

Peter.T. SAUNDERS

## **L'évolution des formes biologiques\***

D'après la théorie de Darwin, l'évolution procède par sélection naturelle. Les variations favorables subsistent ; les variations défavorables disparaissent. Et ceci, affirme-t-on, est la raison pour laquelle les organismes sont adaptés à leur environnement.

Cependant, le but de la théorie de l'évolution n'est pas seulement d'expliquer l'adaptation. Il est d'expliquer pourquoi les organismes que nous voyons autour de nous sont tels qu'ils sont et comment ils en sont venus à être ainsi. Dire que certaines variations sont sélectionnées ne suffit pas, il faut également dire comment ces variations apparaissent. La nature serait bien en peine de sélectionner une variation qui n'existe pas.

Darwin lui-même a reconnu ce problème, mais la version moderne du darwinisme, dite théorie "synthétique" ou "néo-darwinienne" de l'évolution, prétend l'avoir résolu. Pour citer un manuel qui fait référence en la matière (Futuyma 1978), " on considère que l'action conjointe des mutations, qui génèrent les variations, et de la sélection, par laquelle ces variations s'organisent en une forme cohérente et adaptative, suffit à expliquer le processus phylogénique".

La solution néo-darwinienne au problème de l'origine des variations est basée sur la doctrine de Weismann de l'indépendance du plasma germinatif et son équivalent moderne, le "dogme central" de la biologie moléculaire, selon lequel l'information passe de l'ADN à l'ARN puis à la protéine de manière unidirectionnelle. Il s'ensuit,

---

\* Ce texte fut initialement publié en anglais dans la revue *Leonardo*, Vol. 22, N° 1 ; pp. 33-38 (1989). Tous droits réservés, c I.S.A.S.T. 1989. Nous remercions la revue *Leonardo* pour l'aimable autorisation de traduire et de rééditer ce texte. Traduit de l'anglais par E. Geoffrois.

suppose-t-on, que les seules variations qui comptent dans l'évolution sont dues à des mutations génétiques ; et donc qu'en fin de compte les variations sont aléatoires et ne dirigent pas l'évolution. Pour reprendre les termes de Ernst Mayr (1980), le doyen des néo-darwinistes contemporains, "la sélection est la seule force directrice de l'évolution". Expliquer l'évolution d'un caractère revient à montrer quel avantage il confère (ou pourrait conférer<sup>1</sup>) à l'organisme.

En fait, il n'est pas sûr que la doctrine de Weismann soit vraie<sup>2</sup>. Et même si elle l'était, ou si les exceptions s'avéraient avoir une influence négligeable sur le cours de l'évolution, la position des néo-darwinistes ne serait pas justifiée pour autant. Car même si des mutations génétiques aléatoires étaient la source de toute variation héritée, cela ne voudrait pas dire que les variations soient elles-mêmes aléatoires. Celles-ci peuvent être déclenchées par des mutations, mais leur forme est largement déterminée par les propriétés du système développemental de l'organisme, c'est-à-dire par la nature du processus ontogénique qui mène de la cellule œuf à l'état adulte. Si nous voulons comprendre l'évolution, nous devons comprendre le développement, car c'est ainsi que nous pouvons découvrir les alternatives parmi lesquelles la sélection naturelle peut choisir.

Les néo-darwinistes, évidemment, ne sont pas de cet avis. Certains, comme Dawkins (1976) et Maynard Smith (1982)<sup>3</sup>, affirment sans ambages que le développement n'a rien à voir avec l'évolution. Leur position a le mérite d'être cohérente avec la théorie synthétique citée plus haut, mais beaucoup de néo-darwinistes se

---

<sup>1</sup> En fait, le plus souvent, on se contente d'une hypothèse purement spéculative, plus ou moins plausible, à propos d'un avantage sélectif qui *pourrait* découler du caractère en question. La raison en est qu'en général, il est fort difficile de mettre en évidence un avantage sélectif précis, et encore plus difficile de le mesurer quantitativement sur la base d'observations empiriques.

<sup>2</sup> Que ce soit sous sa forme originale d'une séparation précoce entre plasma germinatif et plasma somatique chez toutes les espèces ; ou sous sa forme moderne de l'unidirectionnalité du transfert d'information de l'ADN vers les protéines. Voir Pollard (1988).

<sup>3</sup> En fait, il fut un temps où Maynard Smith (1975) écrivit : "comprendre l'évolution exige que l'on comprenne le développement" ; mais il semblerait qu'il ait changé d'avis depuis.

sentent plus gênés et essaient de trouver un moyen de reconnaître l'importance du développement, sans toutefois aller jusqu'à l'inclure dans leurs travaux.

Par exemple, Wolpert (1982) prétend que le développement est complètement préprogrammé dans les gènes, et qu'en conséquence le développement comme l'évolution peuvent être expliqués entièrement en terme d'ADN. Mais affirmer que les gènes sont responsables en dernière instance du développement ne signifie pas que le meilleur moyen de comprendre le développement soit d'étudier la génétique. On pourrait tout aussi bien dire que le meilleur moyen de comprendre la génétique est d'étudier la physique nucléaire, sous prétexte que les propriétés des gènes sont déterminées en dernier ressort par celles des quarks et des gluons.

Quelques néo-darwinistes admettent que le développement peut jouer un rôle, mais seulement un rôle mineur sans influence significative sur le cours de l'évolution. D'autres encore mentionnent l'importance du développement uniquement pour la forme : ainsi Dobzhansky et al. (1977) écrivent dans la préface de leur manuel que la biologie du développement est un domaine "d'une importance fondamentale pour l'étude de l'évolution" — et n'en disent plus un mot dans la suite.

