

OU VONT LE DARWINISME ET LA THÉORIE SYNTHÉTIQUE DE L'ÉVOLUTION ? RÉPONSE À J. C. GREENE

Biologiste je comprends, et partage, l'irritation, la colère d'E. Mayr. Selon J. C. Greene, cent cinquante ans de recherches pour édifier une mécanique évolutive matérialiste n'auraient produit qu'un horrible mélange d'incompatibilités, de contradictions, d'ambiguïtés, d'incohérences, le tout sur fond de raisonnement anthropomorphique. « La vision mécaniste du monde tombe en ruines » (Greene *dixit*) et le biologiste n'aurait plus d'outil pour interpréter les modalités, les causes, de l'histoire des organismes, animaux et végétaux.

Les « utilisateurs » de la mécanique évolutive doivent réagir contre ces affirmations de J. C. Greene. E. Mayr le fait avec toute l'autorité que lui confère son œuvre ; je ne reviendrai pas sur son argumentation ; mon point de vue partira d'une interrogation : dans quelle mesure la théorie actuelle de la mécanique évolutive, la Théorie synthétique, prête-t-elle à critique ?

D'une part dans la formulation d'énoncés, d'autre part dans le contenu même de propositions de base. Aux premières critiques doit répondre une révision du vocabulaire avec élimination de termes faisant appel à des standards humains. Pour les secondes critiques la tâche, plus ardue, est actuellement en cours qui prend en compte les découvertes de la Génétique moléculaire et de la Génétique du développement (cf. Ch. Devillers, 1985) *, les demandes en révision du rôle et de l'importance de la Sélection naturelle, de la notion d'adaptation, des modalités de formation des espèces (spéciation), etc., toutes données dont J. C. Greene ne tient pas compte.

* Les noms d'auteurs suivis d'une date renvoient à la *Bibliographie* p. 253.

Au préalable, distinguons bien Darwinisme (*sensu lato*) et Théorie synthétique.

Du darwinisme originel demeure la découverte fondamentale de l'intervention de la Sélection naturelle comme force directrice du changement évolutif ; je dirais plutôt comme l'une des composantes du système des forces évolutives. Les autres propositions de Darwin sur l'origine et les modalités de transmission de la variation, sur le rôle de l'usage et du non-usage, sur l'hérédité des caractères acquis sont devenues caduques.

La Théorie synthétique de l'évolution conserve du darwinisme (*sensu lato*) la sélection naturelle (darwinisme *sensu stricto*) et l'associe aux résultats de la Génétique des populations en une Génétique évolutive dont les propositions sont confrontées aux observations de la Paléontologie.

Quatre propositions résument les critiques de Greene :

1) L'idée de progrès : l'activité d'un système de matière en mouvement, gouverné par des lois (*law-bound*) peut non seulement engendrer des changements dans la configuration de la matière inorganique mais engendrer aussi des organismes vivants capables d'évoluer en formes inférieures et supérieures de la vie. Depuis Erasme Darwin et Lamarck, les théories de l'évolution ont incorporé cette notion de perfectionnement progressif.

Cette idée introduit des concepts de valeur, incompatibles avec une vision purement mécaniste.

2) L'esprit est une partie, ou fait partie, de la nature. Cette idée reliée à la première est, elle aussi, incompatible avec la vision mécaniste.

3) La lutte compétitive (*competitive struggle*) est à l'origine de l'ordre, de l'harmonie et du progrès dans la nature. Nouvelle incompatibilité avec une vision mécaniste.

4) L'intervention de la chance est impensable dans un monde matériel strictement régi par des lois.

Ces critiques, surtout de nature historique, sont essentiellement fondées sur l'étude des écrits de Darwin et de J. Huxley, bien plus rapidement sur celle de quelques auteurs actuels.

N'ayant aucune compétence pour discuter du deuxième énoncé de Greene, je me limiterai aux trois autres.

Bien des termes du vocabulaire évolutionniste sont entachés d'anthropomorphisme. C'est incontestable, Darwin en est un des responsables ; *l'Origine des espèces* — au moins dans la traduction dont je dispose — abonde en termes de « progrès », « perfection », « harmonie », « lutte », etc., bien que Darwin précise, pour certains d'entre eux, « lutte » par exemple, qu'ils sont employés dans un sens métaphorique.

Au-delà des mots, au-delà de leurs connotations, il faut aller au fond. Le biologiste doit-il limiter sa tâche à la seule description du monde organique ou, dépassant la sécheresse du catalogue doit-il interpréter et tenter de comprendre ? Certainement.

