement. Ainsi, contre le gradualisme strict du darwinisme classique, Gould considère que la théorie de l'évolution par sélection naturelle pourrait s'accommoder de ce genre de cas limites.

discrimination, en vertu des conditions environnementales locales. Dans la lutte pour l'existence entre organismes, les variations avantageuses devraient être davantage retenues proportionnellement aux autres, et ce, même si elles ne confèrent qu'un léger avantage aux individus qui les présentent. De par leur utilité relativement aux circonstances du milieu (à considérer l'ensemble des facteurs externes à l'organisme) ces variations augmenteraient le succès reproducteur des individus qui en sont porteurs. Celles-ci devraient alors être davantage transmises, héréditairement, pour finir par s'accumuler, au fil des générations. Quant à elles, les variations les moins favorables, ou délétères, subiraient le sort inverse; elles devraient plutôt tendre à être éliminées du pool génétique de la population. Ainsi, par sélection naturelle, il se produirait un tri des variations qui sont, en fonction du milieu, avantageuses ou délétères, de sorte que les générations qui se succèdent donnent lieu à une amélioration graduelle des organismes. Autrement dit, la sélection naturelle n'œuvrerait que dans l'intérêt particulier des organismes (aucune conformation nuisible à l'organisme ne pourrait résulter d'une sélection à ce niveau). Elle leur permettrait de lentement s'adapter à leur milieu, dans leur combat pour survivre face aux pressions de sélection environnementales. Dans cette perspective, la sélection naturelle engendrerait donc l'adaptation.

Dans cette section sur l'efficacité de la sélection naturelle, nous avons vu l'importance logique de certains aspects pour la théorie darwinienne de l'évolution. « *Dès l'instant où l'on reconnaît une capacité créative à la sélection naturelle, on admet que l'adaptation est le problème central, l'isotropie de la variation nécessaire et le gradualisme, ubiquitaire.* » (Gould, 2006, p.227-228) Pour être en droit de lui accorder un tel pouvoir, la variation doit remplir certaines conditions, de sorte à n'être considérée qu'en tant que matériau brut de l'évolution; le changement évolutif doit être en un certain sens graduel; et pour finir, le processus de sélection naturelle doit expliquer l'adaptation. Interreliées, ces exigences fondent le raisonnement derrière le second postulat darwinien fondamental. De là, nous pouvons appréhender le processus de sélection naturelle sur le mode créatif, de manière positive, en tant que cause du changement évolutif. En fonction de

ce raisonnement, le programme adaptationniste (en tant qu'heuristique de recherche) accorde à la sélection naturelle une place prépondérante dans les explications évolutionnaires, la considérant comme cause souveraine du changement adaptatif. Mais voilà, selon Gould :

« L'argumentation de Darwin fonctionne bien, sans faille logique. Mais le programme de recherche qui en découle incarne des positions et des suppositions qui ne sont pas nécessairement vraies, ou du moins pas nécessairement vérifiées avec une fréquence relative suffisamment élevée pour que l'on puisse qualifier de fondamentalement – ou même prioritairement – darwinien le mode de fonctionnement de la nature. »
(Gould, 2006, p.227)

Il se pourrait parfois que la variation soit orientée selon certaines propensions, suivant certaines contraintes, ou que le changement évolutif s'opère brusquement, sans intermédiaires transitoires. Mais, s'il arrivait de manière relativement fréquente dans le monde organique que certaines structures surviennent directement par le biais de processus indépendants de la sélection naturelle, nous ne pourrions pas accorder à cette dernière le rôle créatif premier à la genèse de l'adaptation, et le fonctionnalisme²⁴ darwinien risquerait de s'écrouler.

1.3.3- Champ d'applicabilité

Dans cette section, nous verrons maintenant en quoi il était nécessaire pour Darwin (2008, chap.10-12) d'extrapoler l'influence de la sélection naturelle à l'échelle des temps

²⁴ Suivant Gould (2006), nous considérerons ici le darwinisme comme fonctionnaliste, en ce sens qu'il tente d'expliquer le changement évolutif par le biais d'un « mécanisme » (la sélection naturelle) qui favoriserait l'adaptation des organismes à leur milieu, façonnant leurs caractéristiques fonctionnelles. Ceci étant dit, dans le cadre de ce mémoire, nous ne discuterons pas davantage sur ce point. Pour une analyse plus approfondie de la question, se déférer à Mahner et Bunge (2001).

géologiques. Sans l'ombre d'un doute, faisant appel à la notion de sélection artificielle et aux effets considérables que celle-ci pouvait avoir sur une courte période de temps, il voulait faire valoir, par extrapolation, le potentiel énorme que devrait pouvoir avoir la sélection naturelle, « dans le cours successif des âges » (Darwin, 2008, p.163). Par ailleurs, suivant le principe uniformitariste de Lyell (1832), il semblait convaincu que l'on se devrait de pouvoir expliquer à partir de processus observables, ou « par l'action des causes actuelles » (Darwin, 2006, p.148), les phénomènes qui ont lieu sur une plus grande échelle temporelle. Méthodologiquement, le fait d'extrapoler l'influence de la sélection lui permettait donc de rendre compte de changements évolutifs importants. Mais, l'extrapolation uniformitariste, en plus d'être utilisée par Darwin comme moyen de persuasion, était en fait essentielle à sa théorie, au niveau macroévolutif. Suivant Gould (2006, p.229), pour accorder à Darwin le postulat selon lequel l'évolution des espèces relève véritablement de la sélection naturelle – nous forçant à considérer chacune d'elles, telles que nous les connaissons aujourd'hui, comme en étant le produit – ce processus devrait être en mesure d'expliquer, ultimement, l'ensemble des formes structurelles adaptatives ayant été adoptées tout au long de l'histoire phylogénétique du vivant. S'il ne nous permettait d'expliquer que les transformations minimales qu'il nous est possible d'observer de nos jours, à l'échelle microévolutive, nous serions en droit de supposer la prédominance d'un autre processus, plus largement responsable de l'évolution des espèces, au cours des ères géologiques. Aussi, à partir de ce que nous avons vu jusqu'à présent du mécanisme de sélection naturelle, nous sommes maintenant en mesure d'appréhender ce que l'on appelle la « thèse uniformitariste de l'extrapolation », qui constitue selon Gould (2006, p.229-234) le troisième et dernier pilier du trépied darwinien.

À considérer les deux premiers principes darwiniens fondamentaux tels que décrits, le fonctionnement théorique du mécanisme darwinien de l'évolution se tient – tous les postulats et sous-postulats conceptuels établis sont logiquement interreliés et forment un système cohérent. Toutefois, reste à voir en pratique; reste à voir si le milieu permet véritablement au vivant d'évoluer par sélection naturelle, si la scène géologique de

l'évolution est conforme au cheminement d'un tel processus à travers les âges. De fait, pour que l'extrapolation uniformitariste soit légitime, selon Gould (2006, p.231-233), la théorie darwinienne exige que le milieu satisfasse certaines conditions. En tant qu'élément actif au sein du processus de l'évolution (orientant le changement), il doit avoir imposé aux organismes un minimum de pressions de sélection, de sorte que leur survie différentielle favorise l'apparition de certaines adaptations, au fil des générations. Aussi, pour que l'évolution ait suivi son cours, sans interruption, pour donner naissance à toute la complexité du monde du vivant, l'environnement direct de chaque organisme doit avoir varié, leur imposant différentes pressions au fil du temps. S'il était trop stable, les organismes s'y étant adaptés auraient théoriquement dû stagner à un stade particulier, sans se complexifier davantage, jusqu'à aujourd'hui. Toutefois, l'environnement ne doit pas non plus s'être montré trop instable. Advenant le cas où il aurait imposé aux organismes de trop lourdes contraintes, de manière brusque et incessante, leurs caractéristiques structurelles actuelles ne pourraient être pleinement attribuables à l'effet graduel et cumulatif de la sélection naturelle – la plupart des changements évolutifs notables pourraient être directement le résultat de ces bouleversements accidentels, ou simplement à considérer comme résultats directs de facteurs non darwiniens. Or, puisqu'il faut juger de l'importance théorique des phénomènes d'après leur fréquence relative, comme le souligne Gould (2006, p.232-233), nous ne pourrions donc plus considérer que la sélection naturelle est à même d'expliquer l'évolution, au sens extensif du terme. Dans un cas comme dans l'autre, que le milieu soit trop clément ou impétueux, l'évolution n'aurait pu suivre continument son cours, progressivement, de la manière décrite par Darwin. On ne pourrait alors plus extrapoler à toutes les échelles temporelles, suivant l'uniformitarisme darwinien, l'influence des processus adaptatifs du changement; le troisième pilier du trépied ne tiendrait plus. De fait, sans ce dernier, le fonctionnalisme darwinien prendrait des airs de futilité.

Rapidement, pour conclure cette section sur la théorie de l'évolution par sélection naturelle et ses différents postulats fondamentaux, nous aimerions simplement terminer

avec une citation de Gould qui résume bien par quels moyens il serait possible de renverser le darwinisme.

« Sur le plan logique et théorique, il pourrait donc être réfuté soit en montrant qu'il existe un autre mécanisme pour l'élaboration de l'adaptation; soit en niant le caractère primordial du fonctionnalisme, et en proposant un rôle dominant au façonnement du changement évolutif par des facteurs structuraux internes. » (Gould, 2006, p.702)

1.4- Survol historique du darwinisme

1.4.1- La critique prémoderne (ou présynthétique) du darwinisme; une remise en question du pouvoir créateur de la sélection naturelle

Dès la première parution de *l'Origine des Espèces*, en 1859, la théorie darwinienne fut largement critiquée, autant par ses contemporains que par ses successeurs. Certes, la plupart acceptèrent l'existence de la sélection naturelle, en tant que force négative, lui accordant le rôle du bourreau, éliminant l'inadapté. Ce que l'on contesta davantage fut la capacité créatrice de la sélection, se refusant à la considérer en tant que force positive du changement évolutif. Selon Gould (2006, p.787), ce serait vers 1909 que la popularité de l'idée (selon laquelle la sélection naturelle est le mécanisme central de l'évolution, cause première du progrès évolutif) aurait été au plus bas. S'opposant à celle-ci, les différentes théories non darwiniennes de l'évolution proposèrent alors l'existence de divers autres facteurs. Toutefois, plusieurs ne critiquèrent que certains aspects de la théorie, sans la remettre entièrement en question, conservant ainsi l'essence du darwinisme intact.

À considérer la théorie darwinienne, comme pour la plupart des théories scientifiques²⁵, la solidité de sa structure conceptuelle ne dépend pas dans la même mesure de chacun des postulats et sous-postulats; l'importance de ceux-ci est relative. Comme le soutient Gould (2006, p.210), le darwinisme, au sens large, n'est pas qu'un simple système déductif, rigide et contraignant, pour lequel l'ensemble des axiomes de départ, nécessaires à la conclusion, est inaltérable. En début de son livre sur *La structure de la théorie de l'évolution* (Gould, 2006, p.27-30), il compare d'ailleurs la structure du darwinisme, métaphoriquement, à celle du corail, une image qui aurait déjà été utilisée par Darwin²⁶. Inversant le trépied darwinien²⁷, suivant cette analogie, de sorte qu'il rappelle l'arborescence particulière que peut prendre le corail, il est plus aisé de comprendre l'impact des altérations de structure auxquelles la théorie darwinienne peut être soumise. Évidemment, le sectionnement de la base (postulat central selon lequel la sélection naturelle est responsable de l'évolution) lui serait fatal. De même, la rupture de l'une ou l'autre des ramifications primaires (postulats relatifs au niveau, à l'efficacité ou au champ d'applicabilité de la sélection) serait critique. Cela dit, une attaque au niveau des ramifications secondaires (sous-postulats sur lesquels se fondent chacun des piliers du trépied) ne lui serait pas nécessairement létale. Certainement, ce genre d'assauts en affecteraient sérieusement la structure, la plupart des ramifications étant organiquement liées chez le corail (par le biais d'anastomoses latérales), tout comme le sont les postulats darwiniens, interdépendants les uns des autres. Mais, sous certaines conditions, avec modifications secondaires, l'essentiel de la structure subsisterait. Ainsi, sous la critique, le fonctionnalisme du darwinisme classique pourrait avoir à être adapté; malgré ces altérations de structure, son essence pourrait tout de même être préservée. Dans le même ordre d'idée, Kellogg (1907) avait d'ailleurs déjà, avant Gould (2006, chap.2), soutenu qu'il y avait une

²⁵ Cela dit sans présupposition sur la scientificité de la théorie darwinienne, sujet sur lequel nous ne nous avancerons pas ici.

²⁶ Gould (2006, p.27) fait ici référence au « Carnet B » sur la transmutation, rédigé par Darwin en 1830, se reportant à Barrett *et coll.* (1987)

²⁷ Il faut se figurer ici le trépied tête en bas, chacun des piliers orientés vers le haut.

logique centrale élémentaire, essentielle au darwinisme. Plus encore, il avait avancé qu'il est possible de classer les différentes théories de l'évolution en fonction de leurs accords et désaccords avec chacune des propositions minimales du darwinisme.²⁸ Ainsi, il serait possible de juger de leur allégeance selon leurs affinités, ou non, avec le noyau fondamental du darwinisme. Suivant cette logique, il discerne l'existence de théories auxiliaires et de théories alternatives. Les premières sont à considérer comme celles qui contribuent à la visée darwinienne de l'évolution. Celles-ci l'élargissent ou la complètent, de différentes façons, sans toutefois contester le pouvoir créateur de la sélection naturelle. Les secondes, quant à elles, se présentent en tant que substitut à la théorie darwinienne. Toutes, à leur manière, révoquent la créativité de la sélection, ne lui accordant qu'un rôle second et négatif, tout au plus. Simplement, chacune postule l'existence et l'influence prédominante d'un autre mécanisme évolutif fondamental. À l'époque, parmi les différentes théories alternatives au darwinisme, Kellogg (1907, p.262) en identifiait trois principales (lamarckisme, hétérogenèse (ou saltationnisme) et orthogenèse). Toutefois, selon Mayr (1980, p.4), il y aurait eu, entre 1860 et 1940, cinq principales écoles évolutionnistes : geoffroyiste, orthogénétique, saltationniste, darwiniste (original) et néodarwiniste.²⁹ Déjà, nous avons vu dans le détail en quoi consiste le darwinisme classique. Simplement, pour le distinguer des quatre autres approches prédominantes de l'époque, il faut dire que Mayr le considère sommairement comme une position adoptant, d'une part, une conception souple de l'hérédité (« soft inheritance »³⁰)³¹ et, d'autre part, une conception populationniste³² des

²⁸ Dans son livre, Gould (2006, p.235) s'inspira grandement de la méthode de classification proposée par Kellogg (1907). Dans cette lancée, par ailleurs, il « invite les évolutionnistes d'aujourd'hui à utiliser cette notion de l'impact sur les positions centrales d'une théorie régnante pour apprécier l'importance des problèmes se présentant actuellement à leur attention. » (Gould, 2006, p.240)

²⁹ Pour mieux visualiser la manière de les distinguer, se référer en annexe au tableau A p.VI, où nous avons inséré le tableau de classification de Mayr (1980, p.4)

³⁰ La distinction entre « soft inheritance » et « hard inheritance », inventée par Mayr, relève de positions antagonistes quant à l'hérédité des caractères. « By "soft" I mean whether the author believed that the genetic basis of characters could be modified either by direct induction by the environment, or by use and disuse, or by an intrinsic failure of constancy, and that this modified genotype was then transmitted to the next generation. » (Mayr, 1980, p.7)

espèces. Passons donc directement à la manière dont Mayr (1980, p.4-7) caractérisait chacune de ces autres écoles, à commencer par le geoffroyisme (de « geoffroyism », terme étiqueté par Mayr (1980, p.5) et l'orthogénèse. Malgré leurs différences, nous traitons ensemble ces deux écoles de pensée, dans la mesure où l'une et l'autre adoptent une conception souple de l'hérédité ainsi qu'une position essentialiste. Pour ce qui est du geoffroyisme, il s'agit d'une approche théorique qui attribue à l'effet direct de l'environnement tout changement évolutif (la plupart de ses adeptes seraient néolamarckiens). Connexe, l'orthogénèse stipule plutôt l'existence de tendances évolutives intrinsèques, orientant le progrès évolutif³³. Cela dit, le geoffroyisme et l'orthogénèse s'entendent en ce qui concerne le darwinisme. Dans une certaine mesure, l'un et l'autre s'accordent avec le darwinisme quant à la question de l'hérédité. Mais, tous deux rejettent l'une des conditions imposées par Darwin à la variation; ils nient que le matériau brut dont peut disposer la sélection naturelle puisse être isotrope. Suivant leurs approches, ils stipulent plutôt que la variation est préférentiellement orientée dans certaines directions, soit en fonction du milieu, soit de manière intrinsèque. Ainsi, tous deux s'attaquent à un sous-postulat important du second pilier du trépied darwinien, quant à la créativité de la sélection naturelle. Pour ce qui est du saltationnisme, lui aussi essentialiste, il se distingue des différentes écoles de pensées déjà traitées dans la mesure où celui-ci adopte une

³¹ Darwin se voit accorder cette conception de l'hérédité dans la mesure où il accorde une certaine place aux sources alternatives de variation (tels que les changements environnementaux et les mécanismes lamarckiens de l'usage et du non-usage). Toutefois, comme nous l'avons vu, il soutenait que la sélection naturelle détermine ultimement tous les traits.

³² En philosophie de la biologie, l'essentialisme (« typological » ou « essentialist thinking ») et la pensée populationnelle (« population thinking ») relèvent de présupposés métaphysiques antagonistes relatifs à la manière de considérer les espèces. Chez les essentialistes, on considère les espèces comme des types. Dans cette perspective, tout changement évolutif est donc à considérer comme un changement d'essence. Chez les partisans de la pensée populationnelle, on considère plutôt les espèces comme des ensembles d'individus uniques. Mais surtout, il est intéressant de noter que le modèle essentialiste requiert « that properties of populations be defined in terms of properties of member organism », alors que le modèle populationnel « involves the thesis that population concepts may be legitimized by showing their connections with each other, even when they are not reducible to concepts applying at lower levels of organization ». (Sober, 1980, p.350)

³³ Pour Mayr (1980, p.5), la conception orthogénétique semble correspondre à l'idée originale du lamarckisme. Comme le souligne Gould (2006, p.492-493) cependant, l'orthogénèse et le lamarckisme ne s'entendent pas exactement sur la manière par laquelle est orientée la variation.

conception rigide de l'hérédité. En fait, selon cette école de pensée, ce serait en fonction de variations brusques et discontinues que de nouveaux types surviendraient au cours de l'évolution. Ici encore, ce serait à partir d'une critique des conditions imposées à la variation que le courant en question aurait pris son essor. Selon Gould (2006, p.581-582), vu l'importante critique (durant la seconde moitié du XIX^e siècle) de la condition selon laquelle la variation serait suffisamment abondante, l'idée aurait émergé (après la redécouverte des lois de Mendel, en 1900) que seules des mutations³⁴ pourraient rétablir un niveau de variation suffisant à la suite d'une période de sélection intense. Néanmoins, ce que le saltationnisme reproche particulièrement au darwinisme relève d'une critique de la limitation imposée à l'ampleur de la variation; pour les saltationnistes, le changement évolutif surviendrait par saltations, non pas par l'accumulation de petites variations insensibles. Ainsi, pour eux, le facteur évolutif premier et créatif ne pourrait être que le mécanisme responsable de la variation. Cela dit, une certaine place serait encore accordée à la sélection naturelle. Seulement, ce ne serait qu'en tant que facteur secondaire et négatif qu'elle jouerait un rôle dans l'évolution. Encore une fois, critiquant certaines des conditions imposées à la variation, la créativité de la sélection est mise en doute. En tous les cas, au fil des années qui suivirent la première publication de *l'Origine des Espèces* (1859), geoffroyistes, orthogénésistes et saltationnistes rejetèrent l'adaptationnisme darwinien, accordant à différents mécanismes, plutôt qu'à la sélection naturelle, le rôle créatif premier au sein du processus de l'évolution. Néanmoins, malgré l'existence de ces diverses écoles de pensées, lourdement critiques à l'endroit du darwinisme, tout n'était pas perdu. S'inspirant du darwinisme, à considérer en son sens large, plusieurs en conservèrent les bases théoriques fondamentales. Fondé par Weismann (1893), ainsi vit le jour le néodarwinisme. Populationniste, tout comme l'était originalement le darwinisme, cette école de pensée adopta cependant une conception rigide de l'hérédité. Le fait est que,

³⁴ Le concept de « mutation » fut inventé par De Vries, en 1901-1903 (dans nos recherches, nous avons utilisé l'édition de 1909-1910), pour désigner les « sauts soudains et définis, qui surviennent sans aucune préparation visible et sans étape intermédiaire, donnant à un individu une forme nouvelle par rapport à l'espèce dont il est le successeur. » (Dionne, 2010, p.15)

contrairement à Darwin, on refusait ici d'admettre la possibilité d'une hérédité des caractères acquis. Cela dit, les néodarwinistes préservèrent l'essence darwinienne, mettant la sélection naturelle à l'avant-scène dans leurs explications évolutionnaires.

1.4.2- La synthèse moderne

Suivant ce que nous venons de voir, au fil du temps, plusieurs acceptèrent l'essentiel de la théorie darwinienne (tels que Hooker, Jordan, Poulton, Wallace et Weismann). Certes, de 1909 à 1942, nombreux étaient ceux qui la remettaient lourdement en question (tels que Bateson, Goldschmidt, Johannsen, Osborn et de Vries), soulevant différents problèmes du darwinisme classique (particulièrement celui de la nouveauté évolutionnaire³⁵). Pour eux, tous à considérer comme partisans de théories non darwiniennes³⁶, la sélection naturelle ne pouvait être considérée comme le mécanisme exclusif de l'évolution. D'abord, la méthode darwinienne fut largement considérée comme purement spéculative. Puis, relayant la sélection au second plan, on soutenait que plusieurs autres mécanismes évolutifs étaient susceptibles de pouvoir rendre compte de divers phénomènes laissés inexpliqués par les darwiniens. Cela dit, avec les années, la sélection naturelle devint de plus en plus acceptée. Ainsi, de 1942 à 1963, approximativement, d'importants auteurs (notamment Dobzhansky, Simpson et Mayr) changèrent progressivement leur manière d'appréhender l'évolution, passant d'une démarche explicative pluraliste à l'adoption quasi exclusive, voire systématique, de l'explication sélectionniste. D'abord évoqué par Huxley (1942) sous le nom de « théorie synthétique » (en prévision d'une convergence disciplinaire), il s'agissait de la mise en place de ce que l'on appelle aujourd'hui la « synthèse moderne ». « The

³⁵ Nous verrons ultérieurement de quoi il s'agit à l'occasion de notre section sur le problème de la nouveauté évolutionnaire.

³⁶ Notez cependant que de Vries se considérait lui-même darwinien. C'est malgré lui qu'il se voit classifié ainsi, suivant les appréhensions de plusieurs, tels que Gould (2006, p.576) et Mayr (1980, p.6). Le fait est que de Vries ne semblait considérer la sélection naturelle que d'une manière négative, ne lui accordant pas le statut de force créatrice du changement évolutif.

crucial significance of the synthesis, then, was the fusion of the widely diverging conceptual frameworks of experimentalists and naturalists into a single one. » (Mayr, 1980, p.40) Cette intégration de diverses approches au cadre conceptuel darwinien se serait faite en deux principales phases. La première aurait consisté, dès 1930, en une synthèse théorique du darwinisme et du mendélisme. La seconde, qui aurait été principalement inaugurée par Dobzhansky (1937), aurait consisté en une intégration des différentes sous-disciplines de la biologie traditionnelle, sous le cadre consolidé du darwinisme. Cela dit, bien qu'il accepte cette façon de concevoir la synthèse, Gould (2006, chap.7) en propose une autre. Ici encore, le processus par lequel s'établit la synthèse se serait opéré en deux principales phases : d'abord par une « restriction des théories envisageables » (p.701) et ensuite par un « durcissement de la théorie » (p.719).

1.4.2.1- Phase de restriction

Au début de la synthèse, nombreux étaient les processus que l'on envisageait comme bases explicatives des divers phénomènes évolutifs que l'on constatait dans la nature. Cela dit, tel que le soutient Gould (2006, p. ex. p.192, 212, 232), l'histoire naturelle nous a enseigné à évaluer l'importance des mécanismes envisagés d'après leur fréquence relative. Sur cette base, on constate la légitimité de tenir certains mécanismes, plutôt que d'autres, comme responsables de l'évolution dans son ensemble. Dans cette mesure, à considérer l'omniprésence apparente de la sélection naturelle, l'adaptationnisme fut de plus en plus accepté en tant que base théorique explicative fondamentale. Mais surtout, suivant les nouvelles interprétations du mendélisme, on admit que celui-ci était cohérent avec le darwinisme. Voilà qui vint consolider le noyau darwinien et contribua à ce qu'on accorde à la sélection naturelle une importance relative grandissante. De là, au fil des ans, la tendance générale fut au rejet, plus ou moins marqué, des théories alternatives au darwinisme. Certes, on acceptait encore certains phénomènes évolutifs non adaptatifs, mais seulement dans la mesure où ils pouvaient être explicables par la génétique mendélienne. Ce serait

donc ainsi, selon Gould (2006, p.701-719), que l'importance des alternatives traditionnelles au fonctionnalisme darwinien se serait affaiblie, au fil du temps, dans la littérature.

1.4.2.2- Phase de « durcissement »

Bien que cette conjonction du mendélisme et du darwinisme mit hors d'état de nuire de nombreuses théories concurrentes au fonctionnalisme darwinien, le passage d'une conception pluraliste à une conception univoque de l'évolution, fondamentalement darwinienne, ne s'effectua pas subitement. L'adhésion à une telle théorie synthétique se fit progressivement, par l'acceptation des trois piliers primordiaux du trépied darwinien.

À commencer par ce qui nous préoccupe davantage dans le cadre de ce mémoire, il faut souligner le processus par lequel les trois principaux instigateurs de la synthèse moderne (Dobzhansky, Simpson et Mayr) ont accepté de considérer la sélection naturelle en tant que facteur déterminant de l'évolution. En effet, selon Gould (2006, p.719-754), chacun d'eux aurait accordé de plus en plus d'importance à l'efficacité du pouvoir de la sélection, au fil de leurs publications. Avant la synthèse, Dobzhansky (1937) n'aurait accordé de prépondérance à aucun mécanisme (ni à la sélection naturelle, ni à la dérive, ni à la migration) dans ses explications évolutionnaires. (Gould, 2006, p.727-730) Pourtant, déjà en 1951, Dobzhansky aurait manifesté une conviction claire selon laquelle la majorité des changements évolutifs auraient une nature adaptative, soutient Gould (2006, p.730-733). Pour ce qui est de Simpson (1944), il aurait d'abord eu une approche fondamentalement pluraliste, considérant l'influence de plusieurs mécanismes non adaptatifs (telle la dérive) dans l'orientation du changement évolutif. (Gould, 2006, p.733-735) Il n'aurait accordé un rôle créatif à la sélection qu'à l'occasion de circonstances particulières. Puis, en 1953, il aurait relativisé certains de ses dires quant au caractère inadaptatif de certains changements évolutifs, de manière cohérente avec le « paradigme adaptationniste ». (Gould, 2006, p.736-737) De même, Mayr (1942) traitait de certains phénomènes non adaptatifs

(polymorphisme, clines de variation géographique et variation géographique), accordant autant d'importance à ces phénomènes dans la spéciation des espèces qu'aux phénomènes adaptatifs. (Gould, 2006, p.737-744) Pourtant, en 1963, emboîtant le pas à son tour, il se résigna à interpréter sur une base adaptative tous ces phénomènes. (Gould, 2006, p.745-751) Ainsi, on constate chez ces auteurs le « durcissement » du postulat darwinien quant à l'efficacité de la sélection naturelle. Au final, chacun d'eux consentit à accorder à l'adaptation de plus en plus d'importance, voir l'exclusivité.

