

Charles Darwin : sélection naturelle et hérédité

Sophie Mériotte

Charles Darwin, né le 12 février 1809, est le fils du médecin Robert Waring Darwin et le petit fils d'Erasmus Darwin. Celui-ci est l'auteur de *Zoonomia*, ouvrage rompant avec le fixisme et le créationnisme, théories qui dominaient alors les sciences naturelles. Selon ces dernières, chaque espèce est créée par un acte divin spécial et ne peut en aucun cas se modifier. Cependant, certains penseurs comme Érasme et Lamarck envisagent la possibilité d'une transformation des espèces. Charles Darwin va poursuivre ce combat contre le fixisme et ne cessera de lutter contre la théologie naturelle. La théorie de l'évolution marque une double rupture avec la théologie naturelle. Non seulement la sélection naturelle repose sur des variations ce qui contredit le fixisme, mais encore ces variations naissent par hasard ce qui introduit de la contingence dans un monde où règne l'ordre divin. Darwin, en effet, introduit du hasard



au niveau de la cause alors que pour la théologie naturelle chaque organisme est créé en vue d'une fin préétablie et participe à l'harmonie du monde. Cependant, la théorie de l'évolution telle que la conçoit Darwin est complexe et la sélection naturelle se révèle n'être pas le seul moteur de la transformation des espèces. Darwin envisage d'autres mécanismes dont certains semblent rappeler les causes finales. Nous chercherons donc ici à montrer comment la complexité des théories de Darwin, aussi bien au sujet de l'hérédité que de la naissance des variations, révèle la difficulté du naturaliste de rompre totalement avec le paradigme finaliste.



1 Une conception complexe de l'hérédité

Il est difficile de déterminer de manière claire quel est le mécanisme de l'hérédité dans la pensée darwinienne. Le naturaliste utilise des théories de l'hérédité différentes voire même contradictoires afin de rendre compte d'un maximum de faits. Il sacrifie la cohérence du mode explicatif afin d'élargir le champ de phénomènes explicables. L'hérédité soutient la théorie de la sélection naturelle et en est une des conditions de possibilité. Aussi Darwin exploite-t-il l'ensemble des théories possibles de l'hérédité. En effet, il utilise aussi bien des supports héréditaires différents, telle l'hérédité mélangée ou particulière, que des modes distincts de transmission héréditaire : hérédité flexible ou inflexible. L'hérédité par mélange permet d'un côté de comprendre que les descendants possèdent des caractères intermédiaires entre les deux parents et de l'autre l'hérédité particulière permet de comprendre qu'un enfant ressemble plus à un parent qu'à l'autre ou qu'un hybride est plus proche d'une race que de l'autre. Quant à la distinction entre hérédité flexible et inflexible, elle permet de rendre compte de l'hérédité de différents types de variations. Nous analyserons ici ces différentes facettes du principe d'hérédité en cherchant s'il n'est pas possible d'y trouver une certaine cohérence.

1.1 Hérédité particulière ou mélangée ?

Darwin adhère à la *blending theory*, c'est-à-dire à une théorie de l'hérédité mélangée. Cette conviction se rencontre dès ses *Notebooks* et tra-

verse toute son œuvre. Elle stipule que les petits présentent des caractères intermédiaires entre ceux de leurs parents. Mais dans les faits, et Darwin lui-même le reconnaît, cela arrive rarement. L'hérédité mélangée est-elle en contradiction totale avec les faits ? Darwin soutient que la plupart des dérogations à la règle ne sont pas le signe d'un défaut de la théorie, mais le fruit de causes qui interviennent lors de la fécondation comme la capacité de certains individus à transmettre de manière plus marquée leurs caractères. Les produits qui en résultent ne sont donc pas intermédiaires mais le phénomène demeure explicable par la *blending theory*. Cependant il est d'autres cas qui échappent totalement à une telle explication comme l'atavisme ou retour aux caractères ancestraux. La question se pose alors de savoir si la théorie de la sélection naturelle suppose un abandon total de la théorie de l'hérédité mélangée au profit d'une théorie particulière de l'hérédité.