Parler de progrès dans l'histoire de la vie est-ce faire obligatoirement appel à des jugements entachés d'anthropomorphisme ?

Je ne partirai pas des molécules de la nébuleuse primitive, non plus que des molécules de l'évolution prébiologique mais des premiers êtres organisés.

Objectivement nous savons que le premier organisme connu, déjà complexe, est la bactérie *Eobacterium* de l'Antécambrien d'Afrique du Sud, il y a 3.2 10⁹ années. Durant la quasi-totalité de l'Antécambrien ne se rencontrent que des Unicellulaires — Algues, Champignons, Bactéries. Vers 2.0 10⁹ années, la synthèse de la chlorophylle émancipe la cellule primitive de la seule nutrition organique originelle en lui permettant d'élaborer sa substance à partir d'éléments minéraux et d'énergie solaire. Cela permettra aussi à la vie de quitter, dans un futur non précisé, le milieu aquatique d'origine et de pénétrer le monde aérien. Puis ce sera la réalisation de la cellule eucaryote, pourvue d'un noyau, celle de la grande majorité des organismes.

Dans ces étapes lointaines de l'histoire de la vie, se manifestent déjà ces tendances qui iront s'amplifiant : l'accroissement de complexité, la « complexification », avec la capacité d'expansion qui en est le corollaire et l'émancipation progressive vis-à-vis de contraintes du milieu d'origine.

L'étape suivante, l'apparition de l'organisation multicellulaire, Métazoaires animaux et Métaphytes végétaux, sera le départ d'une complexification, d'une diversification accrues du monde organique.

Les plus anciens Métazoaires connus datent de 700 millions d'années (m. a.) de l'Ediacarien au sommet de l'Antécambrien. À côté de Méduses bien reconnaissables, vivaient des êtres énigmatiques impossibles à rattacher à des groupes marins actuels. Les possibilités nouvelles de diversification sont liées à l'apparition d'un phénomène propre à l'organisation multicellulaire, la différenciation cellulaire avec pour corollaire la division du travail. L'Unicellulaire assure toutes ses fonctions vitales dans l'espace d'une cellule par des zones particularisées du cytoplasme. Chez le Métazoaire, des populations de cellules s'associent en organes, en systèmes assurant telles ou telles fonctions. Sur ce « principe de base » s'édifient des types multiples d'organisation qui accroissent considérablement les capacités du monde vivant à occuper, utiliser l'environnement de la planète comme le montre l'observation. Les Unicellulaires, premiers et seuls occupants pendant des millions d'années n'avaient certainement réalisé qu'une occupation très partielle.

Les Pluricellulaires vont pouvoir occuper quantité d'habitats, de niches écologiques disponibles mais aussi en créer de nouvelles¹.

Cette dominance des nouveaux venus n'entraîne pas pour autant l'élimination des prédécesseurs. Très généralement — pas toujours — dans l'histoire de la vie, se réalise entre groupes anciens et nouveaux, une coexistence avec redistribution des niches et habitats.

Les Spongiaires (Parazoaires) les plus simples des Métazoaires et parmi les plus anciens occupent une niche de filtreurs d'eau (microphages) depuis au moins la base du Cambrien (590 m. a.) sans avoir été éliminés par la confrontation avec des filtreurs plus tardifs, plus complexes aussi.

Dominances successives, redistributions, voilà deux autres aspects caractéristiques de l'histoire de la vie.

L'événement évolutif suivant que nous pouvons qualifier de décisif par ce qu'il s'accompagne d'une multiplication des types d'organisation, est la formation de structures squelettiques, coquilles et carapaces. C'est « l'explosion cambrienne » (590 m. a.) liée, elle aussi, à l'exploitation des nombreuses niches que les organismes mous de l'Ediacarien n'avaient pu occuper (Valentine, 1983). Dès cette époque, presque tous les Embranchements (plans d'organisation) encore vivants sont réalisés. Celui des Vertébrés ne laissera ses premières traces qu'il y a environ 500 m. a. L'apparition de l'Homme, vers 3-4 m. a., sera le dernier événement majeur.

Pour résumer cette immense histoire je n'ai, pour l'instant au moins, à aucun moment parlé de progrès, ni d'êtres inférieurs et supérieurs.