Mais ce n'est pas tout. Comme nous l'avons mentionné plus tôt, selon Gould (2006, p.754-786), les deux autres piliers du trépied darwinien auraient aussi eu droit au même assentiment généralisé. D'abord, certains défendirent l'idée de multiples niveaux de sélection (tel qu'Emerson (1960)³⁷). Chez d'autres (tel que Dobzhansky (1958)), la nécessité logique du postulat relatif au niveau d'action de la sélection aurait d'abord été tout simplement omise. Suivant Gould (2006, p.758), il semblerait que Mayr (1963) aurait été le premier à rappeler avec vigueur la nécessité d'un tel postulat, forçant à rejeter la possibilité d'une sélection à des niveaux autres que celui de l'organisme. Puis, même s'il pouvait être cohérent d'envisager le succès différentiel de groupe dans l'explication de certains phénomènes, ce genre d'argument ne faisait pas le poids à côté de l'importante diversité des explications adaptationnistes qui faisaient de l'organisme le niveau d'action de la sélection naturelle. Ainsi, on admit de manière générale que la sélection opérait au niveau des organismes, premier postulat darwinien fondamental.

À considérer le durcissement des deux précédents piliers, il était devenu nécessaire de considérer que le processus darwinien était en mesure d'expliquer, par extrapolation, l'ensemble des changements évolutifs, et ce, à toutes les échelles temporelles. Sinon, comme nous l'avons déjà vu, la théorie darwinienne ne pourrait rendre compte de l'ensemble de la phylogénèse et nous ne pourrions considérer la sélection naturelle comme la cause première de l'évolution. Il fallait donc admettre que la scène géologique avait

³⁷ Toutefois, selon Gould (2006, p.756-757), Emerson (1960) aurait interprété de travers le processus de sélection naturelle, fondé sur la reproduction différentielle des organismes.

permis à un tel processus d'opérer. Ainsi, selon Gould (2006, p.733-786), on en vint rapidement à considérer l'ensemble des phénomènes répertoriés dans les archives fossiles comme pouvant théoriquement être expliqués par les mêmes processus que l'on observe à petite échelle. Advenant le cas où on y relevait ce qui semblait être des traces d'un phénomène non adaptatif (ou si on y constatait une apparente discontinuité dans l'évolution des espèces), on discréditait les archives, si confiant en l'explication adaptationniste darwinienne. De même, selon Gould (2006, p.780-783), on accorda très peu d'importance au phénomène de spéciation et encore moins au processus d'extinction.³⁸ Ainsi, par la force des choses, le dernier pilier darwinien fut consolidé.

Sommairement, au fur et à la mesure que se « durcirent » progressivement les trois piliers du trépied darwinien, on accorda au processus de sélection naturelle une place de plus en plus grande. On considéra qu'il avait une fréquence relative si élevée qu'on en vint à le considérer, selon Gould (2006, p.786-800), non seulement en tant que facteur dominant, mais en tant que facteur quasi exclusif de l'évolution. Gould (2006, p.787) soutient même que, dès 1959, le sélectionnisme serait devenu, presque dogmatiquement, l'explication de prédilection, souvent adoptée a priori, sans recours empirique.³⁹ Autrement dit, si fervemment convaincu de la puissance de la sélection naturelle, la plupart des évolutionnistes en seraient venus à considérer nécessaire le fait d'envisager les phénomènes évolutifs dans une optique purement adaptationniste, au sens darwinien du terme. C'est alors que le néodarwinisme devint le principal courant de pensée en biologie évolutionnaire.

1.4.3- La nouveauté évolutionnaire : une problématique darwinienne

³⁸ En fait, selon Gould (2006, p.782), Mayr (1963) ferait exception, ayant accordé une importance particulière à la spéciation.

³⁹ À noter que l'heuristique adaptationniste fut sévèrement critiquée par Gould et Lewontin (1979), comme nous le verrons au chapitre suivant de ce mémoire.

Comme nous l'avons vu en début de chapitre, Paley (1803) n'avait considéré aucun besoin à son époque de s'encombrer d'un processus complexe, dans le projet d'expliquer l'origine première des structures fonctionnelles du vivant. Par analogie, il attribuait la complexité du monde à l'existence de Dieu, créateur tout puissant. Puis vint Darwin, qui postulait quant à lui l'existence d'un processus évolutif naturel. Toutefois, aussi brillante et prometteuse soit-elle, cette révolution fut porteuse de son lot de problèmes. Le plus important, peut-être, est celui de la nouveauté évolutionnaire. Loin de s'en être débarrassés les néodarwiniens héritèrent de cette difficulté, s'y empêtrant peut-être même davantage... Dans cette section, nous verrons de quelle manière Darwin et ses successeurs ont appréhendé le problème de la nouveauté évolutionnaire. Afin de soulever cette problématique (qui est sous-jacente à la question de la créativité de la sélection naturelle) nous nous intéresserons à la perspective Kirschner et Gerhart (2005) sur le sujet. Nous ferons ensuite une brève rétrospective historique du concept de nouveauté évolutionnaire, de la synthèse moderne à aujourd'hui.

1.4.3.1- L'origine de la variation et la genèse de structures complexes

Suivant Kirschner et Gerhart (2005), il semblerait que le problème de la nouveauté évolutionnaire se soit présenté sous deux principaux angles. D'abord, ce serait en soulevant la question de l'origine de la variation (matériau brut de la sélection). Puis, ce serait en s'interrogeant sur la capacité du mécanisme darwinien à générer des structures complexes. À considérer la définition sommaire de Kirschner et Gerhart (2005, p. IX), « novelty implies the creation of something from nothing ». Or, le processus de sélection naturelle ne produit rien *ex nihilo*. Il procède des variations déjà existantes entre organismes; il en fait le tri, à la faveur des mieux adaptés. En rien il n'explique la genèse de la variation, l'origine première des différences entre les organismes. Cela dit, Darwin contournait cette première difficulté, sans avoir à spécifier les mécanismes internes à l'origine de la variation. D'un

point de vue logique, nous l'avons vu, pourvu que la variation remplisse certaines conditions de base, il était légitime pour Darwin d'accorder à la sélection naturelle une certaine capacité à orienter le changement évolutif. Mais, comme la sélection ne procède que de variations que présentent des structures déjà existantes, il fallait encore expliquer le processus graduel par lequel émerge de nouvelles structures, complètement différentes, aussi complexes soient-elles. À considérer la nature du matériau brut (abondant, de faible ampleur et non orienté) à partir duquel procède la sélection naturelle, un second aspect du problème fait alors surface : un tel processus peut-il vraiment expliquer, étapes par étapes, l'origine des diverses structures complexes existantes? Si l'on suit le raisonnement darwinien, au cours de ce long processus par lequel un organisme pourrait passer de la forme A à la B, chacune des formes intermédiaires devrait avoir présenté un certain avantage sur les précédentes, de sorte que la transition puisse s'être graduellement effectuée. Or, sans nier l'utilité que peut avoir un organe complexe bien constitué, il demeure difficile de concevoir que chacune des formes l'ayant précédée, encore incomplètes, puisse avoir conféré un avantage adaptatif aux organismes les ayant présentées. Et, il ne s'agit ici d'envisager le cheminement évolutif que d'un seul organe complexe. Encore faut-il accepter qu'un tel processus ait eu le temps de mener l'ensemble du cheminement évolutif du vivant, des premiers organismes unicellulaires à l'avènement d'organismes multicellulaires aussi complexes que ceux que nous côtoyons aujourd'hui (considérant que l'âge estimé de la terre est de 4,5 milliards d'années). De fait, selon Kirschner et Gerhart (2005, p.3-4), même Darwin était soucieux de l'obstacle que suscite la question de l'avènement des organes complexes dans l'acceptation de sa théorie.⁴⁰

⁴⁰ À la lecture de la section que Darwin (2008, p.247-255) dédit à cette question, il faut le leur accorder. Mais, Darwin demeurait convaincu qu'il n'était pas si difficile d'accorder à la sélection naturelle le pouvoir d'avoir engendré de telles structures, à considérer la proportion énorme des formes qui avaient dû être éliminées, selon les données archéologiques de l'époque.

1.4.3.2- Rétrospective historique du concept de nouveauté évolutionnaire

Cela étant dit, comme nous l'avons vu plus tôt, la plupart des alternatives à l'adaptationnisme darwinien furent écartées durant la première phase de la synthèse moderne. Puis, durant la seconde, les quelques phénomènes non adaptatifs que l'on envisageait encore virent leur importance s'amenuiser au profit de la sélection naturelle, jusqu'à ce qu'on finisse par les ranger sous sa tutelle ou les discréditer. La lunette au travers de laquelle l'on envisageait les problèmes se serait en quelque sorte rétrécie. Durant cette synthèse, pour Gould (2006, p.748), « l'espace conceptuel de la recherche évolutionniste a été remodelé de telle sorte qu'il n'est plus guère possible d'envisager de solutions en dehors du cadre adaptationniste ». Et, le problème de la nouveauté évolutionnaire n'y fit pas exception. Lors de la synthèse moderne, on attribua au concept de nouveauté une définition purement fonctionnelle. D'ailleurs, en tant que figure majeure de la synthèse moderne, ce fut dans cette optique que Mayr (1963, p.602) la définit, « as any newly acquired structure or property that permits the performance of a new function, which, in turn, will open a new adaptive zone. » Loin de permettre aux néodarwiniens de résoudre le problème d'expliquer l'émergence de telles structures (problème avec lequel était déjà aux prises la théorie darwinienne traditionnelle), le fait de se limiter exclusivement au cadre adaptationniste fit peut-être même ressortir davantage l'insuffisance explicative de la sélection naturelle. (Pour résumer brièvement l'idée, voilà d'ailleurs comment Mayr (1980, p.25) décrivait cette insuffisance explicative, quant à l'origine de nouveautés évolutionnaires : « Selection cannot explain the origin of new structures, because incipient new organs, like rudimentary wings, can have no selective value unless they are large enough to be fully functional. ») Or, comme le cadre théorique néodarwinien s'avérait insuffisant à résoudre au problème de la nouveauté évolutionnaire, il fallait alors l'envisager dans une nouvelle perspective. Dans les années qui suivirent, plusieurs remirent en question la définition que proposait Mayr (1963) de la nouveauté évolutionnaire. À titre d'exemple, Müller et Wagner (1991) soutinrent que le problème avait à être envisagé dans une nouvelle perspective. Afin de réorienter la recherche, ils

formulèrent une nouvelle définition de la nouveauté (morphologique) évolutionnaire : « A morphological novelty is a structure that is neither homologous to any structure in the ancestral species nor homonomous to any other structure of the same organism » (Müller et Wagner, 1991, p.243). Puis, Pigliucci (2008) avança que la définition de Mayr n'était ni nécessaire ni suffisante, soutenant que la synthèse moderne n'était tout simplement pas à même d'expliquer la nouveauté évolutionnaire. Selon ses dires, il faudrait appréhender le problème dans un nouveau cadre théorique. Toutefois, il s'agirait pour lui d'ajouter certains principes, de sorte à compléter la synthèse moderne, plutôt que de mettre sur table une alternative à celle-ci. Or, comme nous le verrons au prochain chapitre, voilà le même genre de renouveau que Gould (1980, 1982a, 2006) préconise, malgré ses réserves quant à l'importance que l'on peut accorder à la sélection naturelle dans l'évolution.

Chapitre II :

2- L'omnipotence de la sélection remise en question; pour un darwinisme révisé et restructuré

À considérer les différentes critiques auxquelles fait face le néodarwinisme, particulièrement celles de l'adaptationnisme darwinien (ou du programme adaptationniste), il semblerait que nous ne puissions pas accorder à la sélection naturelle tout le pouvoir créateur, l'omnipotence que lui accorde la théorie synthétique. Toutefois, malgré l'importance qu'il accorde à l'influence des contraintes endogènes sur l'évolution, Gould serait tout de même darwinien... Dans ce chapitre, nous verrons que la théorie hiérarchique que propose Gould (1980, 1982a, 2006), tout en remettant en question deux des piliers darwiniens fondamentaux, conserve l'essence de la théorie darwinienne et accorde à la sélection naturelle un certain pouvoir créateur.

2.1- Mise en perspective générale de la critique du néodarwinisme

Malgré l'intégration de diverses approches au cadre conceptuel darwinien, malgré le durcissement des différents piliers du paradigme darwinien lors de la synthèse moderne, ni l'une ni l'autre des deux propositions qui sont à l'essence même du darwinisme (soit l'assertion selon laquelle la sélection naturelle est la force créatrice première de l'évolution; et l'assertion réductionniste selon laquelle la sélection naturelle opère au niveau des organismes individuels) ne saurait demeurer intacte, selon Gould (1982a), dans leur formulation stricte originale. D'une part, diverses critiques de la créativité de la sélection naturelle remettent toujours en doute l'étendue du pouvoir créateur de la sélection naturelle et plus particulièrement les conséquences logiques qu'ont tirés darwiniens et néodarwiniens contemporains de l'argument traditionnel. Toutefois, selon Gould (1982a, p.382), aucune

ne serait véritablement antidarwinienne (sans être pour autant darwinienne). Et, aucune ne serait en mesure de nier tout rôle créatif à la sélection naturelle (sans pour autant lui accorder le premier rôle), que ce soit selon l'un ou l'autre des deux principaux angles d'attaques qu'il soulève sur le sujet : soit la critique du gradualisme et celle de l'adaptationnisme (sous-postulats darwiniens concernant l'efficacité de la sélection naturelle). D'autre part, comme le croit Gould (1982a, p.384), l'idée d'une conception hiérarchique de l'évolution – selon laquelle la sélection naturelle pourrait opérer à plusieurs niveaux d'organisation (sur les gènes, les dèmes, les espèces et même les clades, par exemple) – remet quant à elle en question la conception réductionniste darwinienne de la macroévolution (centrée sur l'organisme individuel. Cependant, bien qu'une théorie hiérarchique étendue et restructurée ne serait pas typiquement darwinienne (à considérer la formulation stricte de la théorie originale) l'essence fondamentale du darwinisme pourrait être conservée, selon Gould (1982a, p.386), sous une forme plus abstraite.

À ce sujet, voyons d'abord de manière générale de quoi retournent la critique du gradualisme et la critique de l'adaptationnisme darwinien (ou du programme adaptationniste), selon Gould (1982a). Nous pourrions ensuite nous arrêter de manière plus approfondie sur la critique de Gould et Lewontin (1979, 1982) du néodarwinisme. Ultérieurement, nous reviendrons sur la perspective personnelle de Gould (1980, 1982a, 2006). Car, ce dernier remet en question l'omnipotence de la sélection naturelle et l'assertion réductionniste selon laquelle celle-ci opère uniquement au niveau de l'organisme individuel, à la faveur d'une théorie darwinienne révisée et restructurée.

2.1.1- Critique générale du gradualisme darwinien

Pour ce qui est des critiques du gradualisme darwinien, aucune ne serait fondamentalement opposée aux principes de bases du concept de sélection naturelle. Elles

seraient, d'une certaine manière, agnostiques quant au pouvoir créateur de la sélection naturelle. (Gould, 1982a, p.382-383). D'abord, en ce qui concerne la spéciation, aucun penseur sérieux ne tiendrait encore aujourd'hui une position saltationniste radicale, véritablement antidarwinienne (du type de celles qui pourraient soutenir que les espèces nouvelles émergent sous leur forme finie, en une seule étape).⁴¹ Puis, pour celles qui proposent de manière légitime certaines versions saltationnistes plus modérées, aucune ne nierait pour autant tout rôle créatif à la sélection naturelle.⁴² Celles-ci n'incluraient pas une conception graduelle de la genèse des caractéristiques évolutives majeures, comme le voudrait la théorie darwinienne traditionnelle. Mais, souligne Gould (1982a, p.383), même si l'événement initial d'un processus évolutif n'est pas darwinien, rien n'empêche que la majeure partie des étapes subséquentes du processus puissent être darwiniennes, séquentielles et adaptatives. À titre d'exemple, même si l'on considérait que l'origine de certaines caractéristiques clefs se serait faite par saltation, il pourrait tout de même s'agir que de la première étape d'un processus de sélection menant ultimement à la genèse d'un nouveau plan génétique⁴³. Voilà qui pourrait donner lieu à certaines cascades adaptatives qui sont quant à elles le résultat d'un processus darwinien de sélection. La sélection naturelle pourrait donc tout de même avoir un certain pouvoir créateur. De même, l'isolation reproductrice, qui mène à l'avènement d'adaptations divergentes, n'est souvent que la première étape d'un processus par lequel a lieu la genèse séquentielle d'adaptations distinctes par sélection naturelle. La première étape du processus n'est peut-être pas darwinienne, à proprement parler, mais les étapes subséquentes peuvent l'être néanmoins. Puis, la théorie des équilibres ponctués (Eldredge et Gould, 1972; Gould et Eldredge, 1977)

⁴¹ Gould (1982a, p.382) n'attribue pas à Goldschmidt (1940) une position saltationniste aussi radicale. Pour le comprendre, voir aussi Gould (1982b).

⁴² À titre d'exemple, Gould (1982a) pense à la théorie d'Alberch (1980) (selon laquelle certaines caractéristiques clefs (« key features ») s'acquièrent par « shifts » développementaux) ou aux théories de Bush, Case, Wilson et Patton (1977) ainsi qu'à celle de White (1978) (selon lesquelles la spéciation se produit lors de l'incorporation de changements génétiques majeurs et rapides menant à l'acquisition de différents phénotypes adaptatifs).

⁴³ Par « plan génétique », nous entendons l'ensemble des gènes associés à l'expression phénotypique d'un trait donné.

ne se positionnerait pas davantage en ce qui concerne le rôle de la sélection. Certes, il s'agit d'une critique importante de l'orthodoxie darwinienne, car elle remet en question le gradualisme darwinien à l'échelle des temps géologiques. En effet, d'un point de vue macroévolutif, la théorie des équilibres ponctués conçoit le fil de l'évolution en paliers. À l'échelle des temps géologiques, elle considère que de longues périodes de stase (ou d'équilibre) sont ponctuées de brèves périodes de changements majeurs (de spéciation ou d'extinction). Toutefois, dans une perspective microévolutive, ces moments de spéciations peuvent tout de même être graduels et régis par des processus darwiniens. La théorie des équilibres ponctués ne s'y oppose pas, souligne Gould (1982a, p.383). Ainsi : « Critiques of gradualist thought proceed on different levels and have different import, but none are fundamentally opposed to natural selection. They are therefore not directed against the heart of Darwinian theory ». (Gould, 1982a, p.382) Celles-ci seraient simplement agnostiques quant au rôle créatif que peut jouer la sélection naturelle dans la spéciation. Elles ne nieraient pas de manière explicite tout rôle créatif à la sélection naturelle. Elles ne seraient donc pas, à proprement parler, antidarwiniennes.

2.1.2- Critique générale de l'adaptationnisme darwinien, ou du programme adaptationniste

Certaines approches se veulent plus particulièrement critiques à l'endroit de la créativité de la sélection naturelle, voulant limiter le pouvoir que lui accorde le programme adaptationniste. (Gould, 1982a, p.383-384) S'attaquant de manière générale au néodarwinisme, certains (Gould et Lewontin, 1979; Lauder, 1981) soulèvent l'objection selon laquelle « the current utility of a structure permits no assumption that selection shaped it. » (Gould, 1982a, p.383) Deux principaux arguments sont soulevés pour soutenir cette objection au programme adaptationniste. L'un de ces points consiste à dire que ce sont

les contraintes développementales (et plus généralement celles imposées par l'hérédité) qui sont les déterminants primaires de la direction empruntée par l'évolution. Restreignant les avenues évolutives possibles, ces contraintes établiraient en quelque sorte les canaux, ou les voies par lesquels ont lieu les changements évolutifs. Dans cette perspective, la sélection ne ferait qu'enranger le mouvement qu'emboîte l'évolution le long de ceux-ci. L'autre point concerne le fait que l'utilité actuelle d'un trait ne nous permet pas nécessairement d'en déduire une origine adaptative. Malgré le rôle que peut jouer une structure fonctionnelle, il est possible que cette dernière ait émergé compte tenu d'autres desseins, pour n'acquiescer qu'ensuite la fonction pour laquelle elle semble avoir été conçue. Évidemment, comme le soulève Gould (1982a, p.383), il est possible de répondre sur une base darwinienne à ces arguments. En premier lieu, rappelant Darwin (2008, chap.6) lui-même, on pourrait plaider que les avenues que suit l'évolution demeurent ultimement le résultat de la sélection naturelle. On pourrait soutenir, par exemple, que les contraintes développementales, qui canalisent subséquemment le mouvement de l'évolution, seraient les vestiges d'adaptations ancestrales héréditaires. Or, à considérer que ces adaptations ancestrales sont le fruit de la sélection naturelle, celle-ci serait alors indirectement responsable des canaux développementaux qu'emprunte l'évolution. La sélection naturelle demeurerait donc la cause primordiale de l'évolution. En second lieu, comme le met en évidence l'optique de Mivart (1871), on pourrait affirmer que même si la fonction actuelle d'une structure peut être différente de l'originale, il pourrait s'agir initialement d'une préadaptation; ce serait donc tout de même le résultat de la sélection naturelle. Toutefois, en riposte, certains appuient les arguments critiques dirigés contre le programme adaptationniste. Seilacher (1972) ainsi que Gould et Lewontin (1979) mettent en évidence que plusieurs caractéristiques de l'architecture organique, de même que leurs schèmes développementaux, pourraient n'être que des sous-produits accidentels de la sélection. Aussi, Gould et Lewontin (1979) ainsi que Gould et Vrba (1982) proposent le concept « d'exaptation », pour ces structures qui n'auraient pas de fonction préadaptative. Même si elles trouvent parfois une fonction et peuvent ultérieurement être sélectionnées, ces

structures auraient émergé de manière non adaptative, sans utilité fonctionnelle originaires. Cela va sans dire, il est assez commun d'admettre chez les évolutionnistes que la sélection peut conduire de manière indirecte et accidentelle à des sous-produits non adaptatifs. Mais, on ne considère généralement qu'il ne s'agit que de petites modifications accidentelles sans importance. Toutefois, ce genre de modifications serait pour certains loin d'être négligeable. D'ailleurs, Gould (1982a, p.383) avance « that the pool of nonadaptations must be far greater in extent than the direct adaptations that engender them. » Mais, avant d'aller plus loin quant à la perspective personnelle de Gould, voyons plus en détail en quoi consistait la critique de Gould et Lewontin (1979) du néodarwinisme, sur les limites du programme adaptationniste.

2.2- Une critique véhémement du programme adaptationniste

Inspirés par la notion de contrainte architecturale, Gould et Lewontin (1979, 1982) avaient pour objectif de remettre en question l'apriorisme adaptationniste. Pour eux, cette habitude de pensée serait trompeuse, « souvent inadéquate, erronée, voire nuisible, car elle conduit à des explications exagérées, douteuses ou sans fondement. » (Gould et Lewontin, 1982, p.1494) Le fait est que la démarche néodarwinienne voudrait expliquer la raison d'être de tout trait de manière adaptative; partant de sa fonction supposée, elle en voudrait déduire l'origine adaptative, en postulant a priori qu'il doit en avoir une. Dans cette perspective, la sélection naturelle serait responsable de la conformation de toute structure organique. Or, pour Gould et Lewontin (1979, 1982), le postulat néodarwinien de départ ne serait pas nécessairement vrai; tout trait ne serait pas toujours adaptatif. À l'avance, considérer chaque trait en ce qu'il est, en vue de lui supposer une fonction adaptative, serait inapproprié. Le raisonnement néodarwinien serait bancal, sans fondements sûrs. Puis, cette méthode mènerait à des errements. En conséquence, Gould et Lewontin (1979, 1982)

entreprirent une critique de ce qu'ils appellent le « panadaptationnisme » et de ce raisonnement qu'ils qualifient de « panglossien » (en référence à Panglos, qui considère que les choses sont telles que le demande leur fin, comme si chaque structure était architecturée en vertu de sa fonction). Il s'agirait, autrement dit, d'une critique de la démarche néodarwinienne, ou plus précisément du programme adaptationniste. Cela étant, ils articulent leur attaque en trois principaux aspects : critique de l'utilitarisme, du réductionnisme et de l'heuristique adaptationnisme.

2.2.1- Critique de l'utilitarisme darwinien

En premier lieu, Gould et Lewontin (1982, p.1497-1499) critiquent « l'utilitarisme »⁴⁴ adaptationniste exagéré. Certes, ils admettent que plusieurs traits peuvent être adaptatifs. Seulement, il ne serait pas légitime pour eux de le présupposer dans la recherche et de partir de l'hypothèse que tout trait est adaptatif. Le fait est que les néodarwiniens ne disposent pas de critères pour identifier les traits qui méritent une explication adaptative, oblitérant les phénomènes non adaptatifs. Or, pour Gould et Lewontin, chaque partie d'un organisme n'existerait pas nécessairement en fonction de son utilité adaptative immédiate. Tout trait ne serait pas toujours adaptatif, étant parfois le résultat de contraintes externes (architecturales, développementales, historiques), du hasard (exaptations, dérive génétique) ou de phénomènes allométriques (variations corrélatives). D'abord, suivant l'un de leurs exemples (Gould et Lewontin, 1982, p.1495), inspiré des tympans de la cathédrale Saint-Marc, ils tentent de nous faire comprendre en quoi la contrainte architecturale est en fait la cause primaire des ornements en mosaïque que

⁴⁴ Ici, « l'utilitarisme » est à entendre comme la doctrine de pensée, en biologie évolutionnaire, selon laquelle tous traits existeraient en fonction d'une utilité adaptative immédiate, d'une fonction (à distinguer de l'utilitarisme en éthique).

l'on peut trouver dans la structure voutée de ce genre d'édifice. Selon leur perspective, le raisonnement serait fautif de considérer ces ornements, si bien adaptées soient-elles aux voûtes de la cathédrale, comme la raison même de son architecture particulière. Le raisonnement correct devrait être inverse. La structure architecturale de l'édifice n'aurait pas été conçue *pour*, ou à des fins artistiques adaptées. Au contraire, ce serait plutôt celles-ci qui seraient le résultat *de* l'architecture voutée de l'édifice. Cette « adaptation » serait donc le sous-produit accidentel, non pas nécessaire, de contraintes architecturales. Aussi, prendre pour point de départ la fonction adaptative (ici ornementative) d'une structure organisée, afin d'en expliquer déductivement la configuration, ou la raison d'être, n'est pas toujours approprié. D'après ces auteurs, nombre de traits ne seraient que des « conséquences annexes », « simples épiphénomènes » (Gould et Lewontin, 1982, p.1495), pour lesquels la fonction apparente ne serait pas à considérer comme fin première, originaire. Ce genre de phénomènes, qui ne seraient pas directement adaptatifs, serait des « exaptations ». Il s'agirait de caractères ayant émergé sans raison adaptative immédiate, mais susceptibles d'être ultérieurement sélectionnés suite à l'acquisition seconde d'une fonction favorable, de manière contingente. La masculinisation de la vulve chez l'hyène en est un exemple, utilisé par Gould et Lewontin (1982, p.1495) pour illustrer leur point. Dans une perspective adaptationniste, il est possible de justifier ce trait en partant de la fonction supposée de celui-ci. Mais, soulignent ces auteurs, il ne s'agit peut-être que d'une conséquence annexe (sans fonction adaptative directe) de la présence d'un haut taux d'hormones mâles chez les hyénidés. Puis, comme conséquence secondaire d'une modification organique quelconque (tel qu'un réaménagement structurel résultant d'une modification adaptative de différentes parties de l'organisme), certains phénomènes allométriques pourraient aussi être responsables du développement non adaptatif de certains traits de caractère. Par variation corrélative, suite à l'accroissement évolutif excessif de la taille des pattes postérieures et de la tête du tyrannosaure, la taille de leurs pattes antérieures aurait peut-être diminué, pensent Gould et Lewontin (1982, p.1497). En tous les cas, ces traits de caractère ne seraient pas tous nécessairement explicables en fonction de

quelconque utilité adaptative immédiate. Ainsi, Gould et Lewontin (1979, 1982) attaquent le réductionnisme, présent en biologie évolutionniste, qui réduit l'explication de tout trait à l'hérédité génétique, à un déterminisme génétique utilitariste.