1.1.a Les difficultés de la *blending theory*

La théorie de l'hérédité par mélange provient de la théorie du mélange du sang défendue par les éleveurs : le sang d'un individu contient la moitié du sang de son père, un quart de son grand-père et ainsi de suite. La défense de cette théorie présente pour Darwin un enjeu majeur. Elle assure d'une part la continuité de la forme au fil des générations sans qu'aucun saut n'intervienne en permettant la diffusion d'une variation au sein d'une population. D'autre part, en ne permettant pas à elle seule de rendre compte de la diversité spécifique, elle met en évidence l'existence des variations. Ce mélange des caractères, pensé sous le mode de la fusion, exige certaines conditions. Des parents trop différents l'un de l'autre ne peuvent souvent pas procréer. C'est le cas lors de croisements interspécifiques ce qui explique leur stérilité. Darwin explique ce phénomène par l'existence d'une affinité systématique qu'il définit ainsi : « On entend par le terme d'affinité systématique les ressemblances que les espèces ont les unes avec les autres sous le rapport de la structure et de constitution plus particulièrement entre la structure de parties qui sont d'une haute importance physiologique et qui diffèrent peu chez des espèces alliées » ([1859], 1992, p. 310). Ceci permet en outre d'expliquer le caractère graduel qui sépare les différents cas de stérilité. Plus deux espèces sont distinctes, moins elles auront de chance de donner naissance à des hybrides.



Cependant, il arrive que la fusion soit parfaite et que les petits ne présentent pas pour autant des caractères intermédiaires et ressemblent plus à l'un des deux parents, et ce aussi bien lors de croisements inter ou intra spécifiques. Darwin explique ce phénomène en soutenant que les parents possèdent une plus ou moins grande force de transmission de leurs caractères héréditaires. L'existence de cette force est patente dans les croisements réciproques. Lors de tels croisements, on remarque en effet que le mâle et la femelle d'une même espèce ne possèdent pas la même aptitude à transmettre leurs caractéristiques. Soit A et B deux espèces distinctes. Si l'on croise d'une part une femelle de l'espèce A et un mâle de l'espèce B, et d'autre part une femelle de l'espèce B et un mâle de l'espèce A, les produits obtenus seront différents et porteront les caractères des deux espèces de manière plus ou moins marquée. Le mélange dans ce cas n'est donc pas équitable mais demeure néanmoins un mélange. Cependant, la *blending theory* se heurte à un autre phénomène héréditaire : l'atavisme, c'est-à-dire le retour des caractères ancestraux, par exemple l'apparition de rayures sur les chevaux. L'atavisme est un phénomène qui a intrigué Darwin tout au long de sa vie. Le retour n'est pas une simple variation accidentelle par laquelle un individu se mettrait à ressembler par hasard à l'un de ses ancêtres. Il existe un lien entre la variation et l'hérédité. Dès l'*Origine des espèces*, Darwin émet l'hypothèse de caractères demeurant à l'état latent : « Quand un caractère perdu réapparaît chez une race après un grand nombre de générations, l'hypothèse la plus probable est, non pas que l'individu affecté se met soudain à ressembler à un ancêtre dont il est séparé par plusieurs centaines de générations, mais que le caractère en question se trouvait à l'état latent chez les individus de chaque génération successive et qu'enfin ce caractère s'est développé sous l'influence de conditions favorables, dont nous ignorons la nature » ([1859], 1992, p., 213). Cependant cette explication demeure dans le cadre de la théorie de l'hérédité mélangée puisque Darwin s'appuie ici sur la théorie du sang mélangé qui montre que même si la proportion du sang ancestral diminue à chaque génération, cette proportion suffit pour permettre le retour des caractères ancestraux. Pourtant cette solution ne suffit pas à rendre parfaitement raison du fait que cette tendance perdure durant des centaines et des centaines de générations. Au bout d'un certain nombre de générations, le sang des ancêtres serait bien trop dilué pour avoir un quelconque effet. Il est donc nécessaire de chercher un autre mode de transmission héréditaire pour en rendre raison. L'atavisme a donc joué

un rôle essentiel dans l'élaboration de l'hypothèse de la pangenèse. Cette théorie marque-t-elle l'abandon définitif de la *blending theory* au profit d'une théorie particulière ?