Les néo-darwinistes invoquent des arguments variés, mais en fin de compte ils agissent tous de la même manière : n'accordant aucune attention au développement, ils cherchent à expliquer l'évolution purement en termes d'avantages sélectifs. Ceci ne saurait être justifié. Le groupe sanguin auquel on appartient, ou le fait d'avoir la maladie de Tay-Sachs, sont bien déterminés plus ou moins directement par nos gènes selon les lois de la génétique mendélienne ; mais la plupart des caractères résultent d'enchaînements longs et complexes de réactions physico-chimiques, dont certains sont restreints à l'embryon et d'autres incluent des interactions avec l'environnement. Dans la mesure où les gènes déterminent les caractères, ils ne le font pas directement, comme par magie, mais en influençant ces réactions. Le chemin est long entre un individu et ses gènes, et la relation est loin d'être simple.

Il ne suffit pas de reconnaître qu'un caractère n'est pas contrôlé par un seul gène si c'est pour développer ensuite ses calculs comme si c'était le cas. Quand bien même tout ce que nous savons sur le

développement se résumerait-il à un constat de notre incompréhension, malgré toutes les techniques expérimentales et théoriques dont nous disposons, cela devrait suffire à nous avertir qu'il ne peut être ignoré. D'ailleurs, même si nous ne comprenons pas complètement l'ontogenèse, nous en savons déjà assez pour en déduire beaucoup en ce qui concerne l'évolution. Dans le reste de cet article, je m'attacherai à montrer comment l'étude du développement apporte un éclairage nouveau sur quelques uns des problèmes les plus importants dans l'évolution.

### *L'évolution par accumulation de modifications graduelles*

Les darwinistes ont toujours soutenu que l'évolution est un processus graduel. Darwin (1875) lui-même écrivait que "si l'on pouvait démontrer qu'il existe un organe complexe qui n'ait pu être formé par une succession de nombreuses petites variations, ma théorie s'effondrerait". Plus d'un siècle après, Dawkins (1985) écrit : "Le changement graduel est essentiel [...]. Le rejeter c'est rejeter ce qui rend l'évolution plus crédible que la création".

Pourquoi les darwinistes se sentent-ils ainsi engagés envers l'hypothèse de modifications graduelles ? Ce ne peut pas être à cause des observations, puisque les fossiles recueillis ne font pas apparaître de longues séquences de formes changeant graduellement. Au contraire, on observe surtout des lacunes, que les créationnistes de Cuvier à nos jours ont utilisées comme argument contre l'évolution. Même les darwinistes prétendent seulement que les observations ne contredisent pas l'hypothèse de modifications graduelles, et non pas qu'elles le soutiennent. Alors pourquoi est-il nécessaire d'adopter une position radicale, offrant une cible facile pour les créationnistes, quand on dispose de bien assez d'autres preuves (les datations au carbone radioactif et la complexité décroissante des fossiles recueillis avec la profondeur, pour n'en citer que deux) pour convaincre n'importe quelle personne censée que l'évolution est bien une réalité ?

La raison, ainsi que l'admettent Darwin et Dawkins, est que la théorie exige l'hypothèse de modifications graduelles. Les variations doivent être aléatoires, car si elles ne l'étaient pas la sélection ne serait pas la seule force créative. Et si elles sont aléatoires, elles

doivent être petites, car la probabilité pour qu'une variation aléatoire importante ne soit pas désastreuse pour l'individu chez lequel elle apparaît est infime.

Cependant, si on tient compte du développement, il n'est plus nécessaire de s'imposer des variations limitées ni donc l'hypothèse de modifications graduelles. Les organismes ne sont pas assemblés comme des automobiles, à partir d'éléments fabriqués séparément. Tout au long du développement, chaque partie de l'organisme s'adapte aux autres. Cela veut dire que si un composant change, même de façon importante, les autres peuvent s'ajuster. Chacun sait, par exemple, que beaucoup d'êtres humains nés avec une malformation importante, qu'elle soit génétique ou due à un problème durant la grossesse (tel que la rubéole ou la thalidomide), non seulement survivent mais de plus sont capables de mener des vies pleines et entières.

Comment peuvent apparaître des changements importants ? Il faut savoir que la plupart des réactions physico-chimiques qui ont lieu pendant le développement sont non-linéaires, c'est-à-dire que les équations qui les décrivent contiennent des termes qui ne sont ni constants ni linéaires. Il y a depuis peu un regain d'intérêt pour les phénomènes non-linéaires, et on sait maintenant qu'ils ont des propriétés caractéristiques qu'on ne retrouve pas dans les systèmes linéaires avec lesquels nous sommes plus familiers.

Par exemple, perturber un processus linéaire affecte en général le résultat. Si jamais un système non-linéaire est stable (et nous ne nous intéressons qu'à des systèmes stables, pour des raisons évidentes), il est généralement stable au sens fort du terme, c'est à dire que s'il est perturbé il aura tendance à revenir à sa trajectoire initiale. Ceci explique la capacité qu'ont les organismes de se développer normalement malgré la variabilité des conditions et des perturbations au cours du développement. Ceci est bien sûr une propriété cruciale, puisque sans elle les organismes auraient besoin d'un environnement absolument parfait pour se développer.

Les systèmes non linéaires ont aussi tendance à avoir de multiples solutions. C'est une notion familière — une équation algébrique linéaire n'a qu'une racine, mais une équation quadratique en a deux — et dans le cas des systèmes dynamiques cela veut dire que, selon les conditions initiales, le système peut suivre plusieurs trajectoires.

Cela veut aussi dire que si le système est perturbé au point de ne pas pouvoir revenir à sa trajectoire originelle, il pourra en emprunter une autre.