2.2.2- Critique de la conception réductionniste darwinienne de l'organisme

En second lieu, Gould et Lewontin (1982, p.1497-1499) critiquent aussi la conception réductionniste qu'ont les panadaptationnistes de l'organisme. Le fait est qu'ils s'opposent à l'atomisation arbitraire des organismes, à l'habitude réductionniste chez les évolutionnistes de considérer tout organisme comme modulaire (comme un ensemble de parties indépendantes ayant évolué pour résoudre des problèmes particuliers). Pour eux, l'atomisation des organismes efface leur réalité intégrative. Reprenant l'exemple du tyrannosaure, tenter de trouver une utilité adaptative à la taille réduite des pattes antérieures de ce dinosaure, pour ce qu'elles sont, pourrait être une fausse piste. Il faudrait considérer l'ensemble de l'organisme. En effet, si comme Gould et Lewontin (1982, p.1497) le soutiennent, la taille de leurs membres antérieurs est le résultat d'une variation corrélative au reste de l'organisme, aucune utilité adaptative immédiate à l'atrophie de ces membres ne pourrait légitimement la justifier. Aussi, il serait préférable d'opter pour une approche qui appréhende les organismes comme des tous intégrés (non modulaires).

2.2.3- Critique de l'heuristique adaptationniste

En troisième lieu, Gould et Lewontin (1982, p.1499-1500) critiquent l'heuristique (comme méthode de résolution de problème) exclusivement adaptationniste. Le problème

est que le précepte adaptationniste est postulé à priori, plutôt que d'être rationnellement déduit par observations et confirmé empiriquement, au cas par cas. Voilà qui aurait inculqué aux chercheurs l'habitude systématique de ne s'efforcer de chercher que des histoires adaptatives, et ce, même si celles-ci semblent trop souvent se contredire ou s'avèrent insatisfaisantes. Ainsi, dans de nombreux cas, pour un même caractère structurel, on trouve dans la littérature une multitude d'hypothèses explicatives adaptationnistes, variées et invérifiables. Pour Gould et Lewontin (1982, p.1499), le programme adaptationniste ne serait pas récusé par les biologistes pour deux principales raisons : l'une plus psychologique, l'autre purement méthodologique. Premièrement, les néodarwiniens refuseraient l'erreur. Se bornant à l'explication adaptationniste, on écarterait d'emblée tout autre type d'explication. Lorsque qu'une de leurs explications est démontrée comme étant fausse, celle-ci serait tout simplement remplacée par une autre explication du même type. Et, devant l'impossibilité immédiate de trouver une explication adaptationniste, on plaiderait l'ignorance, ou l'insuffisance de connaissance. Deuxièmement, les néodarwiniens ne disposeraient pas de critères pour distinguer les phénomènes qui méritent une explication adaptative de ceux pour lesquels ce type d'explication ne serait pas approprié. Sans avoir pu être confirmée par observation (souvent par manque de preuves fossiles, difficiles, voire impossibles à obtenir), on accepterait souvent une histoire adaptative sur la base de sa compatibilité avec la théorie de la sélection naturelle, faisant de sa plausibilité la seule mesure de sa qualité explicative. Mais, que l'hypothèse soit en accord avec la théorie ne garantit pas qu'elle soit vraie. Ne disposant pas de tels critères, lorsqu'une histoire adaptative est montrée fausse, il est presque toujours possible d'en fournir une nouvelle. Les néodarwiniens, panadaptationnistes, seraient donc dépendants d'un adaptationnisme à « Just So Stories » (Gould et Lewontin, 1979, p.584-585). Ainsi, selon Gould et Lewontin (1982, p.1500), l'heuristique panadaptationniste ne serait pas scientifique, étant infalsifiable, par principe irréfutable, contrairement à ce que veut la démarche scientifique.

2.3- L'adaptationnisme darwinien à la poubelle?

Comme nous venons de le voir, Gould et Lewontin (1979, 1982) se veulent critiques à l'endroit du réductionnisme en général présent au sein de la biologie évolutionniste (qui réduit tout à l'hérédité génétique, à un déterminisme génétique). Pour eux, considérant que toute forme n'aurait pas toujours une base génétique (certaines étant directement induites par le milieu, par exemple, de manière non héréditaire, génétiquement parlant), l'ajustement de l'organisme à son environnement ne serait donc pas seulement le résultat de la sélection naturelle. Autrement dit, tout trait ne serait pas toujours adaptatif. Le processus de sélection naturelle ne serait peut-être pas le mécanisme le plus important, du moins certainement pas le seul, qui soit à l'origine évolutive de toute structure organique. La sélection naturelle ne serait pas la solution explicative unique au problème de l'origine des formes complexes du vivant, si bien adaptées à leur milieu. Aussi rejettent-ils le panadaptationnisme, qui accorde à la sélection naturelle l'omnipotence, pour proposer une démarche alternative à la démarche néodarwinienne. Celle-ci laisserait une place aux processus non adaptatifs, ne faisant pas simplement que considérer l'arrangement structurel des organismes vivants comme le résultat d'une optimisation adaptative de leur succès reproducteur. Pour Gould et Lewontin (1979, 1982), puisque l'explication adaptationniste n'est pas la seule, il faudrait opter pour un pluralisme explicatif. C'est ainsi que nous pourrions rendre intelligible l'évolution des organismes, dans toute leur intégrité et leur complexité. Mais, l'abandon par Gould et Lewontin (1982, p.1501) du cadre exclusivement adaptationniste ne consisterait pas en un rejet complet du darwinisme ou même de la synthèse moderne. D'abord, faut-il le rappeler, Darwin n'était pas panadaptationniste (ou « pansélectionniste »), comme le sont les néodarwiniens. Contrairement à Wallace (1889) et Weismann (1893) (qui croyaient que tous les caractères du vivant étaient les résultats

adaptatifs de la sélection naturelle), Darwin était sans équivoque pluraliste⁴⁵, laissant place à certains principes alternatifs à celui de la sélection naturelle; « je suis convaincu, enfin, que la sélection naturelle a joué le rôle principal dans la modification des espèces, *bien que d'autres agents y aient aussi participé* »⁴⁶ (Darwin, 2008, p.52). Aussi, c'est un retour nécessaire à « la richesse de la démarche pluraliste (si chère à Darwin) », que préconisent Gould et Lewontin (1982, p.1501), afin de pouvoir considérer d'autres types d'explications que celles centrées sur l'adaptation. Le refus d'une utilisation exclusive du programme adaptationniste, à proprement parler, n'impliquerait pas l'exclusion des principes darwiniens fondamentaux, à l'essence même du darwinisme. Aussi, comme la synthèse moderne s'est recentrée autour de tels principes, elle ne serait pas complètement fautive. Tel que le signale Gould (1982a, p.382): « The modern synthesis is incomplete, not incorrect. »

2.4- Remise en question conceptuelle; le concept « d'organisme » et le concept « d'individu » revisité

Suite à ce qui vient d'être dit, on comprendra pourquoi Gould (1980, 1982a, 2006) propose de remanier les principes darwiniens fondamentaux, pour une théorie hiérarchique étendue et plus abstraite de l'évolution. Celle-ci, selon Gould (1982a, p.386), comprendrait l'essence de l'argument darwinien général, s'appuyant sur le cadre théorique initialement

⁴⁵ Le fait est que la théorie darwinienne originale admettait un pluralisme explicatif, particulièrement sur le court terme. En effet, dans l'explication de certains phénomènes, Darwin (2008, chap.5) laissait une place à certains mécanismes alternatifs (tel que le mécanisme lamarckien de l'usage et du non-usage). Néanmoins, faut-il le rappeler, il ne leur accordait qu'un rôle secondaire et accessoire, soutenant que la sélection naturelle, sur le long terme, détermine ultimement la structure adaptative de tout organisme. Aussi, en termes de fréquence relative, l'action de la sélection naturelle serait prépondérante, ce qui explique pourquoi Darwin lui accordait la plus grande importance en la considérant comme la force majeure de l'évolution.

⁴⁶ L'Italique est de nous.

mis en place par Darwin. Seulement, ce serait sous une forme plus abstraite, sans reprendre précisément le mode opératoire particulier qu'accordait à la sélection naturelle l'orthodoxie. Aussi entreprend-il (Gould, 1980, 1982a) de revisiter le concept d'organisme ainsi que celui d'individu.⁴⁷

2.4.1- « L'organisme »

En biologie évolutionnaire, une métaphore classique compare les organismes à des boules de billard. Se déplaçant sous les pressions qu'exerce sur elles la sélection naturelle, les boules finiraient par se positionner de manière optimale sur la table du vivant. Mais, contrairement à cette métaphore, Gould (1980, p.129) se refuse à penser le devenir évolutif de tout organisme dans une perspective purement déterministe, comme ne relevant que du joug qu'exerce la sélection naturelle. Comme nous le laissaient entendre Gould et Lewontin (1979, 1982), il semblerait que l'organisation structurale du vivant ne dépende pas uniquement de l'influence externe de la sélection naturelle, mais aussi de facteurs internes, relatifs à chaque organisme. Aussi, pour Gould (1980, p.129), bien que le contexte environnemental spécifique dans lequel il se situe ait son importance, l'organisme devrait être appréhendé comme une entité intégrée ayant sa propre part d'influence sur son devenir évolutif. Ceci bien considéré, il pense bon d'incorporer à la biologie évolutionnaire une conception remaniée de l'organisme, non plus à considérer métaphoriquement telle une sphère, mais plutôt tel un polyèdre. S'inspirant de l'idée originale de Galton, chacune des facettes représenterait les différentes contraintes internes héréditaires résultant de

⁴⁷ Comme nous l'avons vu, Gould adopte aussi une théorie de l'équilibre ponctué (Eldredge et Gould, 1972; Gould et Eldredge, 1977). Celle-ci s'écarte aussi de l'orthodoxie darwinienne, à strictement parler. Néanmoins, ne remettant pas en question la créativité de la sélection naturelle, elle serait pour Gould (2006, p.219) tout de même darwinienne. Cela dit, aux fins de ce mémoire, nous laisserons de côté la théorie de l'équilibre ponctué, ayant à choisir, vu les contraintes imposées à la longueur de ce mémoire.

l'intégration développementale de l'organisme. Suivant cette nouvelle métaphore, plutôt que de rouler rondement sur la table du vivant, répondant de manière égale et conforme à la force directrice qu'exerce sur lui la sélection, le polyèdre aurait un mouvement plus erratique – rémittent et irrégulier (ou brisé), ni toujours proportionnel à cette force externe, ni fidèle à la direction qu'elle tente de lui imposer. De manière intrinsèque, les contraintes imposées par la forme du polyèdre (tels le nombre et la grandeur de ses facettes) joueraient autant sur la régularité de son mouvement que sur les directions qu'il lui est possible d'emprunter. (Qu'à s'imaginer le mouvement d'un tel solide; plus le nombre de facettes adjacentes est limité et plus celles-ci sont grandes, alors moins le mouvement du polyèdre ne peut répondre de manière juste et précise à une poussée directionnelle exercée sur lui.) Suivant cette métaphore, de manière analogue, certaines contraintes inhérentes à chaque organisme canaliserait donc dans certaines directions spécifiques la force exercée par la sélection naturelle. Nous ne nous pourrions donc plus accorder à cette dernière tout le contrôle de la directionnalité évolutionnaire, ou de l'orientation que prend l'évolution. En fait, il serait même possible d'envisager, sous cette perspective, que la sélection naturelle ne soit pas toujours le facteur déterminant principal de la direction qu'emprunte l'évolution d'un organisme. Les contraintes internes que présente un organisme pourraient même parfois influencer davantage que les contraintes externes ou la sélection sur son devenir évolutif. Il demeure que Gould est loin de préconiser un antidarwinisme, où la nature intrinsèque de l'organisme dicterait de manière inhérente l'orientation de son évolution. Car, Gould (1980, 1982, 2006) accorde une importance égale aux pressions sélectives environnementales (externes) et aux contraintes structurales (internes). Chez Gould, lors de processus évolutionnaires, ces forces externes et internes interagiraient de manière dialectique (York et Clark, 2011). Selon sa perspective, les facteurs internes « channel and constrain Darwinian forces; they do not stand in opposition to them. » (Gould, 1980, p.129) Bien que les facteurs internes soient pour lui non négligeables, occupant un rôle important dans l'évolution, la sélection naturelle ne laisserait pas pour autant sa place. Les contraintes internes ne feraient que canaliser dans certaines directions données la poussée

évolutionnaire inoculée par la sélection naturelle. Faisant un retour sur sa métaphore initiale concernant l'organisme, il souligne le rôle important que revêt toujours pour lui la sélection naturelle dans le changement évolutif, disant que : « When the polyhedron tumbles, selection may usually be the propelling force. » (Gould, 1980, p.129) Aussi, accordant une importance certaine à la sélection naturelle dans l'évolution, tout en laissant une place non négligeable à l'influence de certains facteurs internes, le pluralisme de Gould demeure darwinien.

2.4.2- « L'individu »

Gould (1982a) conçoit aussi l'individu à sa façon, d'une manière bien particulière. Chez lui, les non-adaptations⁴⁸ « must act as a higher-level analog of genetic variation, as a phenotypic source of raw material for further evolution » (Gould, 1982a, p.383). Le fait est chez lui qu'il faudrait étendre à plusieurs niveaux d'organisation le concept d'individu, reconnaître à plusieurs niveaux de hiérarchie structurelle le statut d'individu darwinien légitime : « traditional Darwinian focus on individual bodies, and the attendant reductionist account of macroevolution, will be supplanted by a hierarchical approach recognizing legitimate Darwinian individuals at several levels of structural hierarchy » (Gould, 1982, p.384). Autrement dit, selon son modèle hiérarchique (Gould, 1980, 1982a, 2006), la sélection naturelle opérerait à différents niveaux d'individualité : à celui de l'organisme, mais aussi à des niveaux inférieurs et supérieurs d'individualité (sur les gènes, les dèmes, les espèces et même les clades, par exemple). Suivant ses dires (Gould, 1982a, p.383-384), tous ces niveaux possèderaient un ensemble commun de causes et de contraintes

⁴⁸ Il est à noter que pour Gould (1982a, p.383) les non-adaptations sont principalement le résultat de l'influence des contraintes internes de développement et sont plus nombreuses que l'ensemble des adaptations directes.

évolutionnaires. Mais, chacun de ces facteurs aurait une importance différente et influencerait de manière différente l'évolution à chacun des niveaux d'individualité, suivant des processus analogues, bien que caractéristiquement différents. Aussi, la théorie que Gould (1980, 1982a, 2006) propose ne serait pas selon lui le simple prolongement systématique de la pensée darwinienne traditionnelle, à considérer le darwinisme en son sens strict. En effet, elle dérogerait en principe au réductionnisme fondamental qui fait de l'organisme l'unité de sélection. Selon la dénomination de Gould (1982a, p.386), cette théorie représenterait une sorte de « higher Darwinism ». Certes, comme il le relève, certains (p. ex. Slatkin, 1981) refusent d'employer le terme de « sélection naturelle », à proprement parler, pour désigner le processus de sélection opérant à d'autres niveaux que celui de l'organisme individuel. Mais pour certains (p. ex. Fisher (1958, p.50)), à l'instar de Gould (1980, 1982a, 2006), il serait légitime de le faire et d'appliquer le terme de « sélection naturelle » à différents niveaux d'organisation. Le cadre théorique dans lequel nous pourrions comprendre une telle application hiérarchique du principe de sélection naturelle serait différent de celui dans lequel le principe a été utilisé par l'orthodoxie, admet Gould (1982a). Néanmoins, il conserverait l'essence même de la théorie darwinienne originale et de sa logique. Il extrapolerait le champ d'action du principe de sélection naturelle à chaque niveau d'organisation, tout en considérant chaque niveau d'action de manière indépendante. « Each level must be approached on its own, and appreciated for the special emphasis it places upon common phenomena, but the selectionist style of argument regulates all levels and the Darwinian vision is extended and generalized. » (Gould, 1982a, p. 386) Simplement, à chaque niveau d'organisation (auquel correspond un niveau d'individualité), la variation présente entre chaque individu du même niveau permettrait à la sélection naturelle d'opérer. En éliminant certains individus et en préservant d'autres, de sorte que leur succès « reproducteur »⁴⁹ soit différentiel, la sélection

⁴⁹ Évidemment, la reproduction et la transmission des caractères individuels ne se produisent pas de la même façon à tous les niveaux d'organisation. La sélection fonctionne différemment, dépendamment de l'objet sur lequel elle opère, mais de manière analogue, avance Gould (1982a, p.386).

naturelle contribuerait donc bel et bien à orienter le devenir évolutif des organismes, suivant une logique darwinienne. Ainsi, selon lui (Gould, 1980; 1982a, p.386; 2006), le darwinisme ne serait pas mort, seulement à appréhender différemment, d'une manière plus abstraite et nuancée que ne l'ont fait néodarwiniens.

Chapitre III :

3- Limite de la sélection naturelle à expliquer les traits individuels; un débat contemporain entre deux conceptions de la sélection naturelle

Entre une vision négative et une vision positive, nous verrons dans le débat entre Sober (1984a, 1993, 1995) et Neander (1988, 1995a, b) en quelle mesure le caractère cumulatif de la sélection naturelle peut ou non permettre d'expliquer l'adaptation sur le plan individuel, alors que l'explication sélectionniste est d'abord populationnelle. De là, nous comprendrons que leur prise de position divergente quant au pouvoir créateur de la sélection naturelle (intrinsèquement lié à l'assertion réductionniste selon laquelle celle-ci opère au niveau des organismes individuels, lieu du changement évolutif) dépend peut-être d'un présupposé métaphysique bien particulier.

3.1- Mise en perspective générale; deux visions de la sélection naturelle

Comme nous l'avons vu plus tôt, Darwin ne concevait pas seulement la sélection naturelle de manière négative, mais aussi de manière positive; il lui accordait un certain pouvoir créateur, dans le projet d'expliquer les caractéristiques complexes du vivant. Par ailleurs, suivant la logique darwinienne, il semble intuitif de considérer que la sélection naturelle puisse effectivement créer, d'une certaine façon, de la nouveauté, permettant la genèse de complexes adaptations. Le fait est que, sans elle, l'apparition de telles adaptations semble très peu probable. Pourtant, aujourd'hui, il semble que tous ne s'entendent pas sur le réel pouvoir que l'on peut lui accorder. Malgré tout le crédit que l'on doit accorder à la logique darwinienne, certains (p. ex. Cummins, 1975; Dretske, 1988; Lewens, 2001; Lewontin, 1983; Nagel, 1977; Pust, 2001, 2004; Sober, 1984a, 1993, 1995;

Stegman, 2010; Walsh, 1998) entretiennent toujours une vision négative de la sélection naturelle, ne la considérant qu'en tant que simple filtre, alors que d'autres (p. ex. Ayala, 1970; Dawkins, 1986; Forber, 2005; Nanay, 2005; Neander, 1988, 1991a, b, 1995a, b; Matthen, 1999; Mayr, 1963; Wright, 1976), suivant la pensée darwinienne, en ont une vision positive, lui accordant un rôle créatif au sein de l'évolution.

3.1.1- Une vision négative de la sélection naturelle

Suivant l'analyse de Gould (2006, 198-229), Darwin accordait à la sélection naturelle un rôle fondamental au sein de l'évolution, dans la mesure où certaines conditions sont respectées, entre autres, quant à la nature de la variation. Mais, rappelons-le, la sélection naturelle ne crée rien ex nihilo, elle ne procède que du stock isotropique de variation, présent au sein de la population. Voilà qui explique pourquoi certains auraient une vision purement négative du rôle que peut jouer la sélection naturelle. Comme le souligne Neander (1995a, §3), plusieurs arguments, maintenant classiques, ont été avancés pour soutenir cette perspective. L'idée générale est la même : celle de n'accorder à la sélection naturelle aucun pouvoir créateur. Aussi, les partisans d'une telle vision considèrent généralement l'évolution par sélection naturelle en deux phases – l'une, de genèse au hasard de variations héréditaires (par mutation ou autres processus ontogénétiques), et l'autre, de pure sélection par réplication différentielle de la variation préexistante – n'accordant à la sélection naturelle qu'un rôle secondaire, celui de faire le tri parmi les variantes phénotypiques présentes dans une population, non pas celui de générer la variation. (Neander, 1995a, §3) Métaphoriquement, on considérerait l'action de la sélection naturelle comme celle d'un simple filtre. Une autre métaphore utilisée pour illustrer ce point de vue est celle de la sélection naturelle « pruning the tree of life » (Neander, 1995a, p.68), ne faisant qu'élaguer l'arbre du vivant, plutôt que de participer

activement à la ramification de sa structure.⁵⁰ Dans cette mesure, la sélection ne créerait pas de nouvelles formes, à proprement parler; elle ne ferait seulement que permettre aux individus les mieux adaptés de survivre en moyenne plus longtemps et de se reproduire en moyenne davantage que les autres. De tels individus auraient alors l'occasion de transmettre aux générations suivantes leurs gènes selon un ratio plus élevé. Ainsi, généralement, les plans génétiques les plus adaptatifs persisteraient et les moins adaptatifs finiraient pas s'éteindre. Mais, l'élimination de certaines lignées n'influencerait pas pour autant la structure de celles qui persistent. Contrefactuellement, on suppose que si toutes les lignées éteintes n'avaient pas été éliminées par sélection naturelle, celles qui existent actuellement existeraient néanmoins, avec les mêmes caractéristiques. Or, si les lignées actuelles demeuraient inchangées, et ce, peu importe si la sélection avait ou non éliminée les autres lignées, l'appel à la sélection naturelle deviendrait non nécessaire dans le projet d'expliquer les caractéristiques des espèces. Certes, vu les ressources limitées, la lutte pour l'existence était inévitable. Voilà qui explique que, parmi les plans génétiques ayant existé, ce sont probablement les plus adaptatifs qui ont pu persister jusqu'à ce jour. Néanmoins, la sélection qui résulte de cette compétition entre organismes ne serait donc responsable que de la persistance de certaines lignées, non pas de leur genèse. La sélection ne pourrait même pas influencer les propriétés particulières des individus sélectionnés. Voilà ce que tente aussi de faire comprendre la métaphore de Dretske (1988). Mettant en scène un excentrique collectionneur d'horloge, cette métaphore veut mettre en évidence que peu importe les critères de sélection du collectionneur, celui-ci n'a aucune influence sur les propriétés des horloges qu'il collectionne (ce qui relève plutôt de leurs états internes, ou de la manière dont elles ont été conçues par l'horloger). Sommairement donc, « the negative view » refuserait d'accorder à la sélection naturelle le pouvoir d'expliquer les traits des individus. Tout comme le veut l'analyse de Pust (2001, 2004), c'est de cette manière que nous devons comprendre cette vision de la sélection naturelle.

⁵⁰ À titre d'exemple, voilà la conception de Cummins (1975).

Toutefois, ce ne serait peut-être pas exactement dans cette perspective que Neander (1988, 1995a, b) appréhenderait cette approche, « who uses this expression for the view that selection cannot explain how genetic plans for traits originated. » (Stegmann, 2010, p.1, n.b.p.2) Le raisonnement de Neander (1995a) est simple. Il faut le lui accorder, la vision négative de Sober, du moins, stipule que « Selectional explanations [...] do not explain the phenotypic or genotypic properties of individuals. » (Neander, 1995a, p.70) Ne pouvant expliquer, ne serait-ce que partiellement, pourquoi tel ou tel trait se développe chez un individu, il semble alors que la sélection naturelle ne pourrait pas plus savoir expliquer le développement d'une adaptation (ou seulement en expliquant la survie de l'individu qui en est porteur, ce qui est insuffisant). Aux yeux de Neander (1995a, p.67), cette vision refuserait donc à la sélection naturelle le pouvoir d'expliquer le « développement phylogénétique »⁵¹ d'une adaptation et, du coup, de répondre à la « *Question de la Création* »⁵². Or, si certains adoptent une telle position, et soutiennent que l'explication sélectionniste ne peut répondre à cette question, c'est pour eux que l'objet de l'explication sélectionniste est tout autre. Le fait est, suivant Sober (1984a, §5.2), que l'explication variationnelle serait à distinguer de l'explication développementale; n'ayant pas le même objet, l'une et l'autre ne se situeraient pas au même niveau explicatif. L'explication sélectionniste, de type variationnel, se situerait au niveau populationnel, alors que l'explication développementale se situerait au niveau individuel. En tant que filtre, la sélection naturelle ne procède qu'à partir de la variation entre plusieurs individus. Sélectionnant certaines variations plutôt que d'autres, elle expliquerait le changement dans la composition d'une population, telle que la fixation de nouveaux traits. L'explication sélectionniste ne ferait donc de sens qu'au niveau populationnel. Indépendantes de la sélection naturelle, seules les mutations aléatoires seraient responsables de la création

⁵¹ Neander ne définit pas clairement ce qu'elle entend en parlant du « développement phylogénétique » d'une adaptation. Cela dit, il semble s'agir de la genèse évolutive d'une adaptation dans la lignée d'un organisme.

⁵² Nous verrons ultérieurement, à l'occasion de notre section sur la nature de la controverse, en quoi consiste exactement la « Question de la Création ». Pour le moment, simplement la considérer comme celle de savoir ce qui est à l'origine des plans génétiques codant pour les caractéristiques complexes des organismes, adaptés à leur environnement.

première des plans génétiques. Et puis, si chaque individu possède les traits qui le caractérisent plutôt que d'autres, cela ne dépendrait que de son développement et des plans génétiques qui lui ont été transmis héréditairement. Or, puisque l'explication développementale s'intéresse à la généalogie et à l'ontogénie de l'individu, elle seule devrait être à même d'expliquer l'apparition d'un trait chez un organisme particulier. Au final, la sélection naturelle serait donc inutile pour expliquer l'origine première d'un trait ou la présence d'un trait particulier chez un individu particulier. Conformément à cette position, ajoute Forber (2005, p.329), cela signifierait qu'elle ne pourrait ni expliquer les caractéristiques complexes des individus, ni en expliquer les caractéristiques simples, ou même seulement y contribuer. Évincée de ce genre d'explication (de niveau individuel), un unique rôle explicatif lui serait toujours accordé, sous certaines conditions; par sélection naturelle – de par l'explication de la persistance et de la fécondité de certains organismes – seule pourrait être expliquée la distribution ou la fréquence relative d'une adaptation dans une population. Dans cette optique, on accuserait alors la vision positive d'accorder à la sélection naturelle un pouvoir créateur sur la base d'une compréhension erronée de ses mécanismes de bases, voire même d'en avoir une compréhension lamarckienne, selon ce que rapporte Neander (1988, p.423) de certains reproches de ses détracteurs.