1.1.b L'hérédité particulière et la pangenèse

La pangenèse correspond à une conception particulière de l'hérédité dans la mesure où elle repose de façon essentielle sur l'indépendance des différentes parties de l'organisme, indépendance qui se retrouve à toutes les échelles. Darwin insiste premièrement sur l'indépendance des cellules germinales : « Les ovules, ainsi que l'élément mâle, avant qu'ils soient réunis, et comme les bourgeons, ont une existence indépendante. Tous deux peuvent transmettre les caractères propres de la forme parente » (1868, II, tr. fr. p. 383). Cette indépendance permet de comprendre que l'un des deux sexes puisse transmettre avec plus de vigueur ces caractères à la descendance et que le produit de la reproduction sexuelle ne présente pas toujours des caractères parfaitement intermédiaires. Cette indépendance n'est pas le propre des cellules germinales : tous les organes possèdent une certaine autonomie. Ce n'est que grâce à cette autonomie que devient possible l'hypothèse de la pangenèse. Celle-ci est constituée de cinq suppositions. Darwin suppose tout d'abord que « les cellules avant, leur conversion en matériaux formés et complètement passifs, émettent des petits grains ou atomes, qui circulent librement dans tout le système, et lorsqu'ils reçoivent une nutrition suffisante, se multiplient par division, et se développent ultérieurement en cellules semblables à celles dont ils dérivent » (*ibid.* p. 398-399). Ces atomes sont les gemmules. Cette première supposition est essentielle et résume à elle seule l'hypothèse de la pangenèse. Elle met en évidence les deux processus qui la sous-tendent : la production de gemmules et leur circulation à travers tout le corps. La deuxième supposition permet d'établir le lien entre l'hérédité et la pangenèse : les gemmules sont transmises à la descendance. Elles peuvent alors soit se développer immédiatement dans la descendance, soit se transmettre de génération en génération sans se développer et en demeurant ainsi à l'état latent. Ceci permet d'entrevoir la solution apportée à l'atavisme. Certaines gemmules peuvent en effet rester inaltérées au fil des générations et réapparaître par la suite chez un individu. Tous les organismes possèdent en eux-mêmes de tels éléments latents : « Dans tout être



vivant, nous pouvons être certains qu'il y a une foule de caractères perdus prêts à se manifester dans les conditions convenables » (*ibid.* p. 398). La troisième supposition rend compte du développement des organismes : il repose sur l'union des gemmules. La quatrième supposition permet d'expliquer l'hérédité des caractères acquis. Darwin soutient que les variations acquises au cours de la vie d'un individu, et ce même tardivement, sont transmises aux descendants. Le développement lui-même est conçu comme une succession de variations et repose lui aussi sur l'hérédité flexible. Les éléments supports de l'hérédité doivent donc enregistrer l'ensemble de la vie de l'individu et ne peuvent être donnés *a priori* sans être modifiés au cours du temps : « Les gemmules sont émises par chaque cellule ou unité, non seulement pendant l'état adulte, mais pendant tous les états du développement » (*ibid.* p. 399). Enfin, la dernière supposition pose la condition de possibilité des phénomènes liés aussi bien à l'hérédité qu'au développement. Il s'agit de l'existence d'une affinité entre certaines gemmules, ce qui permet l'agrégation des gemmules en éléments sexuels, et donc l'hérédité. Cependant cette conception particulière ne permet pas de soutenir que la pangenèse est incompatible avec l'hérédité mélangée. Toutes les gemmules ne demeurent pas à l'état latent sans fusionner avec d'autres. Au contraire, la plupart d'entre elles fusionnent, ce qui explique le caractère intermédiaire de la descendance. L'argument qui plaide en faveur de la position de Darwin est l'existence de différents degrés d'atavisme. Les premiers produits issus des croisements présentent des caractères intermédiaires. En revanche, dans les générations suivantes, les phénomènes de retour se multiplient. Le terme clé de toute l'analyse de la pangenèse est celui d'affinité. Il montre bien que, tout en laissant une place à une théorie particulière de l'hérédité, l'hypothèse de la pangenèse s'inscrit bien dans une conception du mélange. La pangenèse n'est donc pas une théorie concurrente à la *blending theory* mais permet à la fois d'articuler hérédités mélangée et particulière et de rendre compte des deux modes de transmission héréditaire : hérédités flexible et inflexible.