*Figure 1. Le "paysage épigénétique" de Waddington.*

Ainsi, puisque le processus de développement est non-linéaire, il est à la fois stable et capable de changements organisés importants. Le biologiste Conrad Waddington a illustré cette idée par son fameux "paysage épigénétique" (figure 1) : le développement d'un organisme y est représenté par une bille qui descend une vallée représentant un chemin ontogénique (Waddington 1957 ; Saunders 1992). Les gènes contrôlent la forme du paysage, et une mutation peut être vue comme une modification de ce paysage. La mutation n'aura un effet perceptible que si la modification est suffisante pour détourner la bille vers une autre vallée. Puisque ce qui compte est le choix de la vallée, autrement dit du chemin, différentes mutations peuvent avoir le même effet sur le développement bien que les changements de paysages seraient probablement un peu différents pour chacune. Une perturbation extérieure sur le système aura un effet similaire à celui d'une mutation : peu ou pas d'influence si la

bille reste dans la même vallée, mais la possibilité d'un développement entièrement différent si elle passe au-dessus d'une "ligne de partage des eaux"<sup>4</sup>.

Nous savons aujourd'hui que ces propriétés sont caractéristiques des systèmes non-linéaires, mais Waddington a abouti à cette vision des choses empiriquement, à partir de ce qu'il savait des propriétés des systèmes en cours de développement. Un exemple particulièrement clair du type de comportement qu'il avait à l'esprit est le phénomène bien connu de la phénocopie. Perturber le développement d'un embryon génétiquement normal peut avoir le même résultat qu'une mutation. Ainsi, un embryon de drosophile normal traité avec de la vapeur d'éther peut produire une mouche adulte avec une paire d'ailes supplémentaire, exactement comme le mutant bithorax. Cet exemple n'est pas isolé. Dans les années quarante, Richard Goldschmidt réussit à obtenir une phénocopie de tous les mutants connus de la Drosophile. Les phénopies de papillons mutants sont suffisamment courantes pour que les lépidoptéristes se sentent obligés de les exclure explicitement de leurs collections<sup>5</sup>.

La phénocopie montre clairement l'importance réduite accordée aux gènes dans la conception de l'évolution qui émerge actuellement. La source de variations n'est plus la mutation mais l'ensemble des potentialités de l'organisme, les mutations ou les perturbations de l'environnement ne jouant que le rôle d'un stimulus. Cette idée a quelques conséquences importantes. Si le facteur crucial réside dans une mutation particulière, il est peu probable que la même variation apparaisse chez plusieurs individus en même temps. Et si tel est le cas, alors à moins qu'elle ne procure un avantage sélectif vraiment important elle disparaîtra probablement par "dérive génétique", autrement dit selon le hasard. Si, au contraire, la variation correspond à un changement vers un chemin déjà existant dans le paysage épigénétique, lequel est commun à tous les individus, il est

---

<sup>4</sup> NdT : le terme anglais *watershed* signifie aussi "moment critique, moment décisif".

<sup>5</sup> Karl Bailey, qui m'a informé sur ce point, remarque que puisque des phénopies peuvent être produites par des moyens aussi simples qu'un refroidissement des pupes, il est probable que bien des variants, récoltés de bonne foi sur le terrain, sont en fait des phénopies plutôt que des mutants.

bien plus probable qu'elle ait lieu dans suffisamment d'individus pour subsister.

Du fait de sa stabilité, un système tel que je l'ai décrit précédemment aura aussi tendance à ne pas laisser s'accumuler les changements mineurs ; cependant, il en permettra parfois d'importants. Cette vision des choses est assez différente de l'évolution graduelle que prévoit le néo-darwinisme, ce qui fournit un test qui pourrait être crucial pour confronter les deux versions.

Nous ne pouvons pas réellement trancher, puisque nous n'avons de preuve directe ni de changement brutaux dans l'évolution ni de changements importants dûs à l'enchaînement d'une série de changements mineurs. (En fait, il faut noter que nous ne disposons de bien peu d'observations se rapportant directement à un quelconque aspect d'évolution, un point qui est souvent oublié.) En revanche, nous savons que les systèmes de développement ont les propriétés que j'ai décrites, et que les organismes connaissent parfois par rapport à la norme d'importantes déviations, qui sont au moins viables même si elles ne sont pas avantageuses. Et il y a au moins deux indications importantes qui conduisent à remettre en cause l'hypothèse de la modification graduelle.

La première est la vieille question des lacunes dans la filiation des fossiles. Bien sûr, il y a forcément des lacunes, puisque tous les organismes vivants n'ont pas laissé de trace fossile ; mais au fur et à mesure que les observations s'accumulent et que les techniques d'analyse s'améliorent, beaucoup de paléontologues concluent que les lacunes sont réelles. Deux défenseurs de cette opinion sont Niles Eldredge et Stephen Gould (1972), qui estiment que les grands changements de l'évolution se sont produits pendant des épisodes brefs. Ces pointes d'activités sont entrecoupées de périodes relativement longues, où il ne se passe pas grand chose. Ce type de rythme, qu'ils nomment "équilibres ponctués", est précisément ce à quoi nous pouvons nous attendre d'après une prise en compte de la nature générale du développement.

La seconde est qu'il y a des limites à ce que l'on peut obtenir par sélection, comme le savent bien ceux qui élèvent des animaux ou cultivent des plantes. Comme l'écrit Luther Burbank, l'un des ingénieurs agronomes les plus talentueux de tous les temps :

Je sais par expérience que je peux produire une prune de trois centimètres ou une de sept, ou de n'importe quelle taille intermédiaire, mais je veux bien croire qu'il est sans espoir d'essayer d'obtenir une prune de la taille d'un petit pois ou aussi grosse qu'un pamplemousse. J'ai dans mes exploitations des marguerites à peine plus grandes qu'un ongle et d'autres qui font quinze centimètres de large, mais je n'en ai aucune aussi grande qu'un tournesol et je n'ai jamais espéré en avoir. (Citation dans Macbeth 1971).

Quand on s'éloigne de la norme, on semble inévitablement buter sur une barrière, telle une colline du paysage épigénétique, et ceci empêche la microévolution de devenir macroévolution comme le croient les néo-darwinistes.