3.1.2- Une vision positive de la sélection naturelle

Pourtant, certains continuent de croire, lui accordant le statut de force positive, que la sélection naturelle joue un rôle créatif au sein de l'évolution. Reprenant la métaphore de l'arbre à son avantage, Neander illustre bien d'ailleurs l'idée que l'élimination même de certaines lignées possède une influence prépondérante dans l'émergence de celles qui voient le jour : « Perhaps no real gardener has ever been guilty of using the Pruning the Tree of Life metaphor to defend the Negative View. Gardeners know that annual pruning doesn't merely eliminate old growth, it also channels and directs new growth. » (Neander,

1995a, p.77) Pour les tenants de la vision positive, la sélection naturelle ne serait donc pas qu'un simple filtre, qui ne ferait qu'éliminer les plans génétiques les moins adaptés et permettre aux autres de se disperser. Aussi, ce serait pour eux une erreur de soutenir que la sélection naturelle ne peut, même partiellement, expliquer les propriétés complexes des individus, au même titre qu'elle ne peut en expliquer les propriétés simples. En fait, ce serait d'oublier qu'elle procède d'une accumulation lente et graduelle de petites variations, que l'évolution résulte d'un processus cumulatif de sélection. Dans cette optique, « it is argued that natural selection concentrates the genetic mixture, so that the development of complex adaptations becomes more probable. » (Neander, 1988, p.422) La sélection naturelle pourrait donc expliquer pourquoi une certaine proportion d'individus, dans une population, possèdent un trait donné. Mais, elle pourrait aussi expliquer pourquoi chacun de ces individus particuliers le possède en expliquant comment, d'un point de vue probabiliste, ce trait a pu se développer chez leurs ancêtres, puis chez chacun des membres de leur lignée, pris individuellement. (Ayala, 1970, p.5; Wright, 1976, p.86) Expliquant en partie les propriétés phénotypiques et génotypiques complexes d'individus particuliers, la sélection naturelle aurait donc son rôle à jouer dans la création de l'adaptation. En ce sens, la sélection pourrait répondre, ne serait-ce que partiellement, à la question de la création.

Ainsi, deux visions distinctes s'opposent quant à la manière de concevoir la sélection naturelle. À savoir s'il est légitime de lui accorder un pouvoir créateur ou non, tous ne s'entendent pas sur le type de fait que cette dernière peut expliquer. La question première semble être de savoir si la sélection naturelle peut, en plus d'expliquer des faits de niveau populationnel, expliquer aussi des faits de niveau individuel et, de facto, contribuer véritablement à expliquer la genèse des adaptations, au fil de l'évolution. Dans ce débat entre deux visions antagonistes, deux principaux acteurs auraient pris le premier plan. « Karen Neander (1988, 1995a, b) has been by far the most active proponent of the view [that natural selection can explain of individuals (severally) why they have the traits they have] and Elliott Sober (1984a, 1993, 1995) its strongest opponent. » (Walsh, 1998, p.251) Aussi, dans de ce mémoire, c'est à la perspective de ces deux principaux auteurs que nous nous intéresserons. Mais, avant d'évaluer la pertinence de ce débat et d'analyser les

différents arguments, voyons d'abord plus précisément dans quel cadre conceptuel se situe la discussion, afin de mieux comprendre de quelle nature est la controverse.

3.2- Le cadre du débat entre Sober et Neander

Il est possible de cerner quatre aspects principaux de la théorie synthétique de l'évolution par sélection naturelle : soit la variation, la dérive génétique⁵³, l'hérédité et la sélection (voir Futuyma (1979, chap.2) et Brandon (1990)). Concernant ces aspects, comme le souligne elle-même Neander (1995a, p.60), il y a certaines bases biologiques généralement admises, sur lesquelles l'on s'entendrait dans le contexte de ce débat. Voyons donc, selon elle, sur quelle base générale l'on peut entendre ici ces concepts. Comme il semblerait que ceci fasse consensus, il s'agira aussi de notre cadre conceptuel de base dans l'analyse de ce débat.

D'abord, parmi les différents facteurs à l'origine de la variation, mis à part les changements environnementaux, la dérive génétique ou même la migration, il y a la mutation :

« A mutation is a random change to a gene or gene sequence – random, not in the sense that, when a mutation occurs, its occurrence is as probable as any other outcome, but in the sense that whether it occurs is entirely independent of whether it would be adaptive that it occur. » (Neander, 1995a, p.61)

Aussi, une mutation ne produit généralement aucun changement physiologique, mais surtout, et il est important de le retenir, la plupart de ces changements seraient désastreux. En effet, puisqu'elles surviennent au hasard, au sein de systèmes complexes et organisés, de tous cohérents, les mutations seraient beaucoup plus susceptibles d'être

⁵³ Moins à propos dans le cadre de ce débat, nous laisserons d'emblée tomber la question de la dérive génétique.

délétères. Ainsi, elles perturberaient plus souvent l'équilibre précaire du système, plutôt que de le perfectionner. Seule une fraction minime des changements apportés au système par mutation seraient favorables. Ce faisant, un tel phénomène serait hautement accidentel.

Pour ce qui est de l'hérédité et de l'héritabilité, voilà ce sur quoi il serait généralement possible de s'entendre : « Inheritance is a matter of transmitting traits from generation to generation. The more likely it is that an offspring will resemble its parent with respect to a given trait, the more heritable that trait is. » (Neander, 1995a, p.60)⁵⁴ Comme le souligne Neander, cette transmission pourrait donc être autre que génétique, ne nécessitant pas de l'être par définition. Toutefois, pour éviter de complexifier inutilement la chose, dans le cadre de ce débat, tout comme dans celui de ce mémoire, nous nous en tiendrons à l'hérédité génétique. L'important ici est donc de retenir que l'on s'entend généralement pour dire que les gènes peuvent être transmis de génération en génération de manière inaltérée (ou presque), de sorte que certains traits se répètent au fil de ces générations.⁵⁵

Quant à la nature de la sélection naturelle, plus difficile à définir, l'accord des deux partis semble plus mitigé. Comme nous le verrons ultérieurement dans ce chapitre, il semblerait que Sober (1995) n'utilise le terme « sélection naturelle » que pour se référer à une phase du processus de l'évolution. Pour lui, cette expression référerait à la phase de tri dû à laquelle les individus d'une population survivent et se reproduisent de manière différentielle. Il ne s'agirait que du processus par lequel certaines variations voient au fil du temps leur fréquence relative changer au sein d'une population. Or, chez Neander (1995a), il s'agit d'un processus cumulatif plus général, comprenant plusieurs séquences de

⁵⁴ Neander (1995a, n.b.p.1) précise toutefois qu'il ne s'agit pas ici du sens populationnel que l'on accorde parfois à l'hérédité, qui dépendrait en partie de la variance populationnelle du trait transmis (Neander donne l'exemple du cœur chez l'être humain, qui devrait en ce sens être considéré comme peu héréditaire, puisqu'universel, sauf exception).

⁵⁵ En effet, dans une certaine limite, les gènes auraient un effet assez stable sur les caractéristiques des organismes qui les véhiculent, et ce, pour une gamme de contextes environnementaux différents. Toutefois, on s'entend généralement en biologie évolutionnaire pour dire que le « mapping » génotype/phénotype n'est pas direct.

production de variations et de sélections qui se succèdent et s'accumulent.⁵⁶ Mais, pour ce qui semble faire consensus dans ce débat, Neander résume assez bien le concept en en disant minimalement que : « natural selection is the non-accidental differential replication of available variation. » (Neander, 1995a, p.61) Comme nous l'avons vu plus tôt avec l'analyse de Gould (2006), la sélection naturelle surviendrait donc, en d'autres mots, lorsque certains traits confèreraient aux individus qui les présentent, dans un environnement donné, un avantage ou un désavantage sur les autres, augmentant ou diminuant ainsi leurs chances de survie et de reproduction. En terme génétique, la réplication différentielle du génotype serait donc généralement⁵⁷ le résultat des conséquences adaptatives ou maladaptatives de certains gènes sur le phénotype. « The general rule is that (ceteris paribus) if a gene, G1, confers a greater advantage than gene, G2, G1 will increase relative to G2 in the population's gene pool, and so genetic evolution by natural selection will occur. » (Neander, 1995a, p.61)

Bien évidemment, nous pourrions dire beaucoup d'autres choses pertinentes sur la nature de la variation, sur celle de l'hérédité ou celle de la sélection naturelle... Par exemple, nous pourrions élaborer sur le fait que la variation peut aussi être développementale ou sur le fait que, non seulement l'hérédité peut être autre que génétique, mais plusieurs facteurs externes influencent l'effet des gènes transmis sur le phénotype qui en résulte, voire informe le phénotype d'un individu, au même titre que ses gènes. Cela dit, nous le rappelons, l'objectif ici était d'établir certains points d'accords conceptuels de base, afin d'ensuite mieux pouvoir cerner la nature de la controverse, dans le débat entre Sober et Neander.

⁵⁶ Nous y reviendrons à l'occasion de notre section sur le pouvoir cumulatif de la sélection naturelle, où nous verrons les arguments critiques de Neander (1988, 1995a, b) contre la vision négative de la sélection naturelle.

⁵⁷ La réplication différentielle du génotype serait aussi parfois accidentelle, due à la dérive génétique par exemple. Cela dit, dans le cadre de ce débat ceci est mis de côté puisque l'on s'entend de part et d'autre sur le fait que la sélection naturelle jouerait ici un rôle majeur.

3.3- La nature de la controverse; le pouvoir créateur de la sélection naturelle remis en question de par son incapacité à expliquer les traits de niveau individuel

Maintenant, à considérer chacun des aspects que nous venons de couvrir, et qui semblent faire l'accord des deux partis, comme le mentionne Neander (1995a, p.62) « all agreed, then, that heritable variations can arise through random genetic mutation, and that natural selection selects between these variations. » Cela dit, quelle est donc la nature du désaccord entre Sober et Neander? En fait, tout reposerait sur la question de savoir quel est le pouvoir explicatif de la sélection naturelle. Alors que celle-ci, depuis la synthèse moderne, est généralement considérée comme une force majeure de l'évolution génétique, explique-t-elle vraiment l'adaptation, tel ce que soutenait Darwin? Mais, afin de savoir plus précisément ce sur quoi Sober et Neander sont en désaccord, il faudrait avant tout déterminer de quoi retourne cette question. Car, à la question générale de savoir ce qui explique l'adaptation, plusieurs types de questions peuvent être à propos (Neander, 1995a, §2).

D'abord, nous pourrions être intéressés à la question du développement individuel (« *Individual Development Question* »), qui consiste à se demander, par exemple, « *how or why does a particular individual develop his or her particular opposable thumb?* » (Neander, 1995a, p. 62) Autrement dit, il s'agirait ici de s'intéresser aux différents processus causaux qui dictent et modulent le développement ontogénique d'un trait particulier, chez un individu particulier. Pour répondre à ce type de question, on s'entend pour dire qu'il faudrait nécessairement s'attarder à décrire deux types de processus. D'une part, il faudrait décrire les processus causaux sous-jacents au mécanisme de l'hérédité, afin d'expliquer comment et pourquoi un individu particulier a hérité du génome de ses parents certains gènes plutôt que d'autres. D'autre part, il faudrait décrire les processus causaux qui influencent l'expression de ces gènes, afin d'expliquer comment et pourquoi certains traits

plutôt que d'autres se sont formés chez l'individu au cours de son développement, depuis les premiers stades embryonnaires.

Ensuite sinon, nous pourrions être plutôt intéressés à la question de la persistance (« *Persistence Question* »), qui consiste à se demander, par exemple, « *how or why did the genetic plan for an opposable thumb prosper and persist in the human population, once it arose?* » (Neander, 1995a, p. 62) Autrement dit, il s'agirait de s'intéresser aux processus causaux (ou phénomènes statistiques⁵⁸) responsables de la persistance et de la prospérité d'un trait particulier dans une population particulière. Pour répondre à ce type de question, on s'entend pour dire qu'il faudrait nécessairement s'attarder à décrire le processus de sélection naturelle, afin d'expliquer comment et pourquoi certains traits plutôt que d'autres ont prospéré et persisté au sein d'une population particulière.⁵⁹

Puis, nous pourrions aussi être intéressés à la question de la création (« *Creation Question* »), qui consiste quant à elle à se demander, par exemple, « *how did the genetic plan for an opposable thumb originate in the human species (or its ancestors)?* » (Neander, 1995a, p.63) Autrement dit, il s'agirait de s'intéresser aux phénomènes responsables de la toute première apparition d'un trait particulier chez un individu particulier et/ou dans une population particulière.⁶⁰ Mais maintenant, de quelle manière pouvons-nous vraiment répondre à la question? Sommairement, il semblerait pour Sober (1984a, 1993, 1995) que seule l'explication de type développementale serait appropriée, de manière nécessaire et suffisante. Or, pour Neander (1988, 1995a, b), l'explication sélectionniste (ou

⁵⁸ Ici, on parle de processus causaux ou phénomènes statistiques, sans s'attarder à en faire la distinction, dans la mesure où l'on ne s'entend pas dans la littérature sur la question de savoir si la sélection naturelle est bel et bien un processus causal ou seulement un phénomène statistique (voir Bouchard et Rosenberg (2004), et Matthen et Ariew (2002) pour une discussion de cette question). Aux fins de ce mémoire, nous laissons de côté cette question en raison du fait qu'il ne s'agit pas explicitement d'un point de désaccord fondamental au sein du débat entre Sober (1984a, 1993, 1995) et Neander (1988, 1995a, b).

⁵⁹ En vérité, il faudrait aussi décrire, s'il y a lieu, le processus de dérive génétique. Mais, dans le cadre de ce mémoire, nous avons mis cet aspect de côté.

⁶⁰ Ici, nous parlons de la première apparition d'un trait chez un *individu* particulier ET/OU dans une *population* particulière, en vertu du fait qu'il est difficile de dire s'il faudrait considérer qu'un trait nouveau apparaît pour la première fois d'abord chez un *individu* ou bien d'abord dans la *population* à laquelle il appartient. Il s'agit d'ailleurs d'un problème soulevé par Forber (1995, p.331), que lui aurait déjà suggéré Sober lui-même à l'occasion d'une communication personnelle.

variationnelle) contribuerait aussi à répondre à cette question. En répondant à la question de la persistance, l'explication sélectionniste permettrait d'offrir une réponse complète à la question de la création. « What is controversial is whether natural selection answers Creation questions *as well as* Persistence Questions, or whether it answers Persistence Questions *instead of* Creation Questions. » (Neander, 1995a, p.66)

Ce désaccord viendrait du fait que, d'après Sober (1984a, 1993, 1995), pour répondre à la question de la création, la sélection naturelle devrait pouvoir expliquer l'apparition première d'une adaptation chez un individu particulier. Seulement, ce serait hors de son domaine explicatif. En s'interrogeant sur le type de faits pouvant être expliqué par sélection naturelle, afin d'en évaluer le pouvoir explicatif, il apparaît à Sober (1984a, chap.5) que celle-ci n'aurait pas le pouvoir d'expliquer les traits de niveau individuel.

« Natural selection does not explain why I have an opposable thumb (rather than lack one). This fact falls under the purview of the mechanism of inheritance (Cummins 1975). There are only two sorts of individual level facts that natural selection can explain. It may account for why particular organisms survive and why they enjoy a particular degree of reproductive success. But phenotypic and genotypic properties of individuals – properties of morphology, physiology, and behavior – fall outside of natural selection's propriety domain. » (Sober, 1984a, p. 152)

Ainsi, la sélection naturelle ne pourrait expliquer que des propriétés de niveau populationnel. Elle ne pourrait donc expliquer aucune propriété de niveau individuel, tels que les traits adaptatifs particuliers des individus. Voilà ce sur quoi Neander (1988, 1995a, b) exprime son désaccord. Selon cette dernière, ce serait une erreur d'adopter une telle conception de la sélection naturelle, qui limite ainsi son pouvoir explicatif. En fait, la sélection naturelle pourrait expliquer de telles propriétés, du moins en partie; pour une explication complète de certains traits individuels, elle serait donc nécessaire. Comme le souligne aussi Forber (2005, p.329), voilà ce qui serait à l'origine de la controverse. Que la sélection naturelle soit utilisée en biologie évolutionnaire pour divers types d'explications n'est pas remis en doute. Ce qui est matière à controverse concerne le type de fait

qu'explique la sélection naturelle, à savoir si elle peut expliquer les traits d'organismes individuels, dont leurs traits adaptatifs.

3.4- Pertinence du débat

Afin de cerner la pertinence d'un tel débat, à propos du type de phénomène que peut expliquer la sélection naturelle, Stegmann (2010) tente d'en établir la significativité. Certainement, le débat est selon lui d'une grande importance, dans la mesure où il pourrait nous permettre de comprendre le pouvoir explicatif de la sélection naturelle, ce qui est d'un intérêt certain pour les philosophes et les biologistes. Mais surtout, l'analyse des arguments que proposent les partisans de la vision négative permettrait de mieux comprendre leur perspective, à priori contre-intuitive⁶¹. Ceci nous permettrait de déterminer la portée de leurs arguments ainsi que les implications réelles de leurs conclusions, quant au pouvoir créateur de la sélection naturelle. Le fait est qu'il semble pour certains (Neander, 1995; Nanay, 2005) qu'une telle vision entraîne des conséquences logiques d'envergure, particulièrement en ce qui a trait à la capacité de la sélection naturelle à expliquer l'adaptation. En effet, si « According to the Negative View, selection cannot explain why a particular individual has trait G rather than B; so, when G is an adaptation, it cannot explain why the individual has adaptation G, rather than B » (Stegmann, 2010, p.62). En ce sens, la sélection naturelle ne pourrait donc expliquer l'adaptation. Pourtant, bien que Stegman (2010, p.62) adhère à l'idée que la sélection naturelle ne puisse expliquer pourquoi un individu particulier possède un trait G plutôt que B, il affirme qu'il s'agit d'une pente fatale que de croire que la sélection naturelle, suivant cette logique, ne puisse expliquer

⁶¹ En effet, comme le souligne Stegmann (2010, p.62), la vision négative de la sélection naturelle semble contre-intuitive dans la mesure où elle stipule que malgré l'impact causal que la sélection peut avoir eu évolutivement par le passé, celle-ci ne pourrait expliquer pourquoi, maintenant, un individu particulier possède les traits qui le caractérisent.

l'adaptation de manière générale. Aussi soutient-il que le débat est exagéré en cette mesure. À son avis, une telle déduction ne suit que du postulat selon lequel seul le fait d'expliquer pourquoi un individu particulier possède l'adaptation G plutôt que B revient à expliquer l'adaptation, ce qu'il considère questionnable. En effet, ceci n'est peut-être pas tout; il est raisonnable de penser qu'une explication complète de l'adaptation pourrait impliquer l'explication de faits populationnels la concernant. De toute évidence, certains phénomènes se rapportant à l'adaptation concernent des faits de niveau populationnel – il n'y a qu'à penser à la propagation ou à la prévalence d'une adaptation au sein d'une population, ou bien, à la composition momentanée d'une population (qui sont des phénomènes populationnels que même Sober (1984a, 1993, 1995) considère explicables par sélection naturelle). Mais, à notre avis, le point de Neander (1988, 1995a, b) n'est pas tant de soutenir que, selon la vision négative, plus rien qui soit en rapport à l'adaptation ne puisse être expliqué par sélection naturelle. À la question de savoir ce qui explique l'adaptation, comme nous l'avons vu plus tôt, ce serait bien pour Neander la question de la création (celle de savoir ce qui explique la genèse d'une adaptation) qui serait au centre de la controverse, non pas celle du développement individuel d'une adaptation ou même celle de la persistance d'une adaptation dans une population. D'un côté comme de l'autre, l'on s'entend pour dire que pour répondre à la question du développement individuel d'une adaptation, l'appel à l'explication développementale est nécessaire, alors que pour répondre à celle de la persistance d'une adaptation, depuis son émergence, c'est l'appel à l'explication variationnelle qui le serait. De manière directe, seule serait controversée la nécessité de faire appel à l'explication sélectionniste afin de répondre à la question de la création. Toutefois, soutient Neander (1995a, p.63-67), bien que la question du développement individuel d'une adaptation et même celle de la persistance ne soient pas directement impliquées, celles-ci seraient néanmoins indirectement touchées, comme si elles étaient « infectées », dit-elle, par le noyau de cette controverse.

D'une part, une réponse complète à la question du développement individuel d'une adaptation impliquerait aussi, pour Neander (1995, p.64), le fait de répondre à la question de sa création. Évidemment, Neander est pleinement consciente du fait que le pouvoir de la

sélection naturelle à expliquer les traits des individus est limité de manière considérable. Pour elle aussi, la sélection n'aurait aucun effet sur le développement ontogénétique particulier ou même sur le plan génétique déjà constitué de chaque individu (une fois leurs gènes reçus par hérédité des parents). Toutefois, soutient-elle, pour avoir une réponse complète à la question de savoir pourquoi une adaptation particulière est présente chez un individu particulier, il faudrait aussi savoir expliquer comment le plan génétique de cette adaptation est d'abord apparu dans le pool génétique duquel il est originaire. Pour Neander, l'appel à l'explication sélectionniste, de type variationnel, serait donc nécessaire. Or, pour Sober (1984a, §5.1), les explications variationnelles sont non pertinentes⁶² dans les explications de niveau individuel, tels que les explications relatives au développement individuel. La question du développement individuel d'une adaptation semble alors devenir aussi sujet à controverse, bien qu'indirectement. Pour une réponse complète à ce type de question, on ne s'entendrait pas à savoir s'il l'on doit faire intervenir ou non l'explication sélectionniste.

D'autre part, bien qu'une réponse complète à la question de la persistance d'une adaptation, quant à elle, n'implique pas nécessairement le fait de répondre aussi à la question de la création – qu'à présupposer la présence du trait chez certains individus d'une population ancestrale et expliquer pourquoi ceux-ci ont persisté et prospéré plutôt d'autres – Neander (1995a, p.66-67) soutient que ce qui devient controversé est de s'entendre à savoir si la sélection naturelle peut répondre à la question de la création *aussi bien* qu'à celle de la persistance ou si elle répond à la seconde question *plutôt* que de répondre à la première. Car, alors que le point de Sober (1984a, §5.2) est d'avancer que la sélection naturelle répond à la question de la persistance d'une adaptation *plutôt* qu'à celle de la création, Neander (1995a) soutient que c'est en répondant à la question de la persistance que l'explication sélectionniste contribue *aussi* à une réponse complète quant à la question de la création.

⁶² Dans notre section sur la conception de l'explication de Sober (1984a), nous verrons plus en détail de quoi retourne selon lui la pertinence explicative.

Si la controverse qui entoure la question de la création affecte la manière dont on peut concevoir ces autres questions relatives à l'adaptation (celle du développement individuel et celle de la persistance) voilà qui justifie la pertinence d'un tel débat, quant au pouvoir explicatif de la sélection naturelle. À savoir en quelle mesure l'explication relative à la question du développement individuel implique ou non l'appel à la sélection naturelle ou, plus important encore, en quelle mesure l'explication relative à la question de la persistance peut être impliquée ou non dans l'explication relative à la question de la création, voilà qui devrait nous éclairer sur le pouvoir créateur réel de la sélection naturelle. Du moins, ceci nous permettra de mieux comprendre de quoi dépend la vision négative de Sober (1984a, 1993, 1995), tout comme de quoi retourne la conception positive de Neander (1988, 1995a, b), relativement au pouvoir de la sélection naturelle. Peut-être est-il vrai, comme le soutient Stegmann (2010, p.62), que Neander (1995a) exagère les implications logiques qui découlent véritablement de la vision négative. Il reste que le pouvoir créateur de la sélection naturelle, tel qu'on le concevait de manière classique depuis Darwin, semble lourdement remis en question par Sober (1984a, 1993, 1995). En effet, si la sélection naturelle ne peut expliquer, ne serait-ce que partiellement⁶³, pourquoi un individu particulier possède tel ou tel trait, il semble qu'il faudrait alors admettre que la sélection naturelle ne peut expliquer pourquoi cet individu possède telle ou telle adaptation. Or, si de tels arguments concernant son pouvoir explicatif s'avèrent exacts, bien qu'elle puisse tout de même expliquer, par exemple, la distribution populationnelle d'une adaptation, il semble que nous ne pourrions plus considérer la sélection naturelle comme la cause première, ou la force créatrice à la genèse de l'adaptation. À tout le moins, le fait de pouvoir accorder ou non à la sélection naturelle un pouvoir créateur semble dépendre de sa capacité à expliquer ou non l'origine première d'un trait. Comme le dit Forber : « The creativity of selection seems closely related to the phenomenon of origination of traits. So the idea that natural

⁶³ Dans la mesure où, comme le veut Neander (1995a), la sélection naturelle peut expliquer l'origine première d'un trait dans une population ancestrale, elle peut alors partiellement expliquer la présence de ce trait chez l'un des individus qui en descendent.

selection has creative power can be understood as a claim that selection explains the origin of a trait. » (Forber, 2005, p.331)

3.5- Entrée en matière argumentative; Darwin répondait-il vraiment à la même question que Paley?

Comme nous l'avons vu plus tôt, Paley (1803) avait cherché à comprendre d'où provenait, ou comment l'organisation complexe du vivant avait pu émerger, de sorte que chaque système fonctionnel soit aussi bien adapté à son environnement. Avançant pour sa part une explication divine, du design, il nous faisait remarquer que la genèse des diverses adaptations complexes du vivant semble très peu probable à l'état de nature, si ce n'était que du hasard. Puis, faisant appel à la sélection naturelle, Darwin avait tenté de démontrer que l'organisation complexe des systèmes fonctionnels du vivant était beaucoup plus probable que ce qu'on avait pu jusque-là le concevoir. À considérer comme le produit graduel et cumulatif d'un long processus de sélection, les diverses adaptations du vivant voyaient selon lui leur genèse explicable à l'état naturel, sous l'impact des pressions environnementales, sur plusieurs générations. Décrire le processus de sélection naturelle semblerait alors permettre, intuitivement, d'expliquer la création de nouveautés évolutives adaptatives. Dans cette optique, Darwin offrirait alors une réponse alternative à la question originale de Paley, qui serait d'ailleurs l'équivalent moderne de la question de la création, soutient Neander (1995a, p.62).

Or, pour Sober (1984a, §5,2), un raisonnement de ce genre comprendrait une erreur logique; en attribuer ainsi à la sélection naturelle un pouvoir créateur répondrait d'une mauvaise description de la dialectique selon laquelle Darwin tentait d'expliquer pourquoi les êtres vivants sont adaptés à leur environnement. En fait, au dire de Sober (1984a, p.150), Darwin ne répondrait pas à la même question que ses prédécesseurs, soit celle de la création; son explication de l'évolution des caractéristiques adaptatives du vivant se ferait

dans un « contexte contrastif »⁶⁴ différent de celui qui précède la révolution darwinienne. Mais, pour le comprendre, il faut en savoir davantage sur la manière dont il serait approprié de juger d'une explication, d'après Sober.

3.5.1- L'explication, selon Sober; l'art de montrer pourquoi un phénomène se produit, plutôt qu'un autre

Dans son analyse de différentes façons de concevoir la connexion entre l'explication et la prédiction, Sober (1984a, §5.1) s'attarde à un aspect de l'explication qu'il considère comme partie intégrante de la discussion philosophique qui entoure l'idée de l'explication scientifique. Pour certains (p. ex. Salmon 1975; Lewis 1986a), l'explication identifie les causes d'un événement. Or, pour Sober, l'explication n'aurait qu'à montrer comment l'événement expliqué est intriqué dans une structure causale particulière : « Causal explanation and equilibrium explanation have in common something that I can only describe vaguely. Both explain an event by showing how it is "embedded in a causal structure". » (Sober, 1984a, p.141-142) L'explication d'un phénomène n'aurait donc pas nécessairement à en identifier précisément les causes. En fait, Sober rejette la thèse de Lewis (1986b), refusant « the idea that causes are necessary for their effects » (Sober, 1984a, p.140). Mais encore, il soutient que « frequently the things that are necessary are not causes » (Sober, 1984a, p.140). Ainsi, Sober (1984a, §5.1) soutient que ce qui explique un état de fait n'en serait pas nécessairement la cause et que, vice versa, toutes causes ne seraient pas nécessairement pertinentes dans l'explication de cet état de fait.