1.2 Hérédité flexible ou inflexible ?

Darwin n'adopte jamais au cours de sa vie une position tranchée sur le sujet de l'hérédité des caractères acquis, c'est-à-dire l'hérédité flexible. Cette conception marque l'histoire de la biologie jusqu'à la critique dres-

sée par August Weismann. L'hérédité flexible consiste en la transmission à la descendance des variations acquises au cours de la vie d'un individu. Ce thème est récurrent dans toute la littérature, et ce, dès la *Bible*. Afin d'éviter de confondre ses moutons avec ceux de son beau-père, Jacob plaça des baguettes d'arbres là où s'accouplaient les bêtes : « Elles s'accouplèrent devant les baguettes et mirent bas des petits tachetés et mouchetés » (cité par François Jacob, 1970, p. 10). L'apparition de ces variations peut être le résultat de deux modes d'influences sur l'organisme : physique et psychologique. Par exemple, la vie psychologique de la mère modifie la forme de l'enfant qu'elle porte ; son imagination, ses rêves, ses envies influent directement sur le fœtus. Ce pouvoir parvient à falsifier le cours de la nature et est l'une des causes principales de la naissance de monstres. La croyance en l'hérédité des caractères acquis est si bien enracinée dans la pensée du vivant qu'il devient aisé de comprendre la difficulté de Darwin à la rejeter totalement. Ce mode d'hérédité instaure pourtant un processus d'adaptation parallèle à celui de la sélection naturelle : les variations causées par l'influence des conditions extérieures ou par l'usage ou le non-usage ne sont pas accidentelles dans le sens où leur forme est déjà orientée. Cependant Darwin sera conduit à lui accorder de plus en plus de place au sein de sa théorie.

1.2.a Hésitations face à la théorie de l'hérédité des caractères acquis

Darwin ne parvint ni à rejeter ni à adhérer totalement à la théorie de l'hérédité des caractères acquis. La croyance en cette forme d'hérédité est profondément ancrée dans l'esprit du naturaliste. Son père ainsi que son grand-père Érasme étaient tous deux convaincus de l'hérédité des caractères acquis. Aussi, tout jeune enfant, le jeune Charles racontait-il à son camarade Leighton qu'il pouvait faire varier la couleur des primevères en les arrosant avec des colorants. Mais si présente qu'elle puisse être, l'hérédité flexible ne reçoit pas l'adhésion totale du naturaliste. Ses hésitations se retrouvent à différents niveaux. En ce qui concerne l'influence psychologique, il mentionne parfois cette thèse mais ne se prononce jamais clairement sur sa validité. Robert Darwin racontait à son fils Charles les cas de nouveau-nés malformés, malformations que les mères expliquaient par les rêves qu'elles avaient faits. Aussi les médecins questionnaient-ils



souvent les femmes enceintes sur les rêves qu'elles faisaient. Darwin s'interroge sur le bien-fondé de la théorie des envies et de l'influence de la vie psychologique de la mère sur l'embryon dès ses *Carnets* : « L'esprit peut-il produire une quelconque modification dans la descendance ? » (1960, B : 219). Mais il ne répond jamais et se contente de noter de manière sporadique quelques remarques sur ce sujet. L'hérédité des mutilations est aussi un sujet très épineux. Darwin s'oppose tout d'abord à cette conviction. S'il accepte le caractère héréditaire de certaines malformations comme la polydactylie, il refuse d'accorder aux mutilations le même statut : « Les particularités structurelles comme le fait de posséder six doigts à une main sont parfois héréditaires [...] mais les modifications accidentelles survenues après la naissance n'affectent pas la descendance » (*ibid.* ; C : 84). Les modifications corporelles définitives telles que les mutilations n'ont pas de conséquences génétiques. La remise en cause des mutilations montrerait finalement que Darwin rejette la théorie de l'hérédité flexible dans son ensemble car, comme le souligne August Weismann, l'hérédité des mutilations offre le seul véritable appui expérimental aux défenseurs de l'hérédité des caractères acquis. C'est sans doute pour cette raison que, dans *La Variation*, Darwin revient sur ses premières positions. À l'appui d'anecdotes et d'expériences menées par les biologistes, il montre que la transmission des mutilations peut être possible dans certains cas : certains chiens ou chats, par exemple, auxquels on coupe la queue, donnent naissance à des petits anoues. Il s'appuie en particulier sur les expériences Brown-Séguard menées sur les cochons d'Inde. Celles-ci montrent que les cobayes auxquels on sectionne certains nerfs deviennent épileptiques et que leurs petits présentent par la suite une disposition à développer des maladies nerveuses. Darwin arrive finalement à un compromis : les mutilations ne deviennent héréditaires que lorsqu'elles sont suivies de maladies. Il est donc manifeste que la position de Darwin par rapport à l'hérédité flexible est bien trouble non seulement pour l'historien, mais aussi pour lui-même. Hésitant à lui accorder plus ou moins d'importance, il ne parvient, malgré tout, jamais à la réfuter totalement.