Il est très tentant de supposer que l'on peut extrapoler aussi loin qu'on le désire quand on ne se soucie pas de la façon dont les choses se passent dans la réalité. Ce qu'écrivait Mark Twain, un pilote fluvial et écrivain à la fois, ce qui faisait de lui un expert de l'évolution du Mississippi, illustre bien ce fait :

En l'espace de 176 ans, le Bas Mississippi s'est raccourci de 390 kilomètres. Cela représente une moyenne d'un peu plus de 2 kilomètres par an. Et donc quiconque raisonnant posément peut constater, sauf à être aveugle ou stupide, que pendant la période Silurienne de l'oolithique ancien, il y aura tout juste un million d'années en novembre prochain, le Bas Mississippi se prolongeait au-dessus du Golfe du Mexique sur plus de 2.000.000 de kilomètres comme une canne à pêche. De la même manière, il est clair que dans 742 ans, le Bas Mississippi ne fera plus que 2 kilomètres de long, que les rues des villes de Cairo et de la Nouvelle Orléans se seront rejointes, et que l'ensemble coulera des jours paisibles sous la gouverne d'un maire et d'un conseil municipal communs. La science a ceci de fascinant qu'un investissement minime en faits certifiés suffit à produire des conjectures en quantités industrielles. (Citation dans Macbeth 1971).

### ***Le mimétisme***

Les deux papillons illustrés dans la partie supérieure gauche de la figure 2 sont le monarque et le vice-roi. Comme leur nom le suggère, ils se ressemblent, bien que le second soit un peu plus petit. A en juger par le motif de leurs ailes, on pourrait penser qu'ils font partie de la même famille. Or ce n'est pas le cas. Alors pourquoi une telle ressemblance ?

La réponse conventionnelle est qu'il s'agit d'un exemple de mimétisme mullerien (Wickler 1968). Ces deux papillons ne sont pas comestibles, mais en revanche très voyants, de sorte que les oiseaux apprennent rapidement à les éviter. C'est un moyen de se défendre qui marche, mais qui a l'inconvénient d'imposer le sacrifice d'une partie de la population pour que les oiseaux apprennent. Le fait que les deux espèces se ressemblent permet d'en réduire la proportion puisque les oiseaux n'ont plus qu'un motif à apprendre à éviter.

Il est assez facile de comprendre pourquoi la similarité a persisté après être apparue : toute variante d'une des deux espèces qui n'aurait pas le motif caractéristique a plus de risques de se faire manger. Un avantage sélectif évident favorise donc ce motif dans les deux espèces. Mais comment est survenue cette ressemblance ? On dit généralement que la forme ancestrale du vice-roi ressemble à ses proches cousins illustrés sur les figures 2c et 2d, ce qui donne l'impression qu'il a dû déployer des efforts considérables afin de copier aussi fidèlement le motif des ailes du monarque. Est-il raisonnable de penser que ceci s'est fait au travers d'un enchaînement de petites étapes, chacune améliorant suffisamment le déguisement pour apporter un avantage supplémentaire significatif ?

Il est en revanche facile d'imaginer que tout changement, même léger, qui rendrait la coloration de l'ancêtre du vice-roi plus vive et donc plus voyant pour ses prédateurs potentiels lui aurait conféré un avantage. Une tendance à évoluer vers des couleurs toujours plus vives est donc compréhensible, mais non une évolution vers le coloris spécifique du monarque. En vue de la très grande diversité de motifs voyants que l'on peut imaginer, il semble étonnant que le vice-roi a fini par ressembler à un monarque, ou même à n'importe quel autre papillon.

Le mystère disparaît quand on tient compte du développement. Il s'avère qu'une grande proportion des motifs d'ailes de papillons, y compris ceux des monarques et de l'espèce dont le vice-roi est supposé issu, sont des variations autour d'un seul thème, appelé "plan nymphalide". Cette ressemblance n'est pas seulement apparente ; Nijhout (1978) a montré que des petites modifications du processus qui sous-tend le développement du motif des ailes peut faire passer d'une variante à l'autre.

Ainsi, ce qui nous semble être une construction complètement différente du motif de l'aile peut être obtenu en changeant la constante de vitesse de quelques réactions chimiques. Qui plus est, notre discussion précédente du paysage épigénétique a démontré qu'il n'est même pas nécessaire que la même mutation ait eu lieu chez tous les individus. Donc il n'est vraiment pas si difficile qu'on pourrait le penser que quelques vice-rois se mettent à ressembler à des monarques ; et si la sélection conduisait ces deux papillons à évoluer de manière à être voyant d'une manière ou d'une autre, alors il n'est pas si surprenant que même sans appartenir à la même famille ils puissent évoluer dans la même direction. La ressemblance entre vice-rois et monarques confère certes un avantage aux deux, mais en fin de compte elle doit bien plus au développement qu'à la sélection.

*Figure 2.* Le mimétisme et le pseudo-mimétisme. Les papillons à gauche sont, de haut en bas : (a) Monarque, (b) Vice-roi, (c) et (d) deux espèces étroitement apparentées au Vice-roi. A droite, de haut en bas : (e) une danaine et (f) une nymphaline, toutes les deux restreintes à une seule île aux Philippines ; et (g) une autre danaine et (h) une autre nymphaline qui vivent à des milliers de kilomètres. (Photographie reproduite avec l'aimable permission de R. I. Vane-Wright, British Museum of Natural History).

L'explication du mimétisme donnée dans une version précédente de cet article (Saunders 1989a) est un peu différente, car pendant plus d'un siècle on pensait que le vice-roi était une proie comestible pour les oiseaux et ne devait sa protection qu'à sa ressemblance à l'égard des monarques. Ceci en faisait un exemple typique de mimétisme "batésien" (c'est-à-dire unidirectionnel).