D'abord, Sober (1984a, p.136-139) soutient que le « fitness », à titre d'exemple (exemple qui est d'ailleurs ici pour nous particulièrement à propos), aurait un certain pouvoir explicatif, et ce, bien que nous ne puissions pas évaluer le fitness d'un organisme

⁶⁴ Traduit de l'anglais « contrastive context ».

de par la simple observation de son état actuel de survie et de reproduction, le « fitness » étant rétrodicté, plutôt que prédit.⁶⁵ Réitérant ses propos (d'abord tenus en §3.1) :

« an organism's overall fitness may explain why it lives or dies, but the organism's having the overall fitness it does does not cause it to live or die. The reason overall fitness is explanatory is that it provides a summary picture of the constellation of *possible* sources of mortality that are arrayed against an organism. However, citing an organism's overall fitness fails to pinpoint its *actual* cause of mortality. Explanation must describe causal structure; but it needn't do so by "saying what the cause is." » (Sober, 1984a, p.139)

Puis, le type d'explication qu'il qualifie d' « equilibrium explanation »⁶⁶, à distinguer de « l'explication causale » (Sober, 1983b), serait selon lui justement la démonstration du fait que :

« the actual cause of an event is, in a sense, explanatorily *irrelevant*. It shows that the identity of the actual cause doesn't matter, as long as it is one of a set of possibilities of a certain kind. Disjunctive properties do not cause, but they can explain. » (Sober, 1984a, p.140)

Ainsi, Sober accorde à certaines choses le pouvoir d'expliquer certains phénomènes sans en être la cause, comme il accorde au « fitness » le pouvoir d'expliquer la survie et la mort d'un organisme, sans toutefois en être la cause. Mais encore, il affirme que certaines propositions nous informant sur les causes d'un événement, bien qu'elles puissent être vraies, ne nous permettent pas nécessairement de l'expliquer de manière appropriée. Parfois, c'est que l'explication d'un événement, plutôt que d'en identifier les causes,

⁶⁵ Sober (2001) donne cependant une conception plus nuancée du fitness et de son pouvoir explicatif. Pour une analyse plus poussée de la question, se référer aussi à Bouchard (2008).

⁶⁶ Pour Sober (1983) « equilibrium explanation shows how the event would have occurred regardless of which of a variety of causal scenarios actually transpired » (p.202) « Equilibrium explanations present disjunctions of possible causal scenarios; the actual cause is given by one of the disjuncts, but the explanation doesn't say which. » (p.204) Ainsi, à son avis, « an event can be explained in the face of considerable ignorance of the actual forces and initial conditions that in fact caused the system to be in its equilibrium state. In this circumstance, we are, in one natural sense, ignorant of the event's cause, but explanation is possible nonetheless. » (p.209)

procèderait en rendant non-nécessaire le fait de les identifier. (Sober, 1984a, p.141) Cela dit, même pour ce qui est de l'explication causale, il faudrait savoir identifier quels processus causaux sont pertinents ou non d'un point de vue explicatif. Car, parmi l'ensemble des processus causaux impliqués dans un état de fait particulier, tous ne seraient pas nécessairement pertinents, afin de répondre véritablement à la question à propos. Aussi faut-il savoir ce que signifie le fait de déterminer de manière pertinente la ou les causes d'un événement. Or, soulève Sober (1984a, p.141), la pertinence explicative d'une cause dépendrait du contexte de demande. Ce serait en fonction de ce dernier que nous devrions déterminer quel type d'explication est pertinent ou non parmi un ensemble d'hypothèses explicatives alternatives. Lorsque l'on se trouve devant une question à répondre, il faudrait donc effectuer une tâche de discrimination particulière.

Pour ce qui est d'expliquer l'occurrence d'un événement qui se donne à l'observation, une façon de choisir quelle hypothèse adopter est de pencher en faveur de celle à partir de laquelle l'occurrence du phénomène en question nous apparaît être la plus probable. Ainsi, comme l'avait fait remarquer avant lui Hacking (1965) et Edwards (1971), Sober (1984a, p.142-143) soulève que l'un des facteurs utilisés pour déterminer la plausibilité d'une hypothèse est son degré de vraisemblance⁶⁷ (« likelihood »). Simplement, l'observation donne davantage de poids (de vraisemblance) à l'hypothèse selon laquelle l'événement à expliquer semble le plus probable, plutôt qu'à celle qui en fait un événement qui semble moins probable, voire improbable. Cela dit, l'invraisemblance d'une hypothèse, en soi, ne nous permettrait pas pour autant de lui refuser tout pouvoir explicatif.

« There is nothing inherently mysterious about improbable events; they are rendered intelligible in the same way their probable counterparts are. An event is rendered comprehensible in this case by showing how it is the effect – whether probable or not – of a given

⁶⁷ Mais, voilà qu'il ne faut cependant pas confondre avec la probabilité d'une hypothèse donnée. (Sober, 1984a, p.143, n.b.p.3) Souvent, en vertu de diverses circonstances possibles, les probabilités réelles selon lesquelles un événement aurait pu se produire tel que décrit sont impossibles à connaître ou demandent certaines connaissances de plusieurs facteurs sous-jacents et qui dépassent l'observation.

causal process. Explanation need not show that the event was to be expected. » (Sober, 1984a, p.143)

Une hypothèse vraie pourrait donc avoir un certain pouvoir explicatif, et ce, même si elle fait de son objet un événement dont l'occurrence semble peu probable. D'un point de vue déterministe, une telle explication serait seulement considérée comme incomplète, sans être complètement non explicative. Et, si dans le cas contraire, on ne présuppose pas que la nature est déterminée, on devrait même accepter qu'il arrive qu'une explication idéale complète puisse avoir comme objet un événement qu'elle appréhende comme improbable. Sans présupposer dans son concept d'explication que la nature est déterminée, Sober (1984a, p.144) considère simplement qu'un événement est expliqué si l'on décrit comment il est intriqué dans la structure causale dont il est le produit, que celle-ci soit déterministe ou non⁶⁸. Seulement, puisqu'il est en faveur d'un idéal scientifique déterministe à partir duquel mesurer la valeur d'une explication, la vraisemblance d'une explication nous permettrait selon lui d'apprécier, bien que de manière imparfaite, en quelle mesure une hypothèse donnée peut expliquer un événement observé; plus un événement semble probable selon une explication, plus cette dernière serait complète. Ainsi, la vraisemblance d'une hypothèse explicative nous permettrait, dans une certaine mesure, de juger de sa plausibilité générale et de son pouvoir explicatif. Malgré tout, ce ne serait qu'une dimension de son pouvoir explicatif; la vraisemblance d'une explication, *en elle-même*, ne serait qu'un facteur nous permettant de juger de la plausibilité générale d'une hypothèse, et donc de son pouvoir à expliquer un événement donné... Le fait est que, suivant Dretske (1973), Sober soutient aussi que : « An event is explained by showing why it, *rather than some contrasting alternative*, occurred. » (Sober, 1984a, p.145) Ainsi, la vraisemblance d'une hypothèse dépendrait aussi de la probabilité relative que cette hypothèse accorde à un événement, *par rapport* aux autres événements dont l'occurrence aurait pu être envisagée. Chez Sober, l'idée de vraisemblance nous permettrait de faire sens de la proposition selon

⁶⁸ Il semble a priori contradictoire de concevoir que la causalité d'un événement puisse faire sens sans exiger un déterminisme. Le fait est que c'est dans une perspective théorique probabiliste que Sober (1984a, p.144, n.b.p.5) envisage l'idée, se référant entre autres à Dretske et Snyder (1972) ainsi qu'à Cartwright (1979).

laquelle est explicatif le fait de dire pourquoi un événement *a*, *plutôt que A*, est survenu. Sous cette perspective, « An account explains why one event rather than another occurred only if it says that the former was more probable. » (Sober, 1984a, p.146)⁶⁹ En accord avec l'idée de vraisemblance, plus une explication ferait valoir un événement comme probable par rapport aux événements alternatifs possibles, plus il s'agirait d'une bonne explication. Sans présupposé déterministe, même un événement improbable pourrait donc être expliqué, et ce, par contraste avec un événement encore moins probable (pourvu que les événements expliqués soient appréhendés comme s'ils étaient intriqués dans une structure causale à caractère probabiliste).

Nous avons maintenant une meilleure idée du concept d'explication qu'utilise Sober (1984a, chap.5). Voilà qui nous permettra de mieux comprendre la position de celui-ci quant au pouvoir explicatif de la sélection naturelle. Sommairement, pour expliquer un événement il faudrait montrer en quelle mesure la probabilité de son occurrence était supérieure à celle d'une alternative contrastante. Le type d'alternative contrastante à considérer dépendrait simplement du contexte de demande. Ainsi, dépendamment de la question à laquelle on tente exactement de répondre, le type d'alternative contrastante impliquée dans une hypothèse explicative donnée nous permettrait de juger de la pertinence de cette dernière. Voilà un principe important qu'utilise Sober (1984a, §5.2) afin de discriminer différentes hypothèses explicatives, notamment quant à la question de la création, en biologie évolutionnaire.

⁶⁹ Sober (1984a, p.146, n.b.p.8) souligne que d'après Van Fraassen (1980, p.128), cette idée aurait été d'abord suggérée par Bengt Hansson, dans un manuscrit non publié.

3.5.2- La révolution darwinienne; une différente manière d'expliquer l'évolution, un nouvel objet (suite à la question de savoir si Darwin répond à la question de la création)

À partir du principe selon lequel il serait possible d'identifier à quel type de question peut répondre une hypothèse explicative – sur la même base que l'on peut juger de sa valeur ou de sa pertinence, en s'intéressant au type d'alternatives contrastantes auxquelles elle peut opposer le phénomène qui fait l'objet de son explication – Sober (1984a, §5.2) fait alors une distinction entre la théorie lamarckienne, notamment, et la théorie darwinienne de l'évolution. Le fait est que, selon lui, bien que l'une et l'autre tentent d'expliquer l'évolution, celles-ci procèderaient d'un différent contexte contrastif. La théorie lamarckienne, développementale, tenterait d'expliquer la raison pour laquelle les *organismes* qui composent chaque espèce se sont graduellement transformés, au cours de l'évolution. Quant à elle, la théorie darwinienne, sélectionniste (variationnelle), tente plutôt d'expliquer pourquoi les *espèces* ont évolué. (Sober, 1984a, p.148-150)

D'un côté, avec Lamarck (1809), ce serait suivant une tendance progressive, graduelle et continue que l'évolution mènerait chaque forme de vie à se complexifier sous l'effet de forces évolutives circonstancielles. Selon l'influence des conditions locales, en fonction de certains besoins, l'usage et le non-usage de certains organes auraient lentement induit certaines modifications particulières chez les organismes de chaque lignée. Voilà ce qui leur aurait permis de se perfectionner, au fil des générations, de s'adapter. Évoluant dans différents contextes, les organismes se seraient graduellement modifiés de différentes manières. Certaines lignées se seraient alors lentement distancées, menant à l'évolution différentielle des espèces. Ainsi, dépendamment des conditions locales, il serait possible d'expliquer pourquoi certains organismes ont développé un trait donné plutôt qu'un autre. La présence d'arbres dont les feuilles ne se situent qu'à une hauteur élevée, par

exemple, pourrait expliquer pourquoi les girafes ont développé un long cou, plutôt qu'un court cou.

De l'autre côté, avec Darwin, l'évolution des espèces serait le résultat d'un processus de sélection menant au succès reproducteur différentiel de certains individus, plutôt que d'autres, au sein d'une population. Il serait très difficile de cerner précisément toutes les forces évolutives impliquées (à considérer la mutation, la migration, la dérive génétique, etc.) ainsi que tous les facteurs causaux responsables de la trajectoire évolutive d'une population (toutes les raisons particulières pour lesquelles chaque individu a pu se reproduire ou non tel qu'il a pu le faire, toutes les causes actuelles de mortalités, etc.)⁷⁰, souvent mêmes inconnus. Mais, la théorie darwinienne ne s'encombre pas de tous ces détails, non-pertinents pour un tel type d'explication. Selon cette théorie, seul le fait de savoir que les individus inadaptés d'une population sont éliminés en plus grande proportion que les autres, statistiquement, est suffisant pour expliquer un glissement dans la composition d'une population. Ainsi, dépendamment des pressions de sélection, il serait possible d'expliquer pourquoi une fréquence relative élevée d'individus, au sein d'une population, présente un trait donné, plutôt qu'un autre. La présence d'un prédateur dans un environnement couvert de neige, par exemple, pourrait expliquer pourquoi une fréquence relative élevée d'individus, au sein d'une population de lièvres, présente un pelage blanc, plutôt qu'un pelage brun.

Toutefois, suivant Sober (1984a, p.150-151), pour que la sélection naturelle puisse être considérée comme la cause d'un changement évolutif, de par l'élimination différentielle des individus d'une population, deux clauses seraient nécessaires : une clause *ceteris paribus*, de sorte qu'aucune autre cause majeure ne soit impliquée dans le changement, et une clause de *stabilité*, de sorte que les individus sélectionnés aient des caractéristiques à peu près stables au fil du temps. Vu la clause *ceteris paribus*, seule la composante de sélection influencerait la survie et la reproduction différentielle des

⁷⁰ En effet, la théorie darwinienne n'utilise que le « fitness » général des organismes. À noter que le fitness, en tant que sommaire des causes possibles de mortalité, sans être la cause précise de la mort de chaque individu, pourrait néanmoins l'expliquer, au dire de Sober (1984a, p.139).

individus de la population. Mais, souligne Sober (1984a, p.151), c'est la composante de *stabilité*, le fait que les traits sélectionnés sont *héréditaires*, qui expliquerait pourquoi les traits des individus sélectionnés sont transmis, persistent et se diffusent de génération en génération au sein de la population. Il serait donc nécessaire de considérer comme minimalement stables les caractéristiques des individus, sans quoi nous ne pourrions envisager que la sélection puisse produire du changement. À considérer un événement de sélection isolé, le changement induit ne se situerait donc qu'au niveau populationnel. La sélection naturelle pourrait expliquer pourquoi une certaine proportion d'individus, au sein d'une population, possèdent un trait donné, plutôt qu'un autre. Mais, elle ne pourrait expliquer pourquoi un individu particulier possède un trait particulier, *plutôt* qu'un autre (Sober, 1984a, p.149-153). Si la sélection était à même d'expliquer pourquoi « je » possède un pouce opposable (suivant l'exemple original de Sober (1984a, p.152), elle devrait être capable de justifier pourquoi « je » présente ce trait, *plutôt* que l'absence de celui-ci, ou *plutôt* que tout autre trait. En fait, que « je » présente ce trait ou non dépend plutôt des mécanismes d'hérédités, avance Sober (1984a, p.152), à l'instar de Cummins (1975).

D'après le raisonnement de Sober, Lamarck (1809) offrirait donc une explication possible à la question de la création et non Darwin.⁷¹ Le point de Sober (1984a, p.148-149) est que l'explication lamarckienne et l'explication darwinienne répondraient de deux différentes stratégies d'analyse (l'une développementale et l'autre variationnelle). L'une et l'autre tenteraient simplement d'appréhender l'évolution sous différents angles et de répondre à différentes questions évolutionnaires. S'inspirant de Lewontin (1983), Sober (1984a, §5.2) discerne alors l'explication dite « développementale », de niveau individuel, et l'explication dite « variationnelle », de niveau populationnel. La pertinence de cette distinction se situe au niveau du fait que l'explication développementale arrive à expliquer des faits de niveau populationnels de par l'agrégat de faits de niveau individuel, alors que l'explication variationnelle procède autrement, étant irréductiblement de niveau

⁷¹ À noter que ceci est une interprétation de la position de Sober (1984a, p.150) inspirée de celle qu'en a Neander (1995a, p.66). En fait, Sober (1984a) ne fait jamais explicitement référence à la « Question de la Création » comme telle.

populationnel. Avec l'explication variationnelle, le changement populationnel ne serait pas expliqué à partir du fait que les individus qui composent la population se sont transformés, mais plutôt à partir du fait que les caractéristiques de chacun varient de l'un à l'autre. « This is the essence of variational explanation », nous dit Sober (1984a, p.149).

Pour illustrer ses propos, et établir plus clairement le contraste entre ces deux types d'explication, Sober (1984a, p.149; 1995, p.384) fait une analogie... Sommairement, il nous expose une situation où plusieurs étudiants doivent passer un test d'admissibilité afin de cheminer d'un niveau de scolarité au suivant, soit de la 2^e année à la 3^e. Si l'on admet, aux fins de l'exemple, que ces étudiants doivent avoir la capacité lire pour être admis, alors il s'en suit que tous les étudiants de la classe de 3^e sauront lire. Mais maintenant, comment expliquer cette caractéristique chez les individus de ce groupe? D'un point de vue développemental, en nous basant sur leurs expériences personnelles antérieures ainsi que sur la condition psychologique de chacun, nous pourrions tenter d'examiner pourquoi chacun de ces individus, isolément, a acquis les aptitudes de lectures suffisantes à passer le test. À partir de chacune de leur histoire individuelle particulière, nous comprendrions pourquoi tout un chacun a développé cette caractéristique, mais aussi, par agrégat, pourquoi tout le groupe la possède. D'un point de vue sélectionniste, la manière de procéder est différente, on fait abstraction des faits de niveau individuel. Les faits de niveau populationnel ne sont pas appréhendés comme les condensés agrégés de faits de niveau individuel. Contrairement à l'explication développementale, afin expliquer pourquoi tous les étudiants de la classe de 3^e possèdent la capacité de lire, l'histoire individuelle de chacun importe peu; inutile d'expliquer pourquoi tel ou tel étudiant particulier est capable de lire, dans la mesure où seuls les étudiants possédant cette capacité sont admis à la 3^e. Comme avec l'explication darwinienne de l'évolution, on retrouve ici une composante sélectionniste (le test d'admissibilité), qui nous assure que seuls les étudiants de 2^e possédant cette capacité seront admis à la 3^e. Puis, ici aussi, il faut assumer une certaine persistance du trait considéré, de sorte que les individus ayant passé le test à la 2^e, savent toujours lire à la 3^e. Encore une fois, c'est cette composante de stabilité qui nous permet d'accorder à la composante sélectionniste la capacité de produire un certain changement

dans la composition du groupe. D'une classe composée d'individus ne possédant pas les mêmes capacités de lecture, nous passerions à une classe dont tous les étudiants possèdent un niveau suffisamment élevé de lecture. En admettant que cette sélection procède d'un ensemble d'individus en stase, le changement n'est pas expliqué en vertu du développement des individus qui composent le groupe, mais plutôt en vertu de la variation qu'ils présentent entre eux. Aussi, si l'explication sélectionniste, de type variationnel, nous renseigne sur le changement dans la composition du groupe, entre la classe de 2^e et celle de 3^e, elle ne nous explique pas pourquoi un individu particulier donné possède la capacité de lire, plutôt qu'une autre. Dans cette explication, si un individu possède cette caractéristique à sa 3^e année de scolarité, ce n'est pas en fonction de la composante sélectionniste, qui n'a pas ce pouvoir explicatif, mais en fonction de la composante de stabilité. Mais, cela ne nous explique pas pourquoi il a acquis cette capacité avant d'avoir à subir ce test. Certes, tout comme l'explication développementale, l'explication sélectionniste nous renseigne à la question de savoir pourquoi les étudiants de 3^e année de scolarité ont la capacité de lire, mais en appréhendant la question sous un angle différent, l'une et l'autre dans un différent contexte contrastif : la première, en s'intéressant à la raison pour laquelle *chaque* étudiant d'une classe de 3^e possède cette caractéristique, et la seconde, en s'intéressant à celle pour laquelle *tous* la possèdent.

L'évolution par sélection naturelle (comme nous l'avons vu avec l'analyse de Gould (2006, chap.2) du paradigme darwinien) consisterait en une sorte de glissement de la sphère des variations isotropes que l'on peut retrouver au sein d'une population. Contrairement aux théories qui précèdent la révolution darwinienne, il ne s'agit plus d'expliquer les faits de niveau individuel pour ensuite en extrapoler les conséquences au niveau populationnel.⁷² Il semblerait que le projet de Darwin était devenu d'expliquer pourquoi une *population* était composée d'individus possédant certains traits, plutôt que d'*individus* en possédant certains autres. Selon l'interprétation (assez juste, à notre sens) que fait Neander de la position de Sober (1984a, p.150), pour ce dernier :

⁷² Comme nous l'avons vu, Sober (1984a, p.150) décrit le changement populationnel chez Darwin comme la conséquence « of individual stasis plus individual selection ».

« When Darwin explained the wondrous adaptedness of living things, he did so, not by explaining why *the creatures that exist have the adaptations they do*, but rather by explaining *why the creatures that exist are the ones with those adaptations*. » (Neander, 1995a, p.66)

L'objet de l'explication aurait donc changé : les faits populationnels ne se situeraient pas dans le même contexte contrastif qu'avant la révolution darwinienne. « Part of Darwin's revolution was to embed the problem of "explaining organic diversity" in a new contrastive context. » (Sober, 1984a, p.150) Dorénavant, ce serait le changement de niveau populationnel qui prendrait l'avant-plan sur le changement de niveau individuel. Ainsi, dans la mesure où les changements de niveau populationnel ne résulteraient pas simplement de l'agrégat de changements de niveau individuel, l'explication darwinienne aurait un caractère de niveau irréductiblement populationnel. D'ailleurs, Mayr (1963, p.5), Sober (1980; 1984a, p. 147, 150) et Walsh (1998, p.252) avancent que cette conversion, d'une pensée individuelle (essentialiste) à une pensée populationnelle, serait l'une des contributions majeures de la théorie darwinienne originale. Dès lors, il ne s'agissait plus de s'intéresser à l'histoire développementale des individus, afin d'expliquer les phénomènes populationnels; l'explication darwinienne pouvait répondre à la question du changement populationnel, sans avoir à se soucier de celui qui peut se produire au niveau individuel. Voilà pourquoi Darwin répondrait à la question de la persistance d'un trait existant dans une population, certes, mais non à celle de la création, du moins, suivant ce que semble soutenir Sober (1984a, p.150). Du coup, pour Sober, ce serait comme si, avec Darwin, répondre à la question de la création était devenu superflu dans l'explication de l'évolution des espèces. (Neander, 1995a, p.66) Cela dit, Sober ne refuse pas d'accorder à la sélection naturelle le fait de jouer quelque rôle que ce soit dans l'évolution du vivant (notamment au niveau populationnel). Seulement, il rejette l'idée qu'il s'agisse de la force majeure de l'évolution, « the overwhelmingly most powerful force of evolution » (Sober, 1984a, p.153-154), alors qu'il semble pour lui que le problème de la nouveauté évolutionnaire ne peut être résolu (la nouveauté évolutionnaire expliquée), qu'en montrant en quoi la création première de nouveaux traits est un événement intriqué (« embedded ») dans la structure

causale d'une théorie développementale de la phylogénie. Or, « it is the idea that natural selection is the overwhelmingly most powerful force of evolution that makes the prospects dim for a developmental account of the origin of species. Natural selection stands in opposition to endogenous constraints. » (Sober, 1984a, p.154) Aussi, au dire de Sober (1984a, p.155), bien que l'idée de contraintes endogènes ne soit pas nécessairement étrangère à la théorie générale de l'évolution, en essence, elle l'est au paradigme variationnel, ce qui ferait de ce cadre théorique un frein à notre compréhension de l'évolution.

Afin d'éviter de tirer des conclusions erronées sur la perspective évolutionniste de Sober (1984a), il est important ici de glisser un mot sur ses intentions... « The idea of endogenous constraints is now put forward in macro-evolutionary theory not to displace the variational paradigm but to transpose it to another level of organization. » (Sober, 1995, p.155) Dans sa perspective, l'erreur du darwinisme aurait été de considérer les organismes individuels comme des entités statiques (en stase), alors que ce serait à ce niveau qu'émerge la nouveauté. Le cadre variationnel ne serait approprié, selon lui, que pour ce qui est de la sélection de groupe, alors que ce serait plutôt les espèces qui seraient à considérer comme des entités statiques, ce qui permettrait une évolution interspécifique sur la base des variations qu'elles présentent entre elles. Le fait est que, bien que Sober (1980) fût l'un des principaux porte-étendards de la critique de l'essentialisme, il ne s'accorde pas pour autant avec le modèle populationnel darwinien, se montrant particulièrement sympathique à la thèse de l'essentialisme originel (« origin essentialism »). Selon cette thèse, particulièrement bien décrite par Pust :

(OE) Each individual organism necessarily has the property of having been produced by the parent organisms which in fact produced the organism.

(Pust, 2001, p.207)

Or, si cette thèse s'avère valable, il se trouve alors que chaque organisme individuel qui compose une lignée lui est essentiel, ce qui peut avoir de lourde conséquence sur notre manière d'appréhender ce que peut expliquer la sélection naturelle au niveau individuel; dans cette perspective, il semblerait que la sélection ne pourrait expliquer que l'existence

même des organismes et de leur lignée, sans pouvoir expliquer l'origine de leur trait.⁷³ Aussi, l'objectif de Sober (1984a) est de proposer un nouveau cadre théorique à partir duquel comprendre l'évolution. D'après lui, les faits de niveau individuel ne seraient plus à considérer comme les causes des faits de niveau populationnel. En fait, ce serait plutôt l'inverse : « it is group properties that are causally efficacious, and the properties of organisms are their effects. » (Sober, 1984a, p.168) Contre les darwiniens, il serait donc en désaccord sur le niveau d'organisation sur lequel le processus causal de l'évolution opère. Ceci étant dit, contre l'idée postdarwinienne de Sober (1984a), Neander (1988, 1991a, b, 1995a, b) croit que l'on devrait encore accorder un pouvoir créatif à la sélection naturelle, telle qu'on l'entend de manière classique, opérant au niveau des organismes individuels...