Avec Huxley, j'emploierai maintenant le terme de progrès pour qualifier cette utilisation toujours plus poussée des ressources de l'environnement, physique et biologique. Dans l'histoire du monde organique, le progrès est une tendance globale, non point une expansion régulière, et seulement manifeste dans une vision d'ensemble de ce monde. Se demander si chaque étape, si chaque direction de diversification est un progrès par rapport à ce qui existait ou existe déjà, est dépourvu de sens. L'organisation « insecte » est-elle un progrès par rapport à l'organisation « mollusque » ? Nous répondrons seulement que les deux Embranchements sont autrement construits et avec leurs caractéristiques propres réalisent des adaptations variées. Les Insectes, les premiers, ont réalisé le vol ; la Pieuvre, chez les Mollusques Céphalopodes, développe

1. En termes, métaphoriques, de société humaine, l'habitat (biotope) est l'adresse de l'organisme ; sa niche écologique est sa profession, son rôle dans la communauté (carnivore ou herbivore, nageur ou volant, libre ou parasite,...).

un véritable cerveau dont l'organisation et le fonctionnement, hiérarchisés, présentent des points de comparaison avec celui des Vertébrés.

Je n'ignore pourtant pas que les Mammifères sont infiniment plus complexes que les Spongiaires et comme tels ont occupé des niches, des habitats bien plus variés mais je ne vois pas ce que l'adjonction des qualificatifs supérieurs et inférieurs ajouterait à ma description, à ma compréhension sinon une touche d'anthropomorphisme.

Durant le Secondaire, les Reptiles ont dominé le monde des Vertébrés tétrapodes ; c'est la preuve objective de l'efficacité de leur construction. Au Tertiaire, ils se font remplacer, sans compétition, par les Mammifères qui occuperont tous les habitats, toutes les niches vidées de Reptiles mais aussi les régions polaires et ceci grâce à leur régulation thermique, à leur reproduction vivipare. Sur ce critère d'occupation la construction mammalienne réalise un progrès sur la reptilienne, lui est supérieure en efficacité.

La seule description historique ne peut satisfaire notre esprit qui veut comprendre, expliquer le « comment » de cette expansion soutenue depuis le début de l'Antécambrien et même depuis la phase prébiologique, jusqu'à l'apparition de l'Homme. La question centrale du problème de l'Évolution est là.

Selon Darwin, le système de forces responsable de l'évolution organique est la sélection naturelle.

Ce système de forces n'a rien d'un principe mystérieux transcendant le monde organique, mais résulte de l'existence même des organismes, animaux et végétaux, dans un environnement limité en ressources et étendue, et par-là générateur de compétitions.

Nous pouvons faire apparaître la sélection, expérimentalement entre *Drosophiles* dans des cages à population, mesurer des valeurs sélectives relatives.

Nous pouvons suivre la sélection en action dans les conditions naturelles comme l'ont fait Ford, Kettlewell en Angleterre avec le papillon *Biston betularia*, la Phalène du bouleau. Il est possible ici d'analyser les raisons du succès différentiel — des valeurs sélectives respectives — de la forme normale, blanche et noire, mimétique sur l'écorce du bouleau et de son mutant *carbonaria*, tout noir, mimétique sur les écorces salies par la suie des usines. Ce mimétisme protège, selon les régions rurales ou industrielles, l'une ou l'autre forme contre l'agent sélecteur, l'Oiseau.

Ce cas est plutôt exceptionnel car en conditions naturelles, très généralement, nous ne reconnaissons que l'existence, le résultat de compétitions sans pouvoir en énumérer les paramètres, en expliquer les raisons :

À partir du XVIII^e siècle, le Rat Surmulot (*Rattus norvegicus*) supprime en grande partie le Rat noir (*Rattus rattus*) premier occupant de l'Europe, le refoulant en habitat rural surtout. Pourquoi ? Dans ce cas, où nous disposons de toutes les données pour mener l'enquête, nous ne pouvons pourtant expliquer. Comment pourrait-on alors expliquer le succès ou l'extinction de groupes fossiles qui n'ont laissé que leurs coquilles ou leurs os, c'est-à-dire une information limitée, biaisée.

Rappelons qu'une valeur sélective, quantifiable en expérience de laboratoire n'est pas un invariant attaché à l'espèce A. Elle doit être définie par rapport à un compétiteur B et dans des circonstances précises d'environnement.

En régions tempérées, le Rat Surmulot domine le Rat noir, sans l'éliminer ; en régions chaudes, la relation s'inverse.