Il semble depuis peu que les oiseaux trouvent les vice-rois encore moins à leur goût que les monarques (Ritland & Borwer 1991 ; Vane-Wright 1991). Les néo-darwinistes peuvent bien sûr encore expliquer la ressemblance, quoiqu'avec une autre argumentation. Ceci montre bien l'un des grands points faibles de la théorie synthétique de l'évolution, à savoir la possibilité d'inventer une argumentation *ad hoc* pour à peu près n'importe quel cas éventuel. En revanche, l'explication basée sur le développement, qui est celle que je prône ici, est la même dans cet article et dans la version précédente. Aucune explication scientifique n'est à l'abri d'une réfutation ultérieure, mais des explications qui se basent sur des faits solidement établis par la biologie développementale ont plus de chances de subsister que de pures conjectures à propos de ce qui a pu se dérouler dans le passé.

Ceux qui préféreraient encore l'explication néo-darwinienne peuvent se référer aux illustrations des figures 2g et 2h. Ces papillons se ressemblent tout autant que le monarque et le vice-roi. Pourtant ils vivent dans des régions très distantes, l'un à Cuba et l'autre dans les Indes orientales, et rien ne porte à croire qu'ils aient jamais partagé le même environnement. C'est un exemple d'un phénomène courant appelé pseudo-mimétisme, le préfixe *pseudo* rappelant qu'il n'y a pas d'avantage sélectif. La ressemblance n'en est pas moins réelle et appelle une explication.

Pour quiconque percevant l'importance du développement, la ressemblance s'explique facilement. S'il n'y a qu'un nombre limité

de motifs possibles, il n'est pas trop surprenant qu'on en trouve certains à plus d'un exemplaire, surtout sous des climats semblables. Si au contraire on considère que les motifs sont tirés du large éventail de possibilités postulé par les néo-darwinistes (de manière à laisser à la sélection le rôle de force créative), alors il est difficile d'expliquer qu'un motif apparaisse deux fois en l'absence de sélection.

Le pseudo-mimétisme entre *Anetia cubana* (figure 2g) et *Lexias aeropus* (figure 2h) est un exemple du phénomène plus général de l'évolution parallèle : le développement de caractères similaires dans des lignées différentes issues d'un ancêtre commun. Les exemples sont nombreux. Le plus frappant est peut-être l'existence en Australie de marsupiaux qui ressemblent (ou, dans le cas du loup de Tasmanie maintenant éteint, ressemblaient) étroitement à des mammifères à placenta tels que les loups, chats, écureuils, marmottes, fourmiliers, taupes et souris. L'explication néo-darwinienne du parallélisme est qu'il est dû à la combinaison de deux effets, l'homologie et l'analogie. Le loup de Tasmanie et le loup des bois se ressembleraient en partie parce qu'ils descendaient d'un ancêtre commun, et en partie parce qu'en tant que prédateurs de grande taille du type "chien" ils avaient à faire face aux mêmes problèmes. Mais cette explication nécessite d'accepter qu'ils étaient soumis à des pressions de sélection tellement similaires qu'ils avaient trouvé des solutions quasiment identiques à chaque étape. Rien ne le prouve, pas plus que rien ne prouve qu'une lutte pour survivre les mettait en concurrence avec d'autres variantes et que le type "loup" auraient systématiquement triomphé dans les deux cas.

La véritable leçon du parallélisme est que dans de nombreuses situations un organisme n'a que quelques possibilités d'évolution, comme le prédit le modèle du paysage épigénétique. Il suffit que les environnements de deux organismes apparentés ne soient pas trop dissemblables pour qu'ils évoluent en parallèle. Afin d'expliquer leur évolution, l'essentiel consiste à déterminer l'ensemble relativement limité de possibilités offertes.

### *La formation des motifs*

Un des problèmes fondamentaux en biologie est la variété des formes et des motifs observés chez les créatures vivantes. Comment un embryon d'insecte se divise-t-il en segments ? Pourquoi les feuilles successives sur une tige sont-elles si souvent séparées par un angle de  $137.5^\circ$ , formant ainsi une suite de Fibonacci ? Comment se fait-il qu'un zèbre ait des rayures ?

Il y a environ quarante ans, Alan Turing (1952), plus connu pour son œuvre en logique, en calcul et en cryptographie, a écrit un article qui a permis une avancée significative dans notre compréhension de la manière dont les formes sont créées. L'idée fondamentale en est très simple, et a l'immense avantage de ne dépendre d'aucune hypothèse particulière sur les réactions chimiques sous-jacentes. Ceci montre qu'il n'est pas nécessaire de connaître le développement dans ses moindres détails avant de l'incorporer dans la théorie de l'évolution. Cela réfute également l'idée selon laquelle le développement doit être étudié au niveau moléculaire.

Le cas le plus simple est celui de la formation d'un motif à deux couleurs comme celui des vaches de la race frisonne (figure 3). On suppose que pendant le développement la couleur de la robe est déterminée par une substance chimique qu'on appelle un morphogène. Si la concentration de cette substance dépasse un certain seuil, cela produira une couleur ; si elle est inférieure, l'autre couleur apparaîtra.

Turing a montré que même si la concentration initiale en morphogène est uniforme, la combinaison de réactions chimiques et de diffusion des substances à travers les tissus peut faire apparaître un motif. Les détails de ce motif dépendent du type de réactions impliquées, de la forme de la région et des concentrations initiales ; mais, en gros, le nombre de discontinuités dans une direction donnée est proportionnelle à la longueur du domaine le long de cette direction, par rapport à un paramètre caractéristique de la réaction.

Si la taille du domaine au moment où le motif apparaît est trop grande ou trop petite, la couleur ne change pas. Comme l'a souligné Murray (1981), ceci peut expliquer pourquoi les animaux dont la période de gestation est longue et la plupart des très petits animaux dont la période de gestation est courte ont une robe uniforme. Si la distance entourant le corps d'un animal est trop courte pour autoriser un changement de couleur le long de cette direction, alors

la distance encore plus courte autour de la queue ne sera certainement pas assez longue ; donc il peut y avoir des animaux à robe tachetée et à queue rayée (comme le guépard et le jaguar), mais pas des animaux rayés à queue tachetée. On se demande bien comment la sélection naturelle pourrait expliquer un tel phénomène.