3.6- Le pouvoir cumulatif de la sélection naturelle

Pour sa part, comme le soulève Forber (2005, p.330), Neander (1988, 1995a) ne nie pas la distinction explicative, faite par Sober (1984a, §5.2), entre l'explication développementale (du type de celle utilisée par Lamarck (1809)) et l'explication variationnelle (du type de celle utilisée par Darwin). Aussi, Neander (1995a) s'accorde avec Sober (1984a, §5.2) pour dire que les explications sélectionnistes darwiniennes sont, en un certain sens, irréductiblement de niveau populationnel, en ce qu'elles ne représentent pas le changement populationnel comme le condensé agrégé d'explications de changements de niveau individuel. Toutefois, nous dit-elle, « *Even if natural selection does not explain change in a population by explaining changes to individuals, it can still explain why individuals have the properties they do by explaining changes in populations.* » (Neander 1995a, p.71-72) Autrement dit, même si l'explication darwinienne, populationnelle, ne peut être réduite à un niveau inférieur d'explication, rien ne justifie le fait de croire qu'elle ne

⁷³ Pour mieux comprendre l'argument complet des partisans de l'essentialisme originel, nous avons mis en annexe, citation B p.II, un extrait de Pust (2001, p.208) qui résume bien l'idée.

puisse pas pour autant expliquer certaines propriétés individuelles, ou au moins contribuer à de telles explications. Condamner ainsi la sélection naturelle serait une erreur selon Neander (1995a). En son sens, le fait de répondre à la question de la persistance n'exclurait pas le fait de pouvoir répondre à celle de la création. En fait, ce serait en répondant à la première que la sélection naturelle nous permettrait de répondre, en partie, à la seconde; « it doesn't answer Persistence Question *instead* of Creation Question : it answers Creation Question *by* answering Persistence Question. » (Neander, 1995a, p.67) D'une certaine façon, expliquer le changement au niveau populationnel, grâce à la sélection naturelle, permettrait en partie d'expliquer, de manière probabiliste, l'émergence première d'un trait dans une population (son origine) et, du même coup, certaines propriétés individuelles actuelles. Si Cummins (1975), Dretske (1988) et Sober (1984a), comme la plupart des partisans de la vision négative, soutiennent que la sélection naturelle ne peut pas même seulement contribuer à expliquer des propriétés individuelles – puisqu'elle ne créerait pas de variation, mais n'en ferait que le tri; puisqu'elle répondrait à la question de la persistance, *plutôt* qu'à celle de la création – ceci découlerait chez eux d'une même erreur, suivant Neander (1995a, p.60). Cette erreur serait l'inverse de celle que l'on appelle le « sophisme du joueur » (« gambler's fallacy »)⁷⁴. Ce serait celle de considérer un processus de sélection cumulatif comme un processus de sélection en-une-étape, « treating a cumulative selection process as if it were a single-step selection process. » (Neander, 1995a, p.60) C'est en ce sens que nous devons comprendre la position de Neander (1988, 1995a, b) selon laquelle « this "Negative" view of natural selection ignores the fact that natural selection is a cumulative selection process » (Neander, 1995a, p.59). Ceci bien considéré, soutient-elle, nous serions en mesure de mieux comprendre en quoi la sélection naturelle explique, du moins en partie, certaines propriétés adaptatives d'individus particuliers, plutôt que d'être limitée à ne pouvoir expliquer que des propriétés de niveau

⁷⁴ Le « gambler's fallacy », de manière très générale, consiste à considérer un événement individuel comme faisant partie d'un ensemble statistique de plusieurs événements. Plus particulièrement, en ce qui concerne un processus de sélection, il s'agirait de considérer un processus de sélection en-une-étape (« a single-step selection process ») comme s'il s'agissait d'un processus de sélection cumulatif (« a cumulative selection process »). (Neander, 1995a, p.60) Ici, ce serait donc l'erreur contraire que ces auteurs commettraient...

populationnel. Puisqu'il s'agit d'un processus cumulatif, la sélection naturelle augmenterait la probabilité que se développe dans le pool génétique d'une population le plan génétique de certaines adaptations complexes. Du coup, soutient Neander, la sélection naturelle augmenterait la probabilité que de telles adaptations se présentent pour la première fois chez un individu particulier. En ce sens, elle pourrait en partie expliquer la présence de ce trait chez cet individu.

3.6.1- Trois arguments de Neander contre la vision négative de Sober

Pour soutenir son point et s'opposer aux arguments de Sober (1984a, chap.5; 1993), Neander (1988, 1995a, b) propose trois principaux arguments, particulièrement bien analysés par Walsh (1998, §II-IV).⁷⁵

D'abord, tout comme le veut l'analyse de Walsh (1998, §II), le premier argument de Neander (1988, 1995a) est celui de reprocher à l'exemple du test d'admissibilité de Sober (1984a, p.149) de ne pas prendre en considération un aspect particulièrement important de l'évolution par sélection naturelle, accusant à notre avis Sober de faire une fausse analogie. Effectivement, comme le suppose Neander (1995a, p.77), la complexité de certains traits (comme l'opposabilité de notre pouce) suggère que l'avènement de nombreuses caractéristiques spéciales a nécessité un long processus évolutif de mutations et de recombinaisons successives et cumulatives (de nombreuses répétitions de « random/selec sequences »⁷⁶ (Neander, 1995a, p.72)). Or, « natural selection is not an intentional selection process, but neither is it the kind of selection process to which Sober's strictures apply. Sober's strictures don't apply to cumulative selection processes either. » (Neander, 1995a,

⁷⁵ Pour présenter chacun de ces arguments, nous utiliserons à la fois les articles de Neander (1995a, b) et l'analyse qu'en fait Walsh (1998, §II-IV). Bien que ce dernier soit partisan de la vision négative, son analyse nous semble être particulièrement juste et honnête.

⁷⁶ En abrégé, Neander (1995a) utilise l'expression « R/S sequences » pour les désigner.

p.72) L'exemple du test d'admissibilité de Sober (1984a, p.149) n'est qu'un exemple de processus de sélection en-une-étape (« a single-step selection process »), alors que l'évolution par sélection naturelle implique un processus de sélection cumulatif (« a cumulative selection process »).

Ainsi se profile le second argument, que Walsh (1998, §III) considère comme une attaque de Neander à la simplicité du modèle selon lequel Sober (1984a, 1995) appréhende la sélection naturelle. Le fait est que Sober oblitère le caractère itératif de la sélection au sein du processus de l'évolution. Pour Neander (1995a, p.73), le modèle de Sober (1984a, p.99) illustre bien la distinction entre « selection for » et « selection of », mais il n'intègre pas l'aspect cumulatif du processus évolutif, ne représentant qu'un processus de sélection en-une-étape. Ici, la stratégie de Néander (1995a) est celle de démontrer « that the cumulative effect of selection alters the field of variants in such a way that it also explains why individuals have the traits they have » (Walsh, 1998, p.256), et ce, bien que l'explication sélectionniste soit d'abord de niveau populationnel. Neander (1995a, p.72) s'inspire alors de la distinction faite par Dawkins (1986, chap.3) entre processus de sélection cumulatif et processus de sélection en-une-étape. Pour reprendre les termes de Neander : « The crucial point is that, in a single-step selection process, earlier R/S sequences don't alter the probable outcome of later R/S sequences » (Neander, 1995a, p.74), alors que « in a cumulative selection process, earlier R/S sequences can alter the probable outcome of later R/S sequences. » (Neander, 1995a, p.74-75) Cela étant dit, Neander (1995a, p.75) admet que la sélection naturelle, comme telle, n'est pas en elle-même un processus de sélection cumulative. Seulement, elle soutient que ce qui renverse la vision négative est que l'évolution par sélection naturelle, quant à elle, se produit via un tel processus cumulatif de sélection. Car, pour Neander, l'évolution génétique par sélection cumulative implique à la fois sélection, mutation et hérédité. Combinés, ce serait de leurs interactions successives que la sélection naturelle tirerait tout le pouvoir créateur que lui accorde la vision positive. Le point de cet argument, contre les principaux tenants de la vision négative, va comme suit :

« In the context of this debate, Cummins, Sober, and Dretske focus on what happens when mutation is followed by selection, but seem to ignore *what happens when selection is followed by further genetic recombination and mutation: preceding selection can dramatically alter the probability of subsequent gene sequences occurring.* » (Neander, 1995a, p.76)

Pour illustrer ses propos, Neander (1995b, p.584-585) propose une expérience de pensée. Comme situation initiale, considérons une population de 1000 individus, tous homozygotes en regard à deux paires de chromosomes; disons qu'ils sont tous AA et BB . Supposons aussi que deux mutations puissent survenir en des temps distincts dans la population, faisant d'un gène A un gène a et d'un B un b . À considérer que chacune des combinaisons génétiques possibles ne possède pas toute le même fitness relatif (« starting with the most adaptive: $aa, bb; aa, Bb; Aa, bb; aa, BB; Aa, Bb; Aa, BB; AA, BB; AA, Bb; AA, bb$ » (Neander, 1995b, p.584)), Neander propose alors d'envisager deux différents scénarios. Dans l'un comme dans l'autre, la mutation a surviendrait préalablement à la b et la population demeurerait stable à 1000 individus. La différence entre les deux scénarios ne se situerait que dans la présence pour l'un d'une importante sélection pour le gène a , préalablement à l'avènement du b . Dans le premier scénario, advenant qu'une importante sélection à la faveur du gène a aurait lieu, il est possible de supposer que ce dernier aurait tranquillement vu sa fréquence relative augmenter dans la population, jusqu'à fixation. Autrement dit, les 1000 individus de la population deviendraient alors tous porteurs homozygotes de ce gène; ils deviendraient tous aa . De fait, puisque le gène b est adaptatif en présence du gène a , nous pouvons alors également supposer que, selon de fortes probabilités, le gène b serait aussi sélectionné et verrait sa fréquence relative augmenter dans la population, jusqu'à fixation du type bb . Dans le second scénario, cependant, en absence d'une sélection préalable du gène a , il est fort probable que la mutation b , peu après son apparition, serait rapidement éliminée du pool génétique. En absence d'une sélection préalable du gène a , ce dernier ne pourrait se répandre dans la population avant l'occurrence de la mutation du gène B en b . Or, puisque le gène b n'est adaptatif qu'en présence du a , le panorama génétique dans lequel surgirait le gène b lui serait très peu

favorable. Le fait est que la probabilité selon laquelle surviendrait le gène *b* chez un individu *AA* serait très grande. Voilà pourquoi le gène *b* serait fort probablement rapidement éliminé dans le second scénario. Contrairement au premier scénario, le second n'offrirait donc qu'une très faible probabilité à la possibilité d'une fixation du type *aa*, *bb*, bien que celui-ci soit le plus adaptatif. Ainsi, « Unlike tossing a coin, where its landing heads or tails doesn't alter the base from which future random outcomes are generated, natural selection does alter the base from which future random outcomes are generated. » (Neander, 1995b, p.586) Voilà pourquoi Neander (1995a, p.60) reproche aux partisans de la vision négative de commettre, comme nous l'avons mentionné plus tôt, l'erreur inverse de celle du sophisme du joueur. Car, pour Neander, ceux-ci oublieraient l'influence que peut avoir un épisode de sélection sur les suivants. Ceci considéré, contrairement à ce que soutiennent les partisans de la vision négative, la sélection naturelle ne jouerait donc pas seulement le rôle de distribuer certains génotypes et phénotypes. Ce faisant, elle jouerait aussi le rôle causal important de déterminer quels génotypes et phénotypes nouveaux auront la chance de surgir. (Neander, 1995b, p.585) (Comme nous l'avons vu avec la dernière expérience de pensée, en présence d'une sélection préalable pour le gène *a*, le type *aa*, *bb* surgirait selon de fortes probabilités, alors qu'en absence de sélection préalable pour *a*, la probabilité que le type *aa*, *bb* émerge serait presque nulle.) Sommairement, utilisant un modèle cumulatif, plutôt qu'un modèle de sélection en-une-étape, Neander (1995a, b) tient un argument probabiliste, suivant lequel : « Iterated selection can affect the probabilities of a certain trait, say *ab*, arising in the first place. Therefore it can explain why an individual has that trait. » (Walsh, 1998, p.258)⁷⁷ Mais, pour véritablement faire le pont entre cet argument probabiliste de Neander (1995a, b) et le fait que la sélection naturelle pourrait en partie expliquer les traits d'un individu particulier, c'est à son troisième argument qu'il faut maintenant s'intéresser.

⁷⁷ Ici, Walsh parle d'un trait « *ab* », en référence à l'expérience de pensée de Neander (1995a), duquel a été inspiré celui de Neander (1995b), plus raffiné, que nous avons présenté plus tôt. Pour une meilleure compréhension de cette citation de Walsh dans le contexte dans lequel nous l'avons présenté, lire « *aa*, *bb* » plutôt que « *ab* ».

Aux yeux de Walsh (1998, §IV), ce serait ici que pour Neander le modèle cumulatif prendrait toute son importance. Introduisant la question de la création, ce serait ici que se jouerait pour elle tout l'enjeu du débat entre les partisans de la vision positive et ceux de la vision négative. Suivant l'interprétation de Walsh (1998, p.259), cette question « asks explicitly neither for the history of selection within a population nor the history of mutation, recombination, heredity or ontogeny within an individual. It asks about the causal history of a trait. » Comme nous avons pu le comprendre avec son expérience de pensée, le fait est pour Neander (1995b, p.585) que l'explication causale de l'origine d'un plan génétique implique l'explication sélectionniste du panorama génétique duquel ce plan a pu émerger. Autrement dit, ce serait en expliquant la distribution populationnelle de certains plans génétiques que la sélection naturelle contribuerait à expliquer la probabilité qu'en émergent certains autres. Voilà pourquoi, suivant Neander, contrairement à ce que soutiennent les partisans de la vision négative, la sélection naturelle « doesn't answer Persistence Questions *instead* of Creation Questions : it answers Creation Questions *by* answering Persistence Questions. » (Neander, 1995a, p.67) Certes, il faut admettre que l'explication de la présence d'un trait particulier chez un individu particulier implique le fait d'expliquer pourquoi ce dernier a hérité du plan génétique codant pour ce trait. Mais, à la question de savoir comment ce plan est apparu la toute première fois, suite à une multitude de modifications successives, le rôle de la sélection ne serait pas seulement distributif. Si la sélection naturelle a aussi pu jouer le rôle de déterminer quels génotypes et phénotypes nouveaux ont eu la chance de survenir, alors c'est qu'elle possède aussi un rôle créatif, explique Neander (1995b, p.586). Suivant ce raisonnement, la sélection naturelle pourrait donc en partie expliquer le « développement phylogénétique » (Neander, 1995a, p.67) d'une adaptation. Mais, le raisonnement de Neander ne s'arrête pas là... En expliquant le développement phylogénétique d'une adaptation, la sélection naturelle pourrait aussi partiellement expliquer, du même coup, le développement individuel d'une adaptation (et ce, autrement qu'en expliquant seulement l'existence de l'individu qui en est porteur). En fait, c'est qu'il semblerait chez Neander que l'histoire causale d'un trait soit

impliquée dans une explication complète de la présence de ce trait chez un individu particulier.

« Explaining a particular individual's phenotypic or genotypic properties–(i)–involves explaining how the genetic plans he or she inherited arose in the first place–(iii). This is partly explained by which mutations occurred when and how they randomly combined and re-combined, but that, in turn, is partly explained by explaining why pre- existing genotypes prospered and persisted–(ii). Previous selection alters the base from which further genetic sequences are randomly generated and thus changes the probability of certain genetic sequences arising. » (Neander, 1995a, p.79)

Cela dit, bien que les arguments de Neander (1988, 1991a, b, 1995a, b) paraissent sensés, plusieurs arguments de poids s’opposent aux conclusions qu’elle en tire. Suivant son analyse du débat, Walsh (1998, p.253) estime que Sober (1995) ne répond qu’à l’un des trois arguments de Neander, et ce, seulement de manière indirecte.

3.7- La sélection naturelle : un « curieux » processus

Aux différents arguments de Neander que nous venons de couvrir, plusieurs ont émis certaines objections (Sober, 1995; Stegmann, 2010; Walsh, 1998 et même Forber, 2005, p.334). Puisque nous nous sommes servis de l’analyse de Walsh, il faut dire que, selon ce dernier, chacun des trois arguments de Neander comprendrait le même type d’erreur : « scope error » (Walsh, 1998, p.258, 261, 263). A ce sujet, dit-il : « The source of the error appears to be a failure to distinguish explanations of population-level phenomena from individual-level phenomena, and a failure to distinguish explanations of the aetiology of trait types from explanations of the aetiology of trait tokens. » (Walsh, 1998, p.263) Cela dit, puisque ce chapitre porte sur le débat entre Neander et Sober, nous nous intéressons ici tout spécialement à la réponse de ce dernier, face aux arguments de Neander. Tout comme

le signale Walsh (1998, p.254), il est vrai que Sober (1995) ne répond pas, à proprement parler, à l'origine des traits complexes, ce que tentait de faire Neander (1988, 1991a, b, 1995a, b), soulignant l'importance de l'effet cumulatif de la sélection. Toutefois, aux yeux de Walsh (1998, p.254), Sober (1995) corrigerait néanmoins son erreur d'avoir fait l'analogie entre sélection naturelle et test d'admissibilité. D'une part, utilisant une nouvelle façon d'illustrer son point, il démontrerait, « at least for single mutations, where the answer to 'the recursive question' stops and why the recursive question isn't answered by appeal to selection » (Walsh, 1998, p.254). D'autre part, en revoyant son exemple du test d'admissibilité, il ferait ressortir toute la distinction entre deux types d'explication, soit :

« 1) E explains why $\forall x(x \in P \supset Fx)$

and

2) $\forall x(x \in P \supset E \text{ explains why } Fx)$. »

(Walsh, 1998, p.250)

Maintenant, si Walsh (1998, p.253) estime que Sober (1995) ne répond que de manière indirecte à l'un des arguments de Neander (1988, 1991a, b, 1995a, b), à notre avis, c'est en vertu du fait qu'il ne critique explicitement que la transitivité et la distributivité de l'argument de Neander.

3.7.1- Transitivité de l'explication sélectionniste

Pour comprendre de quoi la transitivité de l'explication retourne chez Neander, faisons un bref retour sur sa logique argumentative... Nous en avons déjà traité, pour Neander, il semblerait que la présence d'un trait particulier chez un individu particulier s'expliquerait en deux étapes. D'abord, le principe de sélection naturelle nous permettrait d'expliquer la présence de ce trait, ou du plan génétique codant pour celui-ci, dans la population ancestrale dont descend l'individu en question. Autrement dit, elle nous permettrait d'expliquer la composition de la population de laquelle descend l'individu

porteur du trait faisant l'objet de l'explication. Ensuite, en fonction du principe d'hérédité, il serait possible d'expliquer comment les descendants de cette population ancestrale ont hérité de ce trait et pourquoi l'individu en question, particulièrement, a finalement développé celui-ci. Aussi, suivant la logique de Neander, étant donné la transitivité de l'explication, la sélection naturelle expliquerait donc en partie pourquoi cet individu particulier a développé ce trait; si A (la sélection naturelle) explique B (présence d'un trait dans une population) et qu'à partir de B nous pouvons expliquer C (présence de ce trait chez un individu particulier), alors A contribuerait à expliquer C.

Or, aux dires de Sober, ce ne serait pas si simple; cette explication ne serait pas transitive. Pour le démontrer, Sober (1995, p.385-389) propose alors de revoir à quoi peut ressembler la généalogie d'un trait, de génération en génération, sous l'influence de la sélection naturelle.⁷⁸ Pour éviter de complexifier inutilement l'affaire, Sober propose de considérer qu'il s'agit d'organismes uniparentaux ne donnant naissance, à chaque génération, qu'à deux organismes⁷⁹. Suivant son expérience de pensée, en règle générale, l'hérédité conduirait chacun à engendrer des organismes semblables à lui-même, porteurs des mêmes traits. Mais, supposons maintenant qu'une mutation survienne à la génération II (organismes 2 et 3), permettant à l'organisme 1, porteur d'un trait *B*, de donner naissance à un organisme 2, porteur de ce même trait *B*, et à un organisme 3, porteur d'un trait mutant *G*. De cette nouvelle variation au sein de la population, la sélection naturelle pourrait alors opérer, à supposer que ces deux traits n'impliquent pas le même fitness chez les organismes qui les présentent. Aux fins de l'exemple, admettons que le trait *G* soit favorablement sélectionné, contre le *B*, de sorte que seul l'organisme 3 puisse se reproduire, donnant naissance à une génération III (organismes 4 et 5) composée uniquement d'organismes porteurs de *G*. Puisqu'elles en descendent, les générations IV (organismes 6-9) et V (organismes 10-17) seraient alors aussi composées à 100 % d'organismes porteurs de *G*. En

⁷⁸ Se référer ici à la Figure 1 de Sober (1995, p.386), en annexe, Figure A p.IV.

⁷⁹ Nous utilisons ici le terme « organisme » plutôt que celui « d'individu », suivant la dénomination de Sober (1995). Si nous le précisons, c'est que Gould et Sober ne semblent pas avoir la même définition des termes « organismes » et « individus ». Aussi, pour éviter une confusion, nous avons toujours tenté d'employer la même dénomination que celle utilisée par l'auteur dont nous traitons.

accord avec Neander, Sober accorde alors à la sélection naturelle le pouvoir d'expliquer pourquoi les organismes 10-17 sont porteurs de *G*. Le syllogisme est le suivant :

- « 1. Natural selection explains why generation III is 100% *G*.
 2. Organisms 10-17 are *G* because they are descended from the organisms in generation III.

Natural selection explains why organisms 10-17 are *G*. »

(Sober, 1995, p.386)

Ici, Sober accorde à l'explication le fait d'être transitive. En expliquant pourquoi tous les organismes sont *G* à la génération III, la sélection naturelle aide effectivement à expliquer pourquoi les organismes 10-17 sont *G*, et ce, bien qu'il n'y ait pas de sélection à la génération V, ou même à la IV. Mais, voilà l'argument qu'il rejette :

- « 1'. Natural selection explains why organisms 4 and 5 are *G*.
 2'. Organisms 10-17 are all *G* because they are descended from organisms 4 and 5.

Natural selection explains why organisms 10-17 are *G*. »

(Sober, 1995, p.386)

La raison pour laquelle Sober récuse la conclusion de cet argument est qu'il rejette la prémise (1'). La sélection naturelle ne pourrait expliquer selon lui pourquoi les organismes 4 et 5 sont porteurs de *G*. Par voie de conséquence, elle ne pourrait expliquer davantage ce trait chez les organismes 10-17. Le fait est que d'expliquer pourquoi la génération III est monomorphique (composée uniquement d'organismes porteurs de *G*), est bien différent que d'expliquer pourquoi les individus 4 et 5, particulièrement, sont porteurs du trait *G*. À supposer que la sélection ait été absente à la génération II, l'organisme 2, porteur de *B*, aurait aussi pu survivre et se reproduire. Voilà que la génération III aurait été composée à 50/50 d'organismes porteurs de *B* et d'organismes porteurs de *G*. Considérant cette alternative contrastante, on comprend que, pour ce qui est de la composition d'une population, la sélection naturelle peut faire la différence. Toutefois, en absence de sélection,

les individus 4 et 5 n'auraient pas été différents pour autant. « The traits of individuals 4 and 5 do not causally depend on the degree of reproductive success of individuals in the previous generation. » (Sober, 1995, p.387) Seule l'existence même des individus qui composent chaque génération dépend de la sélection naturelle. Si l'individu 3 avait été éliminé avant l'âge de reproduction sous l'influence d'une sélection défavorable à *A*, les individus 4 et 5 n'auraient évidemment jamais existé. Mais, pour autant qu'ils existent, qu'importe la sélection présente à la génération II, les individus 4 et 5 seraient l'un et l'autre porteurs de *G*. Nous n'aurions donc pas ici d'alternative contrastante nous permettant d'attribuer à la sélection naturelle le pouvoir d'expliquer pourquoi un individu particulier possède tel trait *plutôt* que tel autre. Au sein d'une génération, la sélection n'influence que la survie et le succès reproducteur des organismes individuels qui la compose. Plus le fitness d'un individu est élevé, plus sa descendance risque d'être nombreuse. Toutefois, « The fitness value predicts number of offspring, but not the traits those offspring will have. » (Sober, 1995, p.389) À savoir quels sont les traits que chaque individu présente, tout repose sur le mécanisme d'hérédité. Si celui-ci permet l'avènement d'une mutation, les individus mutants ne présenteront pas les mêmes traits que leurs parents, alors que s'il ne le permet pas, ils hériteront des mêmes. Au niveau individuel, seules l'existence, la survie et la reproduction d'un organisme, tout au plus, seraient dépendantes de la sélection naturelle. (Sober, 1995, p.387-388) Toutefois, certains pourraient encore avancer, comme le souligne Sober (1995, p.388), que le fait d'expliquer qu'un individu existe contribue à expliquer pourquoi celui-ci possède les caractéristiques qui lui sont propres. Ainsi, on pourrait croire que l'appel à la sélection naturelle contribue à expliquer pourquoi tel individu particulier possède tel trait. Mais, c'est en s'intéressant au caractère contrastif de l'explication que l'on comprend qu'il y a une différence entre le fait d'expliquer l'existence d'une descendance et celui d'expliquer les traits que chacun des individus qui la composent possède. D'une part, la sélection naturelle permet d'expliquer le succès reproducteur d'un individu, selon son fitness, et, du coup, l'existence de sa descendance. D'autre part, le mécanisme d'hérédité permet d'expliquer pourquoi tel descendant possède tel trait, que ce dernier lui ait été transmis de ses parents ou qu'il

s'agisse d'une mutation. Mais, l'une et l'autre de ces explications répondent de processus causaux indépendants⁸⁰ : « These pathways are mutually independent; organism 3's degree of reproductive success does not affect which traits she transmits to her offspring, and her mechanism of heredity does not affect her degree of reproductive success. » (Sober, 1995, p.389)⁸¹

Bien que les mécanismes d'hérédité et la production aléatoire de variation soient indépendants du processus de sélection comme tel, le dernier argument de Sober ne considère qu'un processus de sélection en-une-étape. Or, l'argument de Neander (1995a) tentait plutôt de faire falloir le pouvoir explicatif d'un processus cumulatif de sélection. Son point était de soulever que la reproduction différentielle de certains individus, donnant lieu à certaines séquences R/S (« random/select sequences »), influencerait la probabilité qu'émergent ultérieurement certains plans génétiques nouveaux chez certains autres individus (via certaines autres séquences R/S rendues ainsi possibles, et ainsi de suite). Ce serait donc la répétition de ces séquences de production aléatoire de variation et de sélection qui conférerait à la sélection naturelle son pouvoir créateur. Pourtant, aux yeux de Sober, le modèle cumulatif de Neander n'expliquerait pas davantage pourquoi certains descendants particuliers d'une lignée donnée possèdent les traits qui les caractérisent, plutôt que d'autres. Encore une fois, la transitivité de l'argument de Neander serait fautive. Pour l'illustrer simplement, Sober (1995, p.393) reprend un exemple de Neander (1995a).⁸² À considérer que, pour un organisme quelconque, un locus haploïde puisse présenter trois allèles alternatifs, disons *G1*, *G2* et *G3*, pour lesquels la probabilité d'émergence de *G3* est

⁸⁰ Ici, bien que l'on dise que ces explications répondent de *processus causaux* indépendants, il est à noter que le fitness d'un organisme n'est pas pour Sober (1995, p.389) le résultat d'une relation causale avec les traits qu'il possède, mais « that an organism's fitness *supervenies* on its physical traits and the environment it inhabits ».

⁸¹ Sober (1995, p.389) illustre cette relation d'indépendance par un schéma que nous avons reporté en annexe, figure B p.V.

⁸² Ici, nous aurions pu reprendre l'exemple de Neander (1995b), couvert plus tôt (qui voulait démontrer en quoi la sélection cumulative aide à expliquer l'émergence du type *aa*, *bb* à partir d'une population entièrement composée d'individus du type *AA*, *BB*). Toutefois, si nous reprenons l'exemple à partir duquel Sober (1995) expose son argument, plutôt que d'adapter ce dernier à l'exemple de Neander (1995b), c'est que ceci simplifie grandement l'affaire et facilite la compréhension de l'erreur que soulève Sober (1995)...

significativement plus élevée si la mutation se produit à partir de $G2$, plutôt qu'à partir de $G1$. Admettons aussi qu'une sélection favorable à $G2$ aurait permis à cet allèle de se fixer dans une population, avant l'apparition de la mutation $G3$ chez un individu porteur de $G2$ à l'état zygote. En fonction de l'argumentaire de Neander, d'une part, la sélection expliquerait pourquoi $G2$ est universel, et donc pourquoi l'individu en question possédait cet allèle à l'état zygote. D'autre part, le fait que cet individu possédait $G2$ à l'état zygote contribuerait à expliquer, dans une perspective probabiliste, pourquoi la mutation $G3$ a pu survenir chez lui. De par la transitivité de l'explication, la sélection naturelle aiderait donc à expliquer pourquoi cet individu possède $G3$. Cela dit, voilà qui ne convainc pas Sober, puisque :

« selection helps explain the gene found in the mutated zygote only if it helps explain the gene found in its parent. However, it does not explain this fact about the parent, though it does explain why the parental generation is 100% $G2$. » (Sober, 1995, p.393)

Dans le projet d'expliquer pourquoi un individu particulier possède tel ou tel trait, il semble qu'il serait inutile pour Sober de faire intervenir, récursivement, l'influence que peut avoir eu la sélection naturelle sur la composition de la population ancestrale. Pour expliquer par sélection naturelle l'émergence d'un nouveau gène chez un individu particulier (comme dans l'exemple précédent), il faudrait d'abord que celle-ci puisse contribuer à expliquer pourquoi les parents de cet individu avaient les gènes qu'ils possédaient. Il faudrait alors expliquer pourquoi de tels gènes, plutôt que d'autres, ont émergé chez eux, ou bien sinon chez certains de leurs ancêtres particuliers. Mais, le même problème se représenterait, celui de répondre à une question de niveau individuel. Aussi, inutile pour Sober de reporter plus en arrière l'explication, de manière récursive, jusqu'à en expliquer la composition de la population ancestrale, car la question récursive à laquelle il serait pertinent de répondre, de niveau individuel, ne pourrait pas être répondue en faisant appel à l'explication sélectionniste, de niveau populationnel.