1.2.b Place importante de l'hérédité des caractères acquis

Ce n'est qu'au prix de quelques restrictions qu'il finit par admettre le caractère héréditaire des mutilations. Mais c'est surtout l'influence

directe des conditions extérieures qui pose difficulté. Darwin a tout à fait conscience de l'enjeu de l'adhésion à l'hérédité flexible : cela revient à admettre un mode d'adaptation différent du mécanisme de la sélection naturelle. Pourtant il reconnaît l'influence des conditions extérieures sur les variations de l'organisme et ce de trois façons. Premièrement, le changement du milieu produit une augmentation de la variabilité des individus : les variations flottantes. Par exemple, la domestication affecte le système reproducteur induisant alors une hausse fréquente de variabilité. Ceci explique la multitude de races domestiques. Il est donc manifeste que Darwin reconnaît l'influence des conditions extérieures sur l'organisme puisqu'elles provoquent la variation flottante. Le véritable problème est de savoir dans quelle mesure ces conditions peuvent orienter les variations, c'est-à-dire déterminer leur forme. Le fait que les changements induisent des variations n'est jamais remis en question. Aucune variation ne survient au hasard, dans le sens qu'aucune ne survient spontanément. Le hasard manifeste seulement l'étendue de notre ignorance : « J'ai, jusqu'à présent, parlé des variations [...] comme si elles étaient dues au hasard. C'est là, sans contredit, une expression incorrecte ; peut-être cependant, a-t-elle un avantage en ce qu'elle sert à démontrer notre ignorance sur les causes de chaque variation particulière [...]. Il doit exister une cause pour chaque déviation de structure, si minime qu'elle soit » ([1859], 1992, p. 183-184). En revanche, sa position sur l'orientation de la forme de la variation induite par le milieu est beaucoup moins tranchée, mais il reconnaît qu'un tel phénomène peut avoir lieu, bien qu'il ne s'agisse pas là de la règle générale. Ainsi, deuxièmement, il reconnaît une influence immédiate du milieu sur les variations. Enfin, troisièmement, Darwin montre que non seulement l'usage d'un organe provoque l'augmentation de celui-ci et que le non-usage, au contraire, l'atrophie ; mais encore que les variations induites par ces processus sont transmises à la descendance : « [...] l'usage, chez nos animaux domestiques, renforce et développe certaines parties, tandis que le non-usage les diminue ; et, en outre, ces modifications sont héréditaires » (*ibid.* p. 186). Dans son argumentation, il s'appuie principalement sur le non-usage montrant que ce phénomène permet de comprendre la présence d'organes abortifs. Il semble que Darwin passe plus ou moins sous silence les effets de l'usage afin de préserver sa théorie de la sélection naturelle. En effet, si on expliquait toutes les variations et le développement des organes permettant ainsi l'adaptation d'un organisme à son milieu l'on aurait plus besoin de



faire intervenir la théorie de la sélection naturelle. Le principe des effets de l'usage, de même que l'influence immédiate des conditions extérieures, se trouve directement en concurrence avec la théorie de la sélection naturelle. La complexité des processus héréditaires est alors la marque de la diversité de la dynamique évolutive.



2 La sélection naturelle

La sélection naturelle apparaît comme le point crucial de la théorie darwinienne de l'évolution. En effet, elle est en rupture avec une théorie qui a dominé durant plusieurs siècles l'histoire naturelle : le créationnisme. Cette théorie stipule que chaque espèce a été créée par un acte divin spécial. La théorie de la sélection naturelle permet alors de remplacer l'acte divin par un mécanisme objectif rationnellement explicable. Cependant, il reste difficile de sortir du paradigme finaliste et la théorie de la sélection naturelle a parfois du mal à se passer d'une certaine subjectivité.