Produire des rayures au lieu de taches est facile ; il suffit d'une petite modification des relations temporelles des processus qui sous-tendent la formation du motif. Il est donc tout à fait possible que les rayures caractéristiques des zèbres soient apparues indépendamment à plusieurs reprises, ce qui soutient la suggestion que les différentes espèces de zèbres soient chacune plus proche d'autres espèces de chevaux qu'elles ne le sont entre elles (Bennett 1980). Ceci illustre une autre manière par laquelle la prise en compte du développement peut contribuer aux études sur l'évolution : si nous savons qu'un caractère est relativement facile à produire, il ne constitue pas un indicateur fiable de proche parenté.

Une autre propriété intéressante des équations de Turing est qu'une variation mineure des conditions aux limites peut changer le motif sensiblement, mais sans en altérer la nature générale : des taches sont remplacées par d'autres taches, et non pas par des rayures ou une couleur unie. Donc si le modèle est correct, on peut s'attendre à ce que les marques varient d'un individu à l'autre, ce qui est effectivement souvent le cas (figure 3).

*Figure 3.* Des vaches de la race frisonne, montrant la variabilité typique du modèle de formation des motifs de Turing.

Bien sur, dans la théorie néo-darwinienne cette variabilité devrait trouver une explication en termes d'un avantage sélectif identifiable. J'ai suggéré un jour par facétie que sa fonction serait peut-être de permettre aux animaux d'identifier leurs congénères pour que la "sélection au bénéfice des congénères"<sup>6</sup>, une des idées à la mode chez les néo-darwinistes et notamment chez la sociobiologie, puisse opérer. (On ne peut avoir un comportement altruiste envers les individus auxquels on est génétiquement apparenté si on ne sait pas comment les identifier!). J'ai été consterné lorsque j'ai constaté depuis que certains auteurs ont avancé cette idée en tant qu'explication sérieuse. Peu après que l'idée de "sélection au bénéfice des congénères" soit devenue importante, la question de la reconnaissance des individus génétiquement apparentés est devenue un domaine de recherche non négligeable (Saunders 1988 ; Cherfas 1985 ; Hepper 1991).

### *Les formes*

En plus d'avoir à expliquer les motifs, le biologiste se doit d'expliquer les formes. Pourquoi les organismes possèdent-ils les formes qu'ils ont ? Avant Darwin, ceci était considéré comme la question fondamentale en biologie, et on attachait beaucoup d'attention à la "morphologie rationnelle" dans le but de définir un petit nombre d'archétypes dont tous les organismes existants seraient des variations. Le darwinisme a renvoyé la morphologie à l'arrière-plan. La forme est devenue secondaire par rapport à la fonction et devait être expliquée en termes d'avantage sélectif ; ceci me semble être resté la conception majoritaire à ce jour.

Cependant il y a toujours eu des dissidents. Celui qui a eu le plus d'influence est probablement D'Arcy Wentworth Thompson, dont le classique "De la croissance et de la forme", publié pour la

---

<sup>6</sup> NdT : le terme technique en anglais est "kin selection".

première fois en 1917, continue d'être édité. D'Arcy Thompson n'était pas seulement un scientifique hors-pair, mais aussi un érudit qui s'exprimait avec une éloquence exceptionnelle :

Les vagues sur l'océan, les ondulations près de la berge, la courbe majestueuse de la baie de sable entre deux promontoires, la silhouette des collines, la forme des nuages, autant d'énigmes sur les formes, de problèmes de morphologie, que le physicien peut lire plus ou moins aisément et résoudre de façon plus ou moins adéquate : par référence à leurs phénomènes antécédents, et au système matériel de forces mécaniques au sein duquel ils appartiennent et auquel nous attribuons la raison de leur existence....

Il n'en est pas autrement pour les formes matérielles des êtres vivants. Les cellules et les tissus, les coquilles et les squelettes, les feuilles et les fleurs sont autant de portions de matière, et c'est dans le respect des lois de la physique que leurs particules se sont mues, rassemblées et organisées.

Pour prendre la mesure de ce passage si nous le lisons sérieusement, imaginons que nous ayons à trouver une explication néo-darwinienne à la forme de la petite méduse illustrée dans la figure 4 (à gauche). Nous devons expliquer quel avantage apporte la forme actuelle, et par quelle séquence de petites améliorations la méduse a pu évoluer à partir d'un ancêtre à la forme moins complexe. La solution ne me paraît pas immédiatement évidente, mais je ne doute pas qu'avec un peu d'ingéniosité on pourrait construire un scénario relativement plausible.

*Figure 4.* La production de formes naturelles : à gauche, la méduse *Cordylophora* ; à droite, une goutte de fioul tombée dans de la paraffine. D'après D'Arcy Thompson.

Mais regardons maintenant la partie droite de l'illustration, qui montre un objet dont la structure est similaire à celle de la méduse. Seulement, il ne s'agit pas d'un organisme, mais d'une goutte de fioul qu'on a laissé tomber dans de la paraffine. Comment allons nous en expliquer la forme ? Surement pas par la sélection naturelle de mutations aléatoires : une goutte d'huile de fusel n'a pas d'ancêtres, pas plus qu'elle n'a de génome. L'explication est tout simplement qu'au moment où la goutte est entrée dans la paraffine, des forces physiques ont agité de telle manière qu'elle prenne cette forme compliquée, sans l'intervention d'aucun agent extérieur.