3.7.2- Distributivité de l'explication sélectionniste

Une autre analyse de l'argumentation de Neander permettrait aussi, selon Sober (1995, p.393-396), de démontrer que l'explication sélectionniste ne se « distribue » pas comme le fait Neander, de la même façon que tout autre type d'explication. Pour le faire comprendre, Sober propose de considérer certaines explications de la forme :

« 3. E explains why all As are B » (Sober, 1995, p.393)

Pour reprendre les exemples utilisés par Sober (1995, p.393-394), il pourrait s'agir ici d'expliquer pourquoi tous les feuillus (A) en décembre se retrouvent dépourvus de feuilles (B), en fonction de la froide température à cette époque de l'année (E). Sous la même forme, nous pourrions aussi expliquer pourquoi tous les individus d'une classe de 4^e année (A) sont capables de lire à ce niveau (B), en fonction du fait que, pour accéder à ce niveau, ceux-ci doivent avoir passé un test d'admissibilité (E). Cependant, puisque ces exemples ne répondent pas du même type d'explication, soutient Sober (1995, p.394), ils ne pourraient être « distribués » de la même façon. En ce qui concerne le premier exemple, nous pourrions « distribuer » l'explication pour soutenir une explication de la forme :

« 4. Each A is such that E explains why it is B » (Sober, 1995, p.393)

Ainsi, nous pourrions très bien expliquer pourquoi chaque feuillu (A) est tel que la froide température (E) peut expliquer pourquoi il se retrouve dépourvu de feuilles en décembre (B). Toutefois, le deuxième exemple, de type sélectionniste, ne pourrait prendre cette forme (4.). Nous ne pourrions soutenir que chaque étudiant de 4^e année (A) est tel que le test d'admissibilité (E) peut expliquer pourquoi il est capable de lire à ce niveau (B); qu'il soit capable de lire à ce niveau dépend de bien d'autres facteurs, tels que de l'éducation qu'il a reçue. L'explication sélectionniste devrait plutôt être « distribuée » pour soutenir une explication de la forme :

« 5. Each not-B is such that E explains why it is not-A » (Sober, 1995, p.394)

Car, ce serait plutôt ainsi que fonctionne le deuxième exemple, en soutenant que chaque étudiant incapable de lire à ce niveau (not-B) est tel que le test d'admissibilité peut expliquer pourquoi il n'est pas en 4^e année (not-A). De même, l'exemple des feuillus ne pourrait prendre la forme explicative (5.), puisqu'il est faux de dire que chaque arbre qui n'est pas dépourvu de feuilles en décembre (not-B) est tel que la froide température (E) peut expliquer pourquoi il n'est pas un feuillu (not-A); s'il ne s'agit pas d'un feuillu, par exemple, c'est peut-être que cet arbre descend d'une lignée de conifères, simplement, rien à voir avec la température qu'il fait en décembre. Dépendamment du type d'explication auquel nous avons affaire « when E explains why all As are B, the *explanans* E distributes on the causal factor (if there is one), which may be A in some cases and not-B in others. » (Sober, 1995, p.394) Aussi, d'après Sober, lorsque Neander distribue le facteur causal (la sélection naturelle), d'une explication de la forme (3.) à une explication de la forme (4.), il confondrait la manière dont devrait être distribuée l'explication sélectionniste avec celle dont devrait l'être certains autres types d'explication. Car, comme nous avons pu le constater, suivant Sober « selection explanations differ from other explanations not in *whether* they are distributive, but in *how* they distribute. » (Sober, 1995, p.394-395)

Sober admet néanmoins la fausse analogie entre sélection naturelle et test d'admissibilité. D'abord, le second type de sélection est intentionnel, contrairement au premier. Mais surtout, l'une et l'autre de ces sélections ne donnent pas le même type d'opportunités aux individus sélectionnés. Lors d'un test d'admissibilité, les individus sélectionnés gagnent l'opportunité d'acquérir de nouveaux traits. Or, les individus favorisés par sélection naturelle, ou leurs descendants, ne gagnent l'opportunité que de survivre plus longtemps et de se reproduire davantage, non pas d'acquérir de nouveaux traits phénotypiques (du moins, non pas grâce à cette sélection). Aussi, Sober (1995, p.395-396) conclut « that natural selection is a curious process. It explains the frequencies of traits in populations, but not why the individuals in the population have the traits they do. »

3.8- Que tirer de ce débat?

Par suite de cette analyse des différents arguments offerts par Sober et Neander, nous pouvons maintenant mieux appréhender leurs points de désaccord quant au type de fait que la sélection naturelle peut expliquer. L'importance de ce débat, dans le cadre de ce mémoire, vient du fait qu'à savoir ce qu'elle est à même d'expliquer, nous pourrions d'abord évaluer son pouvoir explicatif et ensuite mieux comprendre de quoi retourne son pouvoir créateur, s'il en est un. Dans cette optique, Stegmann élabora d'ailleurs une liste « standard », dit-il, de ce que défendent dans la littérature les différents auteurs ayant traité du sujet. D'après cette liste, voilà donc ce que pourrait expliquer la sélection naturelle :

- « 1. The dynamics of trait frequencies in populations across time, that is, their change or stagnation (Sober, 1984a);
2. The composition of a population at a particular point in time (Sober, 1995, p. 384), for example the fact that 90% of the population are G-individuals and 10% are B-individuals (individuals with trait G or B, respectively);
3. The origin of traits in a population, in addition to their spread and maintenance as acknowledge in (1) (Forber, 2005);
4. An individual's survival, its reproductive success (Sober, 1984a, p. 152) and its existence (Sober, 1995, p. 388);
5. The fact that a particular individual has trait G rather than trait B. »
(Stegmann, 2010, p.1)

Suivant cette liste, il semblerait que l'on accepte généralement de dire que la sélection naturelle puisse expliquer les types de faits 1, 2 et 3, même 4 (à condition que l'on

appréhende la sélection naturelle en tant que processus causal)⁸³, pense Stegmann. Ce qui serait controversé serait le 5^e type de faits, à considérer la question de savoir si la sélection naturelle peut expliquer les traits particuliers d'individus particuliers. Dans ce débat, quant à ce que peut expliquer la sélection naturelle, voilà justement ce sur quoi Sober et Neander expriment leur désaccord.⁸⁴ Comme le soulève Forber (2005, p.329), ce qu'il y a de controversé n'est pas que le principe de sélection naturelle soit utilisé en biologie évolutionnaire, mais bien la question de savoir si celui-ci peut expliquer les traits d'organismes individuels. D'un côté, Sober (1984a, p.152) considère que les propriétés génotypiques et phénotypiques d'individus particuliers tombent à l'extérieur du domaine de propriété de l'explication sélectionniste. Bien qu'il puisse soutenir une thèse qui semble paradoxale, à propos du caractère distributif de la sélection naturelle, Sober (1995, p.384) avance que celle-ci peut expliquer pourquoi l'ensemble d'une population possède un trait particulier, sans pourtant pouvoir expliquer pourquoi chacun des organismes particuliers qui la composent le possède sur le plan individuel. Puis, de l'autre côté, Neander (1988, p.422) soutient qu'une explication complète des caractéristiques particulières d'un individu implique le fait d'expliquer aussi les caractéristiques de ses ancêtres et donc la distribution

⁸³ Comme le signale Stegmann (2010, p.61, n.b.p.1), certains (Matthen et Ariew, 2002; Walsh, 2007) remettent en doute le fait de la considérer comme telle, de la comprendre en terme de processus causal. Néanmoins, dans le cadre de ce mémoire, à considérer le pouvoir explicatif de la sélection naturelle, nous laisserons en suspens la question de savoir s'il s'agit d'un processus causal ou non. Le fait est que pour Sober (1984a, p.140-142) comme pour Neander (1995a, p.64, n.b.p.3), il semble qu'un processus puisse expliquer un phénomène sans en être la cause. Aussi, qu'il s'agisse d'un processus causal ou non ne devrait pas intervenir dans leur prise de position respective.

⁸⁴ Cela dit, il nous semble important ici de spécifier que, parmi ces cinq points, le 5^e n'est pas le seul sur lequel Sober et Neander sont en désaccord. En effet, il semble qu'ils ne s'entendent pas à savoir si la sélection naturelle peut expliquer la mort ou la survie d'un individu, et ce, d'une manière qui peut sembler inattendue. Bien que ce soit peut-être la seule chose qu'il accorde à la sélection naturelle le pouvoir d'expliquer au niveau individuel, Sober (1984a, section 3.1, p.88-97) considère effectivement que la sélection naturelle peut expliquer la survie ou la mort d'un individu. Pourtant le fitness ne serait pas selon lui la cause de la survie ou de la mort d'un individu, résumant ainsi ses propos : « an organism's overall fitness may explain why it lives or dies, but the organism's having the overall fitness it does does not cause it to live or die. » (Sober, 1984a, p.139) Or, pour Neander, au contraire, la sélection n'expliquerait pas ce genre de phénomène qu'est la survie ou la mort d'individus. Elle n'en accorde pas autant sur ce plan que ce que font Sober et Cummins, quant au pouvoir explicatif de la sélection naturelle : « Natural selection supervenes on many such instances of individual survival (and reproduction). I am therefore inclined to say that they explain it (and that neither is the cause of the other). » (Neander, 1995a, p.64, n.b.p.3)

des traits présents au sein de la population à laquelle ils appartiennent. Le fait est qu'un processus de sélection cumulative, contrairement à un processus de sélection en-une-étape, influencerait la probabilité d'émergence de certains plans génétiques nouveaux. (Neander, 1995a, p.72) Aussi, Neander (1988, p.424) soutient que leur désaccord prend racine dans leur différente utilisation du concept de sélection naturelle. Elle-même l'appréhenderait d'une manière étendue (« broadly ») et Sober d'une manière plus étroite (« narrowly»). Avec Sober (1995), les mécanismes mutateurs sont à considérer à part du processus de sélection naturelle, alors que le modèle cumulatif de Neander (1995a) suggère que la sélection naturelle comprend plusieurs séquences R/S, de production de variations et de sélections, qui influent à leur tour sur l'émergence de nouvelles mutations. Mais, ce n'est pas tout...

Aux yeux de Forber (2005), cette discussion philosophique, autour de la question plus générale de savoir si la sélection naturelle possède un pouvoir créateur, ou peut expliquer l'origine d'un trait, comprend deux aspects bien distincts :

« The first concerns whether selection can *ever* explain the origin of *traits*. [...] The second concerns what implications the conceptual role of selection may have for explaining why *individuals* have the traits they do. Both Sober and Neander are interested in taking positions on both issues whereas subsequent debate has begun to focus on the second. » (Forber, 2005, p.331)

À son avis (Forber, 2005, p.331, 339-340), décider en ce qui concerne le second aspect impliquerait certains présupposés extrascientifiques : présupposés quant à l'explication et présupposés métaphysiques. Pour notre part, bien que Sober (1995) reproche explicitement à l'argumentation de Neander certaines erreurs quant à la transitivité et à la distributivité de l'explication, nous croyons qu'ils s'entendent néanmoins sur le fond du concept d'explication. D'ailleurs, bien que les arguments de Sober (1984a, §5.1-5.2) soient compris dans une discussion sur la nature générale de l'explication, nous dit Neander (1995a, p.69) : « None of it is critical to the disagreement between us, however, for Sober doesn't have any especially stringent requirements on explanation ». Toutefois, il faut s'entendre, il demeure que nous accordons à Sober (1995), de même qu'à Walsh (1998), le fait d'avoir soulevé de manière pertinente plusieurs erreurs que commet

effectivement, à ce qu'il nous semble, Neander (1988, 1991a, b, 1995a, b). Cela dit, même s'il s'avère qu'elle commet véritablement ces erreurs, ceci ne peut faire foi d'un désaccord fondamental réel entre ces auteurs sur la nature de l'explication. Aussi, en accord avec Neander, nous croyons que ce ne serait pas spécialement sur ce type de présupposé que se jouerait leur prise de position divergente, à la question de savoir si la sélection naturelle explique l'adaptation; à notre avis, ceci découlerait davantage d'un présupposé métaphysique bien précis... Alors que Neander s'accommode du modèle populationnel darwinien, le fait est que Sober, comme nous l'avons mentionné plus tôt, soutient la thèse de l'essentialisme originel. Dans cette perspective, il semblerait que la sélection ne pourrait expliquer pourquoi un individu particulier possède les traits qui le caractérisent *plutôt* que tout autre. (Voilà qui relève du deuxième aspect que soulève Forber (2005, p.331) quant à ce que peut expliquer ou non la sélection naturelle, relativement à l'origine des traits.) Et, conformément à la vision négative, de là découlerait aussi une prise de position quant au premier aspect que soulève Forber, à savoir « whether selection can ever explain the origin of traits. » (Forber, 2005, p.331) D'ailleurs, pour plusieurs (Forber, 2005; Lewens, 2001; Matthen, 1999, 2003; Pust, 2001, 2004; Stegmann, 2010), sauf peut-être pour Nanay (2005), tout le débat entre la vision positive et la vision négative reposerait principalement sur cette question : l'essentialisme originel est-il valable ou non? À s'entendre sur cette question, peut-être pourraient-ils s'entendre quant au pouvoir créateur de la sélection naturelle. Rappelons que pour Neander, si la sélection naturelle répond à la question de la création, c'est d'abord en expliquant, du moins partiellement, le développement phylogénétique des adaptations. Or, sur ce point, il semblerait que les partisans de la vision négative puissent être d'accord, dans une certaine mesure. À ce sujet, Walsh (1998, p.260) dit ceci : « I venture to guess that any right-minded adherent of the modern synthesis theory of evolution believes that natural selection constitutes part of the answer to the Creation Question, Sober and Dretske included. » Seulement, fait-il remarquer, cette question de la création, telle que décrite par Neander (1995a, p.62-63), est une question à propos de l'origine et l'étiologie des traits « *types* », relatifs à l'espèce, non pas à propos celles des traits « *tokens* », relatif à l'individu particulier. (Walsh, 1998, p.160-161) Or, il est

important de faire ce genre de distinction et de savoir différencier l'explication de niveau individuel de l'explication de niveau populationnel. Comme nous avons pu le voir avec Sober (1984a, §5.1), lorsque l'on se trouve face à une question à répondre, il serait même nécessaire d'effectuer une tâche de discrimination, afin de déterminer quel type de réponse est approprié ou non, en vertu du contexte de demande. Ce faisant, à considérer la question de l'origine première d'une adaptation particulière, il semble inadéquat de faire appel à l'explication sélectionniste. Étant de niveau populationnel, cette dernière ne pourrait permettre d'expliquer pourquoi un individu particulier possède tel ou tel trait, plutôt que tel ou tel autre, alors que l'explication développementale, quant à elle, le permettrait, étant de niveau individuel. (Sober, 1984a, §5.2) Cela dit, à savoir si le fait d'expliquer le changement au niveau populationnel ne peut jamais même contribuer à expliquer le changement au niveau individuel semble pourtant, du moins pour les partisans de la vision positive, notamment pour Forber (2005, p.340), indépendant de la question du pouvoir créateur de la sélection naturelle. Qu'importe la transitivité ou la distributivité de l'explication sélectionniste, qu'importe si cette dernière permet d'expliquer ou non certains faits de niveau individuel, il se trouve que la sélection naturelle semble tout de même contribuer à expliquer, du moins au niveau populationnel, l'émergence d'adaptations complexes (tel que l'illustre le modèle cumulatif de Neander (1988, 1995a, b)). Sur cette base, du moins, la sélection naturelle semble avoir un certain pouvoir créateur. Toutefois, et Forber (2005, p.331) en est conscient, il demeure ambigu de savoir si l'on doit considérer que la nouveauté émerge d'abord chez un individu particulier ou bien d'abord dans la population à laquelle il appartient. Or, nous pensons que de se positionner à ce sujet (ne serait-ce que de manière implicite, en accordant davantage d'importance, théoriquement parlant, au fait de chercher une explication de niveau individuel ou bien de niveau populationnel à l'origine des traits) ne se fait pas seulement sur la base de la théorie de l'évolution, mais découle justement nos allégeances envers la pensée populationnelle ou l'essentialisme originel. Aussi, nous pensons qu'à l'origine du désaccord entre Sober et Neander relativement au pouvoir créateur de la sélection naturelle, une prise de position sur

ce point demeure centrale. De fait, avant de prendre une position personnelle sur le sujet, il faudrait d'abord analyser la question.

Conclusion

En dépit de leur prise de position divergente quant au pouvoir créateur de la sélection naturelle, il est intéressant d'observer que certains parallèles peuvent tout de même être faits entre Gould et Sober, quant à leur manière respective de concevoir l'évolution. Il se trouve à notre avis entre ces auteurs deux principaux points de convergences, relativement au fait que tous deux s'opposent, chacun à sa manière, au réductionnisme darwinien. D'une part, l'un et l'autre rejettent dans sa formulation stricte (originale) le premier postulat darwinien fondamental, selon lequel la sélection naturelle n'opèrerait qu'au niveau de l'organisme individuel. D'autre part, l'un et l'autre rejettent aussi l'idée néodarwinienne (relative au second postulat darwinien fondamental) selon laquelle la sélection naturelle est la cause première de tout changement évolutif. Toutefois, malgré son opposition au réductionnisme darwinien, Gould accorde toujours à la sélection naturelle un certain pouvoir créateur, en préconisant un retour au pluralisme darwinien original. Et pourtant, Sober se fait partisan postdarwinien de la vision négative de la sélection naturelle...

En premier lieu, bien que l'efficacité de la sélection naturelle (second pilier du trépied darwinien) ne dépende pas directement de son niveau d'action (premier pilier du trépied darwinien), il semble que ceux-ci soient liés. Comme nous avons pu le comprendre au premier chapitre, tous les postulats darwiniens fondamentaux sont interdépendants les uns des autres, dans une certaine mesure. Toutefois, le rejet du premier postulat darwinien fondamental, en soi, ne semble pas automatiquement lié au refus d'accorder un certain pouvoir créateur à la sélection naturelle (alors que Gould et Sober rejettent le premier postulat darwinien, mais ne s'entendent pas sur le pouvoir créateur de la sélection). Peut-être néanmoins que leur manière respective d'appréhender certains concepts relatifs au niveau d'action de la sélection naturelle (tel que les concepts « d'organisme », « d'individu », « d'unité de sélection » ou « d'espèce ») pourrait avoir un impact indirect sur leur manière respective d'appréhender son efficacité. Or, bien que tous deux rejettent effectivement le premier postulat darwinien fondamental, en son sens strict, à la faveur de

l'idée que la sélection naturelle opère à de multiples niveaux – acceptant tous deux d'employer le terme de « sélection naturelle », à proprement parler, pour désigner le processus de sélection opérant à d'autres niveaux que celui de l'organisme individuel – il se trouve justement que l'un et l'autre n'utilisent pas les mêmes concepts « d'organisme », « d'individu » et « d'unité de sélection » (Gould, 2006, p.836, 869, 907, 952)⁸⁵. Puis, contrairement à Sober, Gould (2006, p.984) « propose, comme thèse centrale de la théorie de la macroévolution, que les espèces y jouent le *même* rôle en tant qu'individus fondamentaux que les organismes dans le cadre de la microévolution »⁸⁶. Mais surtout, il semble qu'en aucun cas Gould (2006) ne manifeste de parti-pris pour la thèse de l'essentialisme originel, ne mentionnant nulle part, de manière explicite, son accord ou son désaccord avec Sober sur ce point. Sans adopter une pensée populationnelle, à proprement parler, il se trouve que Gould adopterait plutôt un essentialisme faible (« weak essentialism » (Walsh, 2006, p.444, n.b.p.14)⁸⁷).⁸⁸

En second lieu, bien que Gould et Sober rejettent aussi l'idée néodarwinienne (relative au second postulat darwinien fondamental) selon laquelle la sélection naturelle est la cause première de tout changement évolutif (à la faveur d'une théorie développementale de la phylogénie), il semblerait que l'un et l'autre ne soient pas d'accord sur l'importance à accorder au développement dans l'évolution, relativement à l'influence de la sélection naturelle. En fait, ils ne s'entendent pas sur le rapport entre l'influence des contraintes endogènes sur le développement (ontogénie) et l'influence de la sélection naturelle dans l'évolution (phylogénie). Pour Gould, comme nous avons pu le voir au deuxième chapitre,

⁸⁵ Pour le comprendre, nous avons choisi parmi ces extraits de mettre en annexe, citation C p.III, un extrait de Gould (2006) qui résume particulièrement bien ce point de désaccord.

⁸⁶ L'italique est de nous.

⁸⁷ En fait, se référant à l'édition de 2002, Walsh stipule que Gould se considère lui-même comme partisan d'un essentialisme faible (« weak essentialism »). Toutefois, Walsh ne mentionne pas la page exacte de laquelle il tire cette affirmation et, malgré de longues recherches (faites à partir de l'édition de 2006 et d'une version électronique de l'édition de 2002), nous ne trouvons nulle part quelque allégation explicite de Gould sur le sujet.

⁸⁸ À noter que, bien que la théorie des équilibres ponctués d'Eldredge et Gould (1972) puisse admettre une certaine conception essentialiste, Sober (1980, p.380) soulève « that hypotheses of discontinuous evolution like that [...] in no way confirm the claims of essentialism. »

ce serait de concert que les contraintes endogènes ET la sélection naturelle orientent l'évolution. Selon sa perspective, les facteurs internes « channel and constrain Darwinian forces; they do not stand in opposition to them. » (Gould, 1980, p.129) Au contraire, pour Sober (1984a, p.154), « Natural selection stands in opposition to endogenous constraints. » Bien que Sober (1984a, 1993, 1995) n'aborde pas explicitement la question de l'origine des traits complexes, il semble pour lui, comme nous avons pu le voir au troisième chapitre, que seule l'approche développementale pourrait rendre compte de l'origine des espèces (étant à même d'expliquer les traits individuels), alors que l'approche sélectionniste ne pourrait rendre compte que de la persistance des traits des organismes (étant de niveau populationnel).

Par conséquent, dans le projet de prendre position quant au pouvoir créateur de la sélection naturelle (à la faveur d'une position semblable à celle de Gould ou plutôt à la faveur de celle de Sober), il faudrait faire deux choses. D'une part, il serait non seulement pertinent de s'intéresser davantage à leurs concepts respectifs « d'organisme », « d'individu », « d'unité de sélection » et « d'espèce », mais encore, il faudrait cerner en quoi consiste exactement l'essentialisme faible de Gould (2006) et d'où vient chez Sober (1980, 1984a, 1993, 1995) se penchant pour l'essentialisme originel. Pour mieux comprendre de quoi retournent les positions populationnistes et essentialistes, nous pourrions nous intéresser aux analyses que font Sober (1984a, p.157-161, 162-164; 1984b, chap.9) ainsi que Wilson et Sober (1994a) sur le sujet. Puis, de même que pour ce qui est du débat entre Sober (1984a, 1993, 1995) et Neander (1988, 1995a, b), il nous faudrait analyser la perspective que nous offre l'essentialisme originel par rapport à la pensée populationnelle. Nous pourrions nous baser, entre autres, sur les travaux de Mackie (2006), Matthen (2002, 2003), Pust (2001, 2004), Robertson (1998) et Roca-R. (2011). D'autre part, il nous faudrait nous intéresser plus en détail à l'importance qu'occupe le développement dans la phylogenèse, en analysant la solidité des perspectives respectives de Gould et de Sober sur le sujet. Nous pourrions nous pencher sur le rapport chez Gould (2006, chap.11) entre contrainte structurale et adaptation (entre structure et fonction), dans l'ontogenèse et la phylogenèse. Aussi, nous pourrions tenter de trouver, dans l'œuvre de

Sober, ce que ce dernier propose exactement comme solution complète au problème de la nouveauté évolutionnaire, sur l'origine des traits adaptatifs complexes. Du moins, afin de mieux saisir la position de Sober (1984a, 1993, 1995), et d'éclaircir le débat, il serait pertinent d'examiner la distinction et le rapport qu'il y a entre « pouvoir explicatif » et « pouvoir créateur » de la sélection naturelle, ce que nous pourrions faire à commencer avec Gayon (1997), notamment. Le fait est que, bien ces deux concepts n'entretiennent pas de relation d'identité, ils semblent parfois être confondus. Or, voilà qui est source de malentendus et mène parfois, de part et d'autre, à des conclusions hâtives, particulièrement dans le débat entre Sober (1984a, 1993, 1995) et Neander (1988, 1995a, b). Bien entendu, nous pourrions aussi nous intéresser davantage à la théorie hiérarchique de Gould (2006, chap.8) ou à la théorie des équilibres ponctués (Eldredge et Gould, 1972; Gould et Eldredge, 1977), par exemple. Mais, rappelons-le, l'objectif de ce mémoire n'était pas tant de considérer les alternatives à la théorie darwinienne originale ou à la théorie synthétique de l'évolution, que de voir, selon les quelques auteurs dont nous avons traité, de quoi retourne le pouvoir créateur de la sélection naturelle.