Quelle que soit la valeur que nous attachions à la Sélection naturelle, reconnaissons :

- que généralement, nous constatons son intervention mais n'expliquons ni les causes de son apparition, ni les résultats de son action ;
- que la Sélection naturelle est aléatoire dans ses effets en ce qu'elle donne seulement des chances de survie et de procréation.

Imprévisible dans sa genèse, comme dans ses résultats, la sélection ne peut conférer au darwinisme *sensu stricto*, non plus qu'à la Théorie synthétique, de capacité prédictive. Cela lui a été reproché ; elle n'aurait pas le statut d'une théorie scientifique.

Reconnaissons enfin que le monde biologique réalise des systèmes d'interactions d'une telle complexité qu'ils défient encore l'analyse. Jusqu'à maintenant, à ma connaissance, aucun test n'a réfuté le concept de Sélection naturelle. Nous en discuterons toujours, mais qui parle encore de la Nomogenèse de Berg, de l'Ologenèse de Rosa, de l'Aristogenèse d'Osborn et même de l'Orthogenèse d'Eimer comme causes de l'expansion, de diversification du monde organique ? Des mots, dont on a voulu faire des forces !

Que nous reconnaissons l'intervention de la Sélection naturelle n'empêche pas de remettre en cause son importance, son exclusivité : est-elle la force ou une composante d'un système de forces ? Défenseur de la Théorie synthétique, je n'en suis pas pour autant un inconditionnel et souhaite qu'elle se perfectionne dans la forme, se complète dans le fond.

Renonçons définitivement à la regrettable formule de Spencer de « Lutte pour la vie » acceptée par Darwin mais sous une forme métaphorique. Lutte sous-entend confrontation directe, brutale,

éventuellement comme un combat de mâles. C'est de compétition qu'il faut parler, qui ne met généralement pas les compétiteurs face à face.

Les Chèvres introduites par Cook aux Galapagos n'affrontent pas les Tortues géantes ; elles vivent côte à côte mais consomment la même nourriture, d'où compétition dont la population des Tortues sort diminuée.

Et puis « Lutte » donne un argument prétendument biologique à certaines bavures guerrières ou sociales du darwinisme.

Darwin lui-même écrit (cité par J. C. Greene) :

« La sélection naturelle opère seulement par et pour le bien de chaque être... tous les attributs corporels et mentaux tendant à progresser vers la perfection. »

Formulation détestable dans son anthropomorphisme, malgré le respect que je porte à l'œuvre de Darwin. Greene le souligne durement, avec raison.

Qu'est-ce que la perfection sinon l'atteinte totale et définitive de standards fixés par des êtres humains, standards qui varient selon les civilisations, les religions, les époques... Perfection impliquerait un état terminal de l'adaptation à des conditions définitives. Comment pourrions-nous connaître qu'un état d'adaptation ne peut être dépassé ? La perfection définirait l'adéquation entre l'organisme et son milieu mais l'animal change, le milieu change ; cette perfection ne peut exister.

Perfection, harmonie... reviennent trop souvent dans *l'Origine des espèces*. Qu'ajoutent ces termes à une formulation de la Sélection, à notre connaissance du monde organique ? Rien, si ce n'est une nouvelle touche d'anthropomorphisme.

Pour décrire cet état d'interrelations nécessaires entre organismes et environnements, le terme d'adaptation possède un sens parfaitement intuitif mais il convient d'essayer de le définir objectivement.

Dans l'esprit du darwinisme *sensu stricto*, l'adaptation est la conséquence de l'action permanente de la sélection.

Vivre dans un environnement donné exige que l'organisme y soit adapté — truisme — c'est-à-dire que sa construction, ses fonctionnements réalisent l'appropriation aux impératifs physiques et biologiques, aux ressources de cet environnement. Je ne vois là aucun finalisme, à moins de parler de tendance vers la perfection, de réalisation d'une harmonie, termes à bannir du vocabulaire évolutionniste.

La capacité de vol est liée à telle disposition du squelette du membre antérieur chez les Vertébrés, à tel développement de sa musculature, etc. : Chauve-Souris, Oiseaux, Ptérosauriens (Reptiles volants du Secondaire) si différents ont

quelques caractères généraux en commun ; les Insectes poussent des ailes à partir de leur tégument. Tous ces animaux diffèrent par nombre d'autres caractères ce qui montre qu'une même adaptation, à quelques impératifs près — appareil sustentateur, locomoteur — est réalisée de façon très variée selon les matériaux de construction dont dispose l'organisme. Aucune de ces réalisations n'est inférieure ou supérieure à une autre ; elles existent et fonctionnent depuis des millions d'années.