Revenons maintenant à l'illustration de gauche de la figure 4. Semble-t-il encore que la forme de la méduse doive l'essentiel de son explication à un avantage sélectif ? Sûrement pas. Nous savons maintenant que les seules forces physiques entre deux fluides de densité et viscosité appropriée peuvent produire cette forme. Il est fort possible qu'une telle forme soit avantageuse, et si elle était carrément nuisible on s'attendrait à ce que la sélection l'ait éliminée depuis longtemps ; mais, comme dans le cas du mimétisme, cela explique pourquoi elle a subsisté plutôt que comment elle a pu apparaître.

L'explication physique fournit également un exemple concret de la façon dont le problème des modifications graduelles peut être évité. Quand une goutte d'un fluide tombe dans un autre, le fait que la forme qui en résulte soit simple ou complexe dépend de quelques paramètres : la vitesse de la chute, les densités et viscosités des liquides respectifs, etc. Typiquement, il existe un seuil de paramètres en-deçà duquel la forme est simple et au-delà duquel elle est

complexe. Ainsi, une modification relativement mineure de l'organisation temporelle du développement, ou des propriétés physiques de la méduse, pourrait transformer une forme simple en une forme complexe telle que celle de la figure 4. Cela pourrait résulter d'une seule mutation ou même d'un changement environnemental, par exemple la température de l'eau, qui modifierait le seuil en question.

Il se peut que des formes intermédiaires aient existé, mais elles ne sont pas nécessaires à notre explication. Nous n'avons pas besoin de postuler un enchaînement qui n'a jamais été observé. Qui plus est, nous pouvons contrecarrer ceux qui prétendent que les lacunes dans les séries de fossiles réfutent non seulement le néo-darwinisme mais aussi l'évolution elle-même.

Le problème de la forme est bien évidemment difficile, et peu d'organismes sont aussi faciles à comprendre que les méduses. Il n'empêche que des progrès ont été faits, dans deux directions différentes mais complémentaires. Une approche consiste à utiliser les modélisations des processus de développement. Par exemple, le modèle de repliement de l'épithélium proposé par Oster et al. (1981) reproduit assez bien certaines observations relatives aux processus du développement. Il est significatif qu'ils remarquent eux-mêmes de quelle manière le processus, une fois démarré, semble atteindre son état final de façon autonome et reproductible, montrant ainsi tout ce qu'on peut obtenir avec un peu de génétique et beaucoup de physique et de chimie.

L'autre approche est celle de la théorie des catastrophes de René Thom. Bien qu'elle ait souvent été appliquée à d'autres situations, Thom l'avait en fait conçue dans le but de résoudre le problème de la forme, comme le montre le titre de son livre — *Stabilité structurelle et morphogénèse* (Thom 1972 ; Saunders 1980). L'idée essentielle est de montrer par une étude mathématique générale des types de processus mis en jeu dans le développement que certaines formes et certains changements de formes sont plus probables que d'autres. Dans un sens, nous en sommes revenus aux archétypes, si ce n'est que notre but est de les prédire et non plus seulement de les inférer à partir de l'observation. Ces archétypes modernes correspondent à une nécessité physique, et non pas aux intentions

d'un Dieu créateur, ni aux effets combinés d'avantages sélectifs et des contingences de l'histoire.

### *Conclusion.*

Depuis des années, la théorie de l'évolution s'est concentrée presque entièrement sur la génétique et la dynamique des populations. On prend maintenant conscience que le développement est important — ne serait-ce qu'au sens négatif où ceux qui veulent l'ignorer se sentent obligés de se justifier — mais trop peu de travaux sont entrepris à ce sujet. Pourtant nous en savons assez sur la biologie du développement pour l'appliquer à l'évolution. Il suffirait qu'un nombre plus important d'évolutionnistes considèrent cette idée sérieusement, et que plus de biologistes du développement pensent aux aspects de leur travaux qui ont trait à l'évolution.

Certains néo-darwinistes prétendent que la biologie du développement est déjà incluse dans la théorie synthétique. Ma vision personnelle est que si, ainsi que l'exposent Futuyma (1978) et Maynard Smith (1982), les mutations et la sélection sont suffisantes pour expliquer l'évolution, alors ceci exclut logiquement le développement comme élément d'explication. Cependant, si les néo-darwinistes voulaient réellement prendre sérieusement en considération le développement, je pourrais accepter ce qui m'apparaît comme une incohérence dans l'intérêt de la science. Après tout, le nom que nous donnons à une théorie, ou l'attention pointilleuse que l'on peut apporter à l'énonciation de ses fondements, ne sont pas le plus important. Les philosophes auront tout le temps de démêler cela plus tard. Ce qui compte est l'activité que nous menons, les projets auxquels nous recommandons d'apporter un soutien financier, le choix des articles à accepter pour être publiés. A cet égard, peu de choses ont changé. A part quelques mentions de pure forme, on ne trouve dans la littérature néo-darwinienne que quelques vagues références aux "contraintes développementales". Selon l'expression d'un partisan fervent de la théorie synthétique, "un néo-darwiniste présuppose un noyau constitué par la génétique des populations ; il cherche ensuite une explication plausible de ce qui semble être un cas général, ou de

quelque événement particulier, en accord avec sa théorie" (Ruse 1982).

Pourtant, l'étude de la biologie du développement, à la fois en termes généraux et en termes de la modélisation de processus spécifiques, peut contribuer amplement à l'étude de l'évolution. Elle ramène l'organisme dans une vision de la biologie trop longtemps dominée par cette entité mal définie qu'est le gène. Elle participe à l'unité de la science en rapprochant autant que possible l'explication en biologie à celle ayant cours dans les autres sciences naturelles. Elle remplace la recherche de "récits plausibles" par une méthode pleinement scientifique. Et par là même elle supprime les fondements théoriques qui étayaient la "nouvelle science" sociobiologique (Wilson 1975 ; Saunders 1989b).