À considérer tout ce dont nous avons traité, bien que la sélection naturelle puisse nous sembler avoir le potentiel théorique que lui accordent les partisans de la vision positive de l'évolution, bien que le pluralisme de Gould (1980, 1982a, 2006) soit des plus attrayants et que le modèle cumulatif de Neander (1988, 1995a, b) semble pouvoir partiellement expliquer l'origine populationnelle d'adaptations complexes, il faut admettre néanmoins que l'argumentation de Sober (1984a, 1993, 1995) est plutôt solide. Suivant sa logique, il semble effectivement que la sélection naturelle ne puisse répondre à la question de l'adaptation sur le plan individuel. Sur cette base, il est difficile d'accorder à la sélection un véritable pouvoir créateur. Toutefois, peut-être serait-il possible de contrer l'argumentation de Sober (1995). Comme nous l'avons vu, l'essentialisme originel de Sober l'amène à penser que la sélection naturelle ne pourrait être à considérer comme l'une des causes pertinentes à l'origine des caractéristiques particulières d'un individu. La sélection ne saurait expliquer pourquoi un individu donné possède tel trait *plutôt* que tel autre. Elle ne pourrait expliquer que la persistance et la prospérité des traits dans une

population. Contrefactuellement, si l'on exerçait sur une population donnée une pression de sélection A *plutôt* que B, ceci ne saurait faire une différence sur les caractéristiques de chaque individu particulier, sauf peut-être quant à savoir quels individus survivront et quels périront. Nous ne pourrions donc pas affirmer que la sélection naturelle peut expliquer pourquoi tel individu possède tel trait *plutôt* que tel autre. L'explication développementale, par contre, serait à même de l'expliquer. Dans la perspective de l'essentialisme originel, comme la sélection naturelle ne pourrait influencer le développement d'un individu, elle ne pourrait en expliquer les caractéristiques particulières. Pour contrer l'argumentation de Sober (1984, 1993, 1995), il faudrait donc trouver dans le monde organique un processus par lequel la sélection naturelle peut influencer le développement des individus particuliers. Voilà qui serait possible dans la mesure où la fréquence relative des plans génétiques présents au sein d'une population pourrait influencer le développement des organismes individuels. Il faudrait que ce genre de phénomène respecte les conditions imposées à la variation et le gradualisme darwinien. Mais aussi, il faudrait que ce genre de phénomène ait une fréquence relative suffisamment élevée pour qu'il soit pertinent de le considérer dans notre compréhension générale de l'évolution. À notre avis, c'est au « transfert latéral de gène »⁸⁹ qu'il nous faudrait nous intéresser. À considérer que certains organismes peuvent incorporer pendant leur développement du matériel génétique provenant d'un autre organisme individuel, nous pensons que la fréquence relative de certains gènes dans une population devrait influencer la probabilité que certains traits, *plutôt* que d'autres, puissent se développer chez un individu particulier. Or, comme la sélection naturelle peut expliquer la fréquence relative d'un trait dans une population, nous pensons qu'elle pourrait ainsi en partie expliquer, dans une perspective probabiliste, l'émergence première d'un trait chez un individu particulier. Avec un tel argument, nous pensons que nous pourrions être à même d'éviter les problèmes de transitivité et de distributivité que semble présenter l'argument de Neander (1995a, b). Qui plus est, nous pensons que le transfert latéral de gène pourrait remettre en question l'essentialisme originel de Sober, un peu de la même manière qu'il

⁸⁹ « Lateral gene transfer (LGT) is defined as any process in which an organism incorporates genetic material from another organism without being the direct descendent of that organism. » (Ellis, 2010, p.61)

remet en question la pensée essentialiste, suivant l'analyse de Bapteste et Boucher (2009).
Cela dit, voilà qui pourrait faire l'objet d'un autre travail de recherche...

Bibliographie

Alberch, P. (1)

Alberch, P. (1980), "Ontogenesis and Morphological Diversification", *American Zoologist* 20 (4):653-667.

Altenberg, L. (1)

Wagner, G. P., and L. Altenberg (1996), "Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability", *Evolution* 50 (3):967-976.

Ariew, A. (1)

Matthen, M., and A. Ariew (2002), "Two ways of thinking about fitness and natural selection", *Journal of Philosophy* 99 (2):55-83.

Bapteste, E. (1)

Bapteste, E., and Y. Boucher (2009), "Epistemological Impacts of Horizontal Gene Transfer on Classification in Microbiology", *Methods in molecular biology (Clifton, N.J.)* 532:55-72.

Barrett, P.H. et coll. (1)

Barrett, P.H. et coll. (1987), "Charles Darwin's Notebooks", in, Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1836-1844.

Bouchard, F. (2)

Bouchard, F. (2008), "Causal Processes, Fitness, and the Differential Persistence of Lineages", *Philosophy of Science* 75 (5):560-570.

Bouchard, F., and A. Rosenberg (2004), "Fitness, Probability and the Principles of Natural Selection", *British Journal for the Philosophy of Science* 55 (4):693-712.

Boucher, Y. (1)

Bapteste, E., and Y. Boucher (2009), "Epistemological Impacts of Horizontal Gene Transfer on Classification in Microbiology", *Methods in molecular biology (Clifton, N.J.)* 532:55-72.

Boyle, R. (1)

Boyle, R. (1688), *A Disquisition About the Final Causes of Natural Things*. London: John Taylor.

Bunge, M. (1)

Mahner, M., and M. Bunge (2001), "Function and Functionalism: A Synthetic Perspective", *Philosophy of Science* 68 (1):75-94.

Bush, G. L. (1)

Bush, G. L., S. M. Case, A. C. Wilson, and J. L. Patton (1977), "Rapid Speciation and Chromosomal Evolution in Mammals", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74.

Cartwright, N. (1)

Cartwright, N. (1979), "Causal Laws and Effective Strategies", *Nous* 13 (4):419-437.

Case, S. M. (1)

Bush, G. L., S. M. Case, A. C. Wilson, and J. L. Patton (1977), "Rapid Speciation and Chromosomal Evolution in Mammals", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74.

Clark, B. (1)

York, R., and B. Clark (2011), "Stephen Jay Gould's Critique of Progress", *Monthly Review-an Independent Socialist Magazine* 62 (9):19-36.

Cummins, R. (1)

Cummins, R. (1975), "Functional Analysis", *Journal of Philosophy* 72:741-764.

Darwin, C. (4)

Darwin, C. (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.

——— (1896), "De l'Origine des Espèces", in E. Barbier (ed.): Feedbooks.

——— (1971), *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.

——— (2008), *L'Origine des Espèces*. Paris: Garnier Flammarion.

Dawkins, R. (1)

Dawkins, R. (1986), "Blind Watchmaker", *New Scientist* 112 (1532):65-65.

Dionne, E. R. (1)

Dionne, E. R. (2010), "Le Concept de Mutation chez de Vries", in, Montreal: Université de Montréal.

Dobzhansky, T. (2)

Dobzhansky, T. (1937), *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

——— (1958), *Genetics and the Origin of Species* 3e édition ed. New York: Columbia University Press.

Dretske, F. (3)

Dretske, F. (1973), "Contrastive Statements", *Philosophical Review* 81:411-437.

——— (1988), *Explaining Behavior*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.

Dretske, F., and A. Snyder (1972), "Causal Irregularity", *Philosophy of Science* 39:69-71.

Edwards, A. (1)

Edwards, A. (1972), *Likelihood*. Cambridge: Cambridge University Press.

Eldredge, N. (3)

Eldredge, N., and S. J. Gould (1972), "Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism", in T. J. M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*, San Francisco: Freeman, Cooper & Co., 82-115.

Gould, S. J., and N. Eldredge (1977), "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered", *Paleobiology* 3 (2):115-151.

——— (1993), "Punctuated Equilibrium Comes of Age", *Nature* 366 (6452):223-227.

Ellis, J. (1)

Ellis, J. (2010), *How Science Works: Evolution: A Student Primer*.

Emmerson, A. E. (1)

Emmerson, A. E. (1960), "The Evolution of Adaptation in Population Systemes", in S. Tax (ed.), *Evolution After Darwin*, Chicago, Illinois: University of Chicago Press.

Fisher, R. A. (1)

Fisher, R. A. (1958), *The Genetical Theory of Natural Selection*. 2nd edn. ed. New York: Dover Publications.

Forber, P. (1)

Forber, P. (2005), "On the Explanatory Roles of Natural Selection", *Biology & Philosophy* 20 (2-3):329-342.

Gayon, J. (2)

Gayon, J. (1995), "La Biologie Darwinienne de l'Évolution est-elle «Réductionniste»?" *Revue Philosophique de Louvain* 93 (1-2):111-139.

——— (1997), *The "Paramount Power of Selection": From Darwin to Kauffman*. Edited by M. L. Doets K. Mundici D. VanBenthem J. DallaChiara. Vol. 260, *Structures and Norms in Science: Volume Two of the Tenth International Congress of Logic, Methodology and Philosophy of Science, Florence, August 1995*.

Gerhart, J. C. (1)

Kirschner, A. C. , and J. C. Gerhart (2005), *The Plausibility of Life, Resolving Darwin's Dilemma*. New Haven and London: Yales University Press.

Goldschmidt, R. (1)

Goldschmidt, R. (1940), *The Material Basis of Evolution*: Yale University Press.

Gould, S. J. (13)

Eldredge, N., and S. J. Gould (1972), "Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism", in T. J. M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*, San Francisco: Freeman, Cooper & Co., 82-115.

Gould, S. J. (1982a), "Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory", *Science* 216 (4544):380-387.

——— (1982b), *The Uses of Heresy, introduction to the republication of the 1940 edition of R. Goldschmidt, The Material Basis of Evolution* New Haven: Yale University Press.

——— (1992), "Ontogeny and Phylogeny: Revisited and Reunited", *Bioessays* 14 (4):275-279.

——— (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*. Gallimard ed. Cambridge, Connecticut: Harvard University Press.

——— (2006), *La Structure de la Théorie de l'Évolution*. Gallimard ed. Cambridge,

Connecticut: Harvard University Press.

- Gould, S. J., and N. Eldredge (1977), "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered", *Paleobiology* 3 (2):115-151.
- (1993), "Punctuated Equilibrium Comes of Age", *Nature* 366 (6452):223-227.
- Gould, S. J., and R. C. Lewontin (1979), "Spandrels of San-Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Program", *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 205 (1161):581-598.
- (1982), "Article condensé de la version de 1979 "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of th Adaptationist Programm"", *La Recherche* (139):1494-1502.
- Gould, S. J., and E. A. Lloyd (1999), "Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism?" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96 (21):11904-11909.
- Gould, S. J., and E. S. Vrba (1982), "Exaptation, a Missing Term in the Science of Form", *Paleobiology* 8 (1):4-15.
- Vrba, E. S., and S. J. Gould (1986), "The Hierarchical Expansion of Sorting and Selection: Sorting and Selection Cannot Be Equated", *Paleobiology* 12 (2):217-228.

Hacking, I. (1)

Hacking, I. (1965), *The Logic of Statistical Inference*. Cambridge: Cambridge University Press.

Huxley, J. S. (1)

Huxley, J. S. (1942), *Evolution, the modern synthesis*. London: Allen and Unwin.

Héraclite (1)

Héraclite (fr. VIII), in, *De Thales de Millet à Prodicos, Les penseurs grecs avant Socrate* Paris: Garnier Flammarion.

Kellogg, J. S. (1)

Kellogg, J. S. (1907), *Darwinism Today*. London: G. Bell & Sons.

Kirschner, A. C. (1)

Kirschner, A. C. , and J. C. Gerhart (2005), *The Plausibility of Life, Resolving Darwin's Dilemma*. New Haven and London: Yales University Press.

Lamarck, J.-B. (2)

- Lamarck, J.-B. (1801), *Système des Animaux sans Vertèbres, ou Tableau Général des Classes, des Ordres et des Genres de ces Animaux;... Précédé du Discours d'Ouverture du Cours de Zoologie Donné dans le Muséum National d'Histoire Naturelle, l'an VIII de la République, le 21 flor.* Paris: Déterville.
 ——— (1809), *Zoological Philosophy*. London: Macmillan.

Lauder, G. V. (1)

- Lauder, G. V. (1981), "Form and Function: Structural Analysis in Evolutionary Morphology", *Paleobiology* 7 (4):430-442.

Lewens, T. (1)

- Lewens, T. (2001), "Sex and Selection: A Reply to Matthen", *British Journal for the Philosophy of Science* 52 (3):589-598.

Lewis, D. (2)

- Lewis, D. (1986a), "Causal Explanation", *Philosophical Papers* 2:214-240.
 ——— (1986b), "Causation", *Philosophical Papers* 2:159-213.

Lewontin, R. C. (2)

- Gould, S. J., and R. C. Lewontin (1979), "Spandrels of San-Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Program", *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 205 (1161):581-598.
 ——— (1982), "Article condensé de la version de 1979 "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of th Adaptationist Programm"", *La Recherche* (139):1494-1502.

Lloyd, E. A. (1)

- Gould, S. J., and E. A. Lloyd (1999), "Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism?" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96 (21):11904-11909.

Lyell, C. (2)

- Lyell, C. (1832), "Principles of Geology: Being an Attempt to Explain the Former Changes of the Earth's Surface by Reference to Causes Now in Operation", in: Murray, J.
 ——— (1970), "Sir Charles Lyell's Scientific Journals on the Species Question (Yale

Studies in the History of Science and Medicine, Vol.5)", in L.G. Wilson (ed.), New Haven: Yale University Press.

Mackie, P. (1)

Mackie, P. (2006), *How Things Might Have Been: Individuals, Kinds, and Essential Properties*: Oxford University Press.

Mahner, M. (1)

Mahner, M., and M. Bunge (2001), "Function and Functionalism: A Synthetic Perspective", *Philosophy of Science* 68 (1):75-94.

Matthen, M. (4)

Matthen, M. (1999), "Evolution, Wisconsin Style: Selection and the Explanation of Individual Traits", *British Journal for the Philosophy of Science* 50 (1):143-150.

——— (2002), "Origins are Not Essences in Evolutionary Systematics", *Canadian Journal of Philosophy* 32 (2):167-182.

——— (2003), "Is Sex Really Necessary? And Other Questions for Lewens", *British Journal for the Philosophy of Science* 54 (2):297-308.

Matthen, M., and A. Ariew (2002), "Two ways of thinking about fitness and natural selection", *Journal of Philosophy* 99 (2):55-83.

Mayr, E. (4)

Mayr, E. (1942), *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

——— (1963), *Animal species and evolution*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

——— (1980), "Prologue: Some Thoughts on the History of the Evolutionary Synthesis", in E. Mayr and W. B. Provine (eds.), *The Evolutionary Synthesis* Cambridge, Massachusetts Harvard University Press.

——— (1982), *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press.

Mivart, St.G. (1)

Mivart, St.G. (1871), *On the Genesis of Species*. London: Macmillan.

Müller, G. B. (1)

Müller, G. B., and G. P. Wagner (1991), "Novelty in Evolution: Restructuring the Concept", *Annual Review of Ecology and Systematics* (22):229-256.

Nanay, B. (1)

Nanay, B. (2005), "Can Cumulative Selection Explain Adaptation?" *Philosophy of Science* 72 (5):1099-1112.

Neander, K. (5)

Neander, K. (1988), "What Does Natural Selection Explain? Correction to Sober", *Philosophy of Science* 55 (3):422-426.

——— (1991a), "Functions as Selected Effects: The Conceptual Analysts Defense", *Philosophy of Science* 58 (2):168-184.

——— (1991b), "The Teleological Notion of Function", *Australasian Journal of Philosophy* 69 (4):454-468.

——— (1995a), "Pruning the Tree of Life", *British Journal for the Philosophy of Science* 46 (1):59-80.

——— (1995b), "Explaining Complex Adaptations: A Reply ", *British Journal for the Philosophy of Science* 46 (4):583-587.

Paley, W. (1)

Paley, W. (1803), *Natural Theology* 5e édition ed. London: Faulder, R.

Patton, J. L. (1)

Bush, G. L., S. M. Case, A. C. Wilson, and J. L. Patton (1977), "Rapid Speciation and Chromosomal Evolution in Mammals", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74.

Pigliucci, M. (1)

Pigliucci, M. (2008), "What, if Anything, is an Evolutionary Novelty? " *Philosophy of Science* 75:887-898.

Pust, J. (2)

Pust, J. (2001), "Natural Selection Explanation and Origin Essentialism", *Canadian Journal of Philosophy* 31 (2):201-220.

——— (2004), "Natural selection and the Traits of Individual Organisms", *Biology & Philosophy* 19 (5):765-779.

Ray, J.(1)

Ray, J. (1691), *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*. London: Innys, W.
Manby, R.

Robertson, T.(1)

Robertson, T. (1998), "Possibilities and the Arguments for origin Essentialism (Nathan Salmon, Graeme Forbes)", *Mind* 107 (428):729-749.

Roca-R., S. (1)

Roca-R., S. (2011), "Essential Properties and Individual Essences", *Philosophy Compass* 6 (1):65-77.

Rosenberg, A. (1)

Bouchard, F., and A. Rosenberg (2004), "Fitness, Probability and the Principles of Natural Selection", *British Journal for the Philosophy of Science* 55 (4):693-712.

Salmon, W. (1)

Salmon, W. (1975), "Theoretical Explanation", in S. Korner (ed.), *Explanation*, Oxford: Basil Blackwell, 118-145.

Seilacher, A. (1)

Seilacher, A. (1972), "Divaricate Patterns in Pelecypod Shells", *Lethaia* 5:325-343.

Simpson, G. G. (2)

Simpson, G. G. (1944), *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.
——— (1944), *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.

Slatkin, M. (1)

Slatkin, M. (1981), "A Diffusion Model of Species Selection", *Paleobiology* 7 (4):421-425.

Snyder, A. (1)

Dretske, F., and A. Snyder (1972), "Causal Irregularity", *Philosophy of Science* 39:69-71.

Sober, E. (12)

Sober, E. (1975), *Simplicity*. Clarendon Press.

——— (1980), "Evolution, Population Thinking, and Essentialism", *Philosophy of Science* 47 (3):350-383.

——— (1983), "Equilibrium Explanation", *Philosophical Studies* 43 (2):201-210.

——— (1984a), *The Nature of Selection*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.

——— (1984b), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology: An Anthology*. Cambridge, Bradford: MIT Press.

——— (1993), *The Philosophy of Biology*. Boulder, Colorado: Westview Press.

——— (1995), "Natural Selection and Distributive Explanation: A Reply to Neander", *British Journal for the Philosophy of Science* 46 (3):384-397.

——— (2001), "The Two Faces of Fitness", in R. Singh, D. Paul, C. Krimbas and J. Beatty (eds.), *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives*. Cambridge University Press, 309-321.

Sober, E., and D. S. Wilson (1994), "A Critical Review of Philosophical Work on the Units of Selection Problem", *Philosophy of Science* 61 (4):534-555.

Wilson, D. S., and E. Sober (1994a), "Reintroducing Group Selection to the Human Behavioral-Sciences", *Behavioral and Brain Sciences* 17 (4):585-608.

——— (1994b), "Group Selection: The Theory Replaces the Bogyman: Authors Response", *Behavioral and Brain Sciences* 17 (4):639-647.

——— (1998), "Multilevel Selection and the Return of Group-Level Functionalism: Response", *Behavioral and Brain Sciences* 21 (2):305-306.

Stegmann, U. E. (1)

Stegmann, U. E. (2010), "What Can Natural Selection Explain?" *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci* 41 (1):61-66.

van Fraassen, B. C. (1)

van Fraassen, B. C. (1980), *The Scientific Image*. Oxford: Oxford University Press.

Vrba, E. S. (2)

Gould, S. J., and E. S. Vrba (1982), "Exaptation, a Missing Term in the Science of Form", *Paleobiology* 8 (1):4-15.

Vrba, E. S., and S. J. Gould (1986), "The Hierarchical Expansion of Sorting and Selection: Sorting and Selection Cannot Be Equated", *Paleobiology* 12 (2):217-228.

Vries, H. D. (2)

Vries, H. D. (1906), *Species and Varieties, Their Origin by Mutation*. London: The Open Court Publishing Company.

——— (1909-1910), *The Mutation Theory*. Chicago: The Open Court Publishing Company.

Wagner, G. P. (2)

Müller, G. B., and G. P. Wagner (1991), "Novelty in Evolution: Restructuring the Concept", *Annual Review of Ecology and Systematics* (22):229-256.

Wagner, G. P., and L. Altenberg (1996), "Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability", *Evolution* 50 (3):967-976.

Wallace, A. R. (1)

Wallace, A. R. (1889), *Darwinism: an Exposition of the Theory of Natural Selection, With Some of its Applications*. London: Macmillan.

Walsh, D. M. (1)

Walsh, D. M. (1998), "The Scope of Selection: Sober and Neander on What Natural Selection Explains", *Australasian Journal of Philosophy* 76 (2):250-264.

Weismann, A. (1)

Weismann, A. (1893), "The All-Sufficiency of Natural Selection: A Reply to Herbert Spencer", *Contemporary Review* 64:309-338.

White, M. J. D. (1)

White, M. J. D. (1978), *Modes of Speciation* San Francisco: Freeman.

Wilson, A. C. (1)

Bush, G. L., S. M. Case, A. C. Wilson, and J. L. Patton (1977), "Rapid Speciation and Chromosomal Evolution in Mammals", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74.

Wilson, D. S. (4)

Sober, E., and D. S. Wilson (1994), "A Critical Review of Philosophical Work on the Units of Selection Problem", *Philosophy of Science* 61 (4):534-555.

Wilson, D. S., and E. Sober (1994a), "Reintroducing Group Selection to the Human Behavioral-Sciences", *Behavioral and Brain Sciences* 17 (4):585-608.

- (1994b), "Group Selection: The Theory Replaces the Bogeyman: Authors Response", *Behavioral and Brain Sciences* 17 (4):639-647.
- (1998), "Multilevel Selection and the Return of Group-Level Functionalism: Response", *Behavioral and Brain Sciences* 21 (2):305-306.

York, R. (1)

- York, R., and B. Clark (2011), "Stephen Jay Gould's Critique of Progress", *Monthly Review-an Independent Socialist Magazine* 62 (9):19-36.

Annexe

Citation A

« Si, au milieu des conditions changeantes de l'existence, les êtres organisés présentent des différences individuelles dans presque toutes les parties de leur structure, et ce point n'est pas contestable ; s'il se produit, entre les espèces, en raison de la progression géométrique de l'augmentation des individus, une lutte sérieuse pour l'existence à un certain âge, à une certaine saison, ou pendant une période quelconque de leur vie, et ce point n'est certainement pas contestable; alors, en tenant compte de l'infinie complexité des rapports mutuels de tous les êtres organisés et de leurs rapports avec les conditions de leur existence, ce qui cause une diversité infinie et avantageuse des structures, des constitutions et des habitudes, il serait très extraordinaire qu'il ne se soit jamais produit des variations utiles à la prospérité de chaque individu, de la même façon qu'il s'est produit tant de variations utiles à l'homme. Mais, si des variations utiles à un être organisé quelconque se présentent quelquefois, assurément les individus qui en sont l'objet ont la meilleure chance de l'emporter dans la lutte pour l'existence; puis, en vertu du principe si puissant de l'hérédité, ces individus tendent à laisser des descendants ayant le même caractère qu'eux. J'ai donné le nom de sélection naturelle à ce principe de conservation ou de persistance du plus apte. Ce principe conduit au perfectionnement de chaque créature, relativement aux conditions organiques et inorganiques de son existence; et, en conséquence, dans la plupart des cas, à ce que l'on peut regarder comme un progrès de l'organisation. » (Darwin, 2008, p.183-184)

Citation B

« According to OE, a given individual could not have had different biological parents from those it actually had. Hence, a given individual could not have arisen from a reproductive episode involving different parents. This entails that if a given reproductive episode had been prevented from happening, then the organism produced in that reproductive episode would not exist. Since selection determines only which reproductive episodes occur, its impact on subsequent creatures is to determine only which individuals come to exist. [...] If selection determines only *which* reproductive events occur, and a creature cannot originate in a different reproductive event, then selection cannot affect a creature's traits, because it determines whether or not the creature comes to exist in the first place. Variation in the chain of reproductive episodes leading to the relevant creature would, given OE, result in the existence of some *other* creature. [...] So, OE *entails that natural selection cannot explain why a particular creature has the traits that it has rather than some other traits.* » (Pust, 2001, p.208)

Citation C

« Je ne dois mentionner qu'un petit désaccord avec Wilson et Sober. J'accepte complètement l'idée suivant laquelle les unités de sélection doivent être définies en tant qu'interacteurs, mais je suis partisan d'une conception plus « lâche » ou plus « large » de l'interaction, qui permette de prendre en compte des individus de niveau élevé, dans le cadre de la sélection entre espèces et entre clades. Wilson et Sober estiment que les interacteurs doivent posséder des caractéristiques qui les apparentent à des organismes, et, par conséquent, ils ont pris la décision, regrettable et pouvant être source de confusion, de rénommer « organisme » toute unité de sélection à quelque niveau hiérarchique qu'elle appartienne, et d'appeler « individu » tout organisme au sens courant de corps organisé, tandis que la plupart des biologistes et moi-même (voir Gould et Lloyd, 1999) soutenons une terminologie inverse, comme nous l'avons vu ci-dessus. » (Gould, 2006, p.869)

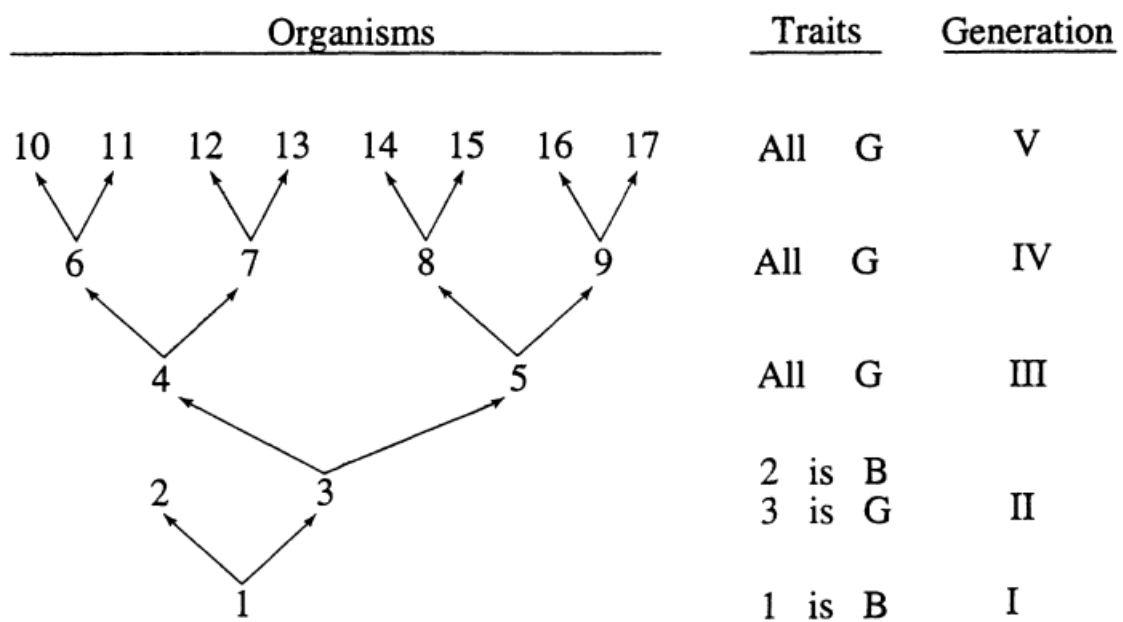
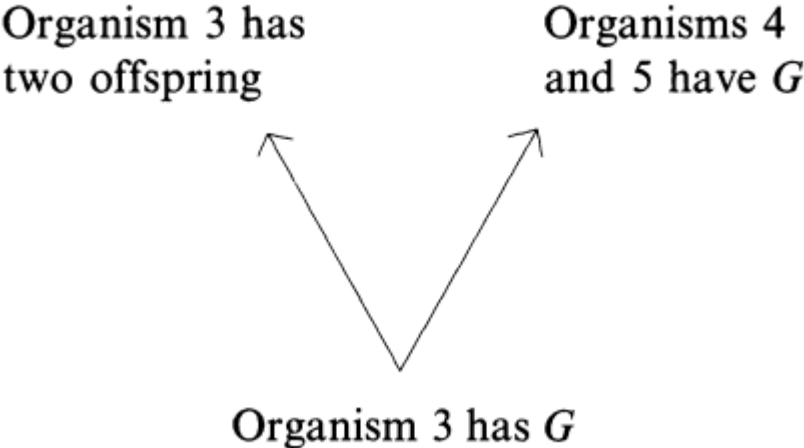
Figure A

Fig. 1.

(Sober, 1995, p. 386)

Figure B



(Sober, 1995, p.389)

Tableau A*Table 1* Criteria for classifying evolutionary theories

| Based on— | Also allowing for soft inheritance | Exclusively hard inheritance |
|---------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| Essentialism | Orthogenesis Geoffroyism | Saltationism |
| Populationism | Darwinism | Neo-Darwinism Synthetic theory |

(Mayr,

1980,

p.4)