Qu'une adaptation globale à un environnement donné soit réalisée n'implique pas qu'elle soit intangible. Les successions de dominance dans un même milieu, aquatique, par des groupes successifs d'un même plan d'organisation, Poisson par exemple, en sont une preuve.

Nous ne pouvons porter de jugement sur l'état d'adaptation présent de tel(s) organisme(s), et c'est seulement *a posteriori* que nous découvrons que telle réalisation de l'adaptation s'est révélée inférieure en valeur sélective à telle autre venue en compétition. La théorie de l'évolution ou mieux la mécanique évolutive n'est pas prédictive : elle observe des successions de dominances, d'extinction ou de raréfaction et de là conclut que la sélection naturelle a opéré.

L'adaptation ne peut tendre vers cet état, indéfinissable, que serait la perfection. Elle ne peut qu'être un compromis entre, d'une part, les impératifs, parfois contradictoires de l'environnement, et d'autre part, le plan de construction de l'organisme et les modalités de la mise en œuvre de son programme génétique.

Tout organisme a une histoire qui a laissé dans son organisation des marques visibles ou discrètes, des structures essentielles à côté d'autres qui ne le sont plus.

Le fonctionnement de l'organisme nécessite des corrélations structuro-fonctionnelles entre ses parties qui ne laissent pas toute liberté à la transformation. Cuvier l'avait bien vu et énoncé dans sa « loi de corrélation des organes » mais sous une forme trop dogmatique.

Un gène, un groupe de gènes, ne programme généralement pas un seul caractère mais plutôt un ensemble de caractères nullement corrélés. C'est le phénomène de pléiotropie. Une sélection « visant » le renforcement de tel caractère utile peut dans le même temps en renforcer un autre, défavorable. Ce phénomène de pléiotropie est bien mis en évidence par une expérience : l'augmentation (ou la diminution) sélectionnée du nombre des soies abdominales chez la *Drosophile* s'accompagne d'une diminution progressive de fécondité dont le terme est la stérilité (Mather et Harrison, 1949).

Si nous ne pouvons généralement rien dire de la valeur de son adaptation dans une vision globale de l'organisme, pouvons-nous alors évaluer l'importance de la valeur adaptative de ses constituants pris

séparément ? Cette démarche, très utilisée, peut être fructueuse mais, poussée à l'extrême, conduit aux dangers de l'ultra-adaptationnisme où tout est organisé, tout concourt pour que « tout soit pour le mieux dans le meilleur des mondes ». Gould et Lewontin se sont livrés à une critique pertinente de cette attitude trop répandue, même si elle ne conduit pas forcément à un adaptationnisme naïf signé Bernardin de Saint-Pierre.

L'adaptation est un processus certainement trop complexe pour que nous puissions concevoir l'organisme telle une cire plastique perpétuellement, passivement, modelable par une sélection naturelle c'est-à-dire par les conditions du milieu qu'il contribue à créer. La sélection n'est pas seule et il faut prendre en compte les limitations, les contraintes imposées par l'organisme lui-même. Dans un système à deux ou plusieurs partenaires, organisme et environnement, surgissent forcément des interactions entre partenaires.

Une grave insuffisance de la Théorie synthétique est de réduire l'origine du changement évolutif aux seules variations de fréquence dans l'ensemble des gènes d'une population (pool génétique) sur lequel la sélection exercerait son action. Cela revient à ignorer l'organisme. Or les mécanismes en jeu dans le développement (le système épigénétique) qui assurent la réalisation du programme génétique constituent par eux-mêmes un système de contraintes puissant qui n'autorise des changements qu'en nombre limité, souvent des alternatives plutôt que des passages progressifs, en un mot une variabilité restreinte sur laquelle la Sélection naturelle exercera son action une fois l'organisme (le phénotype) réalisé. Un auteur comme C. Waddington l'avait bien compris mais n'a guère été entendu.

C'est aujourd'hui le rôle de la génétique du développement de combler cette lacune : on doit en attendre une mécanique évolutive renouvelée.