Ce n'est pas la première fois que la théorie de l'évolution est allée trop loin dans ce qui était au départ une direction profitable. Dans l'un des textes fondateurs du néo-darwinisme, Julian Huxley (1942) écrivait :

Et finalement le darwinisme lui-même est devenu de plus en plus théorique. Une démonstration purement spéculative que tel ou tel caractère était ou pouvait être adaptatif suffisait à convaincre qu'il devait son origine à la sélection naturelle. Les études portant sur l'évolution se sont peu à peu réduites à de simples cas d'école d'adaptations réelles ou hypothétiques. Le darwinisme de la fin du dix-neuvième siècle s'est mis à ressembler à l'école de théologie naturelle du début de ce siècle. Un retour à Paley, pourrait-on dire, mais en ayant renversé sa philosophie en mettant la sélection naturelle à la place d'un artificier divin dans le rôle du *Deus ex Machina*.

Ce que Huxley écrivait du darwinisme du dix-neuvième siècle s'applique à un large part du néo-darwinisme du vingtième siècle. Il est temps de changer à nouveau de direction ; le fait de ramener la biologie du développement de la périphérie vers un rôle central en sera un élément important<sup>7</sup>.

P.T. SAUNDERS

---

<sup>7</sup> Bien entendu, une prise en compte adéquate du développement est loin d'être la seule modification nécessaire. Voir Ho & Saunders (1984), Ho & Fox (1988), et Goodwin & Saunders (1989).

Department of Mathematics  
King's College, Strand  
London WC2R 2LS, U.K.

### ***Remerciements***

Je suis reconnaissant envers Mae-Wan Ho pour ses commentaires précieux, et pour avoir dessiné la figure 1.

### ***Bibliographie***

- Bennett D.K. (1980). Stripes do not a Zebra Make. Part I. A Cladistic Analysis of Equus. *Systematic Zoology* **29**, 272-287.
- Cherfas J. (1985). Family Ties. *New Scientist* **24.1.85.**, 49-52.
- Darwin C. (1875). *The Origin of Species*, 6th edition. London, John Wiley.
- Dawkins R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford, Oxford University Press.
- Dawkins R. (1985). What was all the fuss about? *Nature* **316**, 683-684.
- Dobzhansky Th., Ayala F.J., Stebbins G.L. & Valentine J.W. (1977). *Evolution*. San Francisco, Freeman.
- Eldredge N. & Gould S.J. (1972). Punctuated Equilibria: an Alternative to Phyletic Gradualism. In T.J.M. Schopf (Ed), *Models in Paleobiology*, San Francisco, Freeman.
- Futuyma D.J. (1978). *Evolutionary Biology*. Sunderland, Sinauer.
- Goodwin B.C. & Saunders P.T. Eds (1989). *Theoretical Biology: Epigenetic and Evolutionary Order from Complex Systems*. Edinburgh, Edinburgh University Press.
- Hepper P.G. (1991). *Kin Recognition*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Ho M.W. & Fox S.W. Eds. (1988). *Evolutionary Processes and Metaphors*. Chichester, Wiley.
- Ho M.W. & Saunders P.T. Eds. (1984). *Beyond Neo-Darwinism: an Introduction to the New Evolutionary Paradigm*. London, Academic Press.
- Huxley J. (1942). *Evolution, the Modern Synthesis*. London, George Allen and Unwin.
- Maynard Smith J. (1975). *Evolution (3rd Edition)*. Harmondsworth, Penguin Books.
- Maynard Smith J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Mayr E. (1980). Some thoughts on the Evolutionary Synthesis. In E. Mayr & W. Provine (Eds), *The Evolutionary Synthesis*, pp. 1-48. Cambridge, Harvard University Press.
- Macbeth N. (1971). *Darwin Retried*. Ipswich, Gambit.

- Murray J.D. (1981). A Pre-pattern Mechanism for Animal Coat Markings. *Journal of Theoretical Biology* **88**, 161-199.
- Nijhout H.F. (1978). Wing Pattern Formation in Lepidoptera: a Model. *Journal of Experimental Zoology* **206**, 119-136.
- Oster G.F., Odell G.M. & Alberch P. (1981). Mechanics, Morphogenesis and Evolution. In G.F. Oster (Ed), *Lectures in Mathematics in the Life Sciences, Vol. 13*. Providence, American Mathematical Society.
- Pollard J.W. (1988). Is Weismann's Barrier Absolute? In Ho & Fox (1988), pp. 292-314.
- Ritland D.B. & Brower L.P. (1991). The Vice-roi Butterfly is not a Batesian Mimic. *Nature* **350**, 497-498.
- Ruse M. (1982). *Darwinism Defended*. Reading, Addison Wesley.
- Saunders P.T. (1980). *An Introduction to Catastrophe Theory*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Saunders P.T. (1988). Development and Evolution. In Ho & Saunders (1984), pp. 243-263.
- Saunders P. T. (1989a). The Evolution of Form and Pattern. *Leonardo* **22(1)**, 33-38.
- Saunders P.T. (1989b). Sociobiology: A House Built on Sand. In Ho & Fox (1988), pp. 275-294.
- Saunders P.T. (1992). The Organism as a Dynamical System. In F. Varela & W. Stein (Eds), *Thinking about Biology*, Reading MA, Addison Wesley.
- Thom R. (1972). *Stabilité Structurelle et Morphogénèse. Essai d'une théorie génétique des modèles*. Paris, Ediscience.
- Turing A.M. (1952). The Chemical Basis of Morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **B237**, 37-72.
- Vane-Wright R.I. (1991). A Case of Self-Deception. *Nature* **350**, 460-461.
- Waddington C.H. (1957). *The Strategy of the Genes*. London, George Allen and Unwin.
- Wickler W. (1968). *Mimicry in Plants and Animals*. London, Weidenfeld and Nicholson.
- Wilson E.O. (1975). *Sociobiology*. Cambridge, Harvard University Press.
- Wolpert L. (1982). Pattern Formation and Change. In J.T. Bonner (Ed), *Evolution and Development*, pp. 169-188. Berlin, Springer.