Pour conclure, les critiques de J. C. Greene sont de nature trop exclusivement historiques pour entamer la confiance des biologistes. Qu'importe après tout que le Darwinisme *sensu stricto*, puis la Théorie synthétique ne soient pas en parfaite conformité avec une vision mécaniste du monde physique où tout se ramènerait à des mouvements de la matière implacablement contrôlés par des lois rationnelles, vision d'ailleurs dépassée puisque la Thermodynamique n'est pas mouvement de matière et que son introduction dans l'étude du monde physique a constitué une révolution (voir Prigogine et Stengers, 1979). E. Mayr a, de son côté, raison de qualifier l'œuvre darwinienne de révolution dans l'étude du Monde biologique. Ce monde présente un degré de complexité que tous s'accordent à reconnaître. N'aurait-il pas ses lois propres, non

réductibles aux seules lois qui régissent atomes et molécules ? J. C. Greene ne prend pas en compte la réalité de ce que nous désignons comme niveaux d'intégration d'où émergent des propriétés que les niveaux antécédents n'annonçaient pas. C'est ce qui, à nos yeux, affaiblit son analyse.

L'œuf qui se divise n'est pas que la somme des propriétés des cellules (blastomères) qui le composent. Il est à chaque étape (arbitrairement définie) de son parcours, un ensemble qui se complexifie dans son architecture comme dans ses manifestations non annoncées aux stades antérieurs.

Le problème de l'évolution n'est pas encore résolu ; il est loin de l'être. Notre mécanique évolutive actuelle doit être révisée, améliorée : dans son vocabulaire d'abord, tâche subalterne ; dans la nature de ses propositions, tâche essentielle. L'importance de la Sélection naturelle est indéniable ; aucun système de forces, ou prétendu tel, n'a pu jusqu'à maintenant être proposé, qui la supplante ou seulement la complète. En est-elle pour autant, pour toujours, le système exclusif et la Théorie synthétique est-elle un Monument historique ? L'admettre serait en trahir l'esprit même. Les recherches en cours et à venir ne pourront que l'élargir, l'affermir. Si la Génétique du développement est une de ces disciplines enrichissantes, on peut aussi espérer que les études sur l'origine de la matière vivante — l'évolution prébiologique — apporteront aussi leur contribution, essentielle. Les molécules dites « d'intérêt biochimique » ont maintenant toutes été synthétisées en laboratoire et dans des conditions point trop éloignées de ce qu'auraient pu être les conditions sur la planète Terre il y a plusieurs milliards d'années. Les matériaux sont là mais demeure, problème formidable à élucider, les voies, les modalités de leur assemblage en un complexe capable d'une vie autonome. Sans tomber dans un réductionnisme outrancier est-il interdit de penser qu'il y aurait là une voie de pénétration possible dans le problème central, celui de l'expansion de la matière vivante.

Notre compréhension de la marche de l'évolution avance, lentement peut-être, par l'effort conjugué des multiples disciplines de la Biologie. La méthode est pourtant fructueuse qui élabore une « Théorie synthétique de l'an 2000 ».

Charles DEVILLERS,
Professeur honoraire à l'Université de Paris VII.

BIBLIOGRAPHIE

- DARWIN (Charles), 1873, *L'Origine des espèces*, trad. J.-J. MOULINIÉ, Paris, C. Reinwald et Cie, 612 p.
- DEVILLERS (Charles), 1985, « Quelques remises en cause de la Théorie synthétique de l'Évolution », *Année biologique*, 24, 2, p. 153-177.
- FORD (E. B.), 1965, *Ecological Genetics*, London, Methuen and Co/New York, John Wiley and Sons, 2^d éd., 335 p.
- GOULD (Stephen J.), LEWONTIN (Richard C.), 1979, « The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm : a Critique of the Adaptationist Programme », *Proc. R. Soc.*, London, B, 205, p. 581-598.
- HUXLEY (Julian), 1964, *Evolution : the Modern Synthesis*, New York, John Wiley and Sons, 645 p.
- KETTLEWELL (H. B. D.), 1961, « The Phenomenon of Industrial Melanism in Lepidoptera », *Ann. Rev. Entomol.*, 6, p. 245-262.
- MATHER (K.), HARRISON (B. J.), 1949, « The Manifold Effect of Selection », *Heredity*, 3, p. 1-52, 131-162.
- PRIGOGINE (Ilya), STENGERS (Isabelle), 1979, *La Nouvelle alliance. Métamorphose de la science*, Paris, Gallimard, 302 p.
- VALENTINE (James W.), ERWIN (Douglas H.), 1983, « Patterns of Diversification of Higher Taxa : a Test of Macroevolutionary Paradigms », in *Modalités, rythmes, mécanismes de l'évolution biologique*, J. CHALINE, éd., Paris, C.N.R.S., p. 219-223.
- WADDINGTON (C. H.), 1966, *New Patterns in Genetic and Development*, London/New York, Columbia University Press, 3^e éd., 271 p.