2.1 Sélection naturelle et lutte

La théorie de la sélection naturelle repose sur un principe universel : la lutte pour l'existence. En effet, seuls les individus ayant subi des variations avantageuses survivent. Étant plus forts, ils s'accouplent davantage et leur variation avantageuse se propage alors dans la population. La lutte pour l'existence possède donc une influence importante sur la sélection naturelle car elle permet de rendre compte du perfectionnement des espèces.

2.1.a La lutte pour l'existence : condition de possibilité de la formation des espèces

La lutte pour l'existence permet d'expliquer la distinction des différentes espèces et des différents genres. En effet, elle permet de préserver les variations utiles survenues chez un individu. De même, les descendants qui auront hérité de cette variation auront plus de chance de survivre et de transmettre à nouveau cette variation à leur propre descendance.

C'est ainsi qu'une variation se propage au sein d'une population et que se forme une nouvelle espèce. C'est précisément ce principe que Darwin appelle « sélection naturelle » : « J'ai donné à ce principe, en vertu duquel une variation si insignifiante qu'elle soit se conserve et se perpétue, si elle est utile, le nom de sélection naturelle » ([1859], 1992, p. 110).

2.1.b Les mécanismes de la lutte pour l'existence

La lutte pour l'existence est un principe généralisé : tous les êtres organisés y sont soumis. Elle est universelle et a pour origine la rapidité avec laquelle les êtres vivants se multiplient. Les êtres vivants tendent à se multiplier selon une progression géométrique. Il naît plus d'individus qu'il n'en peut vivre : « Il n'y a aucune exception à la règle que tout être organisé se multiplie naturellement avec tant de rapidité que , s'il n'est détruit, la terre serait bientôt couverte par la descendance d'un seul couple » ([1859], 1992, p. 113). L'augmentation géométrique doit donc être freinée par la destruction de certains individus. Il existe plusieurs types de freins : la quantité de nourriture, le nombre de prédateurs ou encore le climat. Ce sont dans tous les cas les individus les mieux adaptés qui survivent. Mais s'il y a une lutte entre les individus d'espèces différentes, cette lutte est bien plus acharnée entre les individus d'un même genre puisque leurs habitudes et constitution sont presque semblables. La lutte pour l'existence est donc essentielle à la théorie de la sélection naturelle car elle permet non seulement d'expliquer l'adaptation de chaque espèce à ses conditions de vie, mais encore le groupement des être organisés dans la mesure où elle assure la propagation d'un caractère au sein d'une population. C'est donc bien elle qui effectue le choix des variations à préserver et des caractères à éliminer, de la même façon qu'un éleveur choisit les caractéristiques d'une variété qu'il juge intéressantes.

2.2 De la sélection artificielle à la sélection naturelle

La notion de sélection naturelle est pensée par analogie à la sélection artificielle, impliquant la notion de choix volontaire. Elle « personnifie l'action de la sélection et souligne qu'il n'y avait pas de réelle différence entre la sélection faite par la Nature et la Création issue de Dieu » (E. Mayr, [1982], 1995, p. 1105). Le but de Darwin semble donc de



remplacer un Dieu omniscient par une entité aveugle et d'éliminer la notion de choix pour expliquer l'organisme. Mais la notion de choix étant essentielle au terme de la sélection, il ne parvient jamais à l'effacer et finit par accorder moins d'importance à la sélection naturelle en faveur de la sélection sexuelle dont le mécanisme repose sur le choix exercé par les femelles.

2.2.a La sélection artificielle

La sélection artificielle explique la diversité et la forme des races domestiques grâce à la sélection effectuée par les éleveurs de caractères héréditaires avantageux. Deux attributs sont essentiels à cette sélection : le choix et la fin. Les éleveurs choisissent de préserver tel caractère en vue de telle fin. Cette sélection méthodique s'assimile à l'orthogénèse, c'est-à-dire « l'accumulation dans une même direction, pendant des générations successives, de différences absolument inappréciables pour des yeux inexpérimentés [...] » ([1859], 1992, p. 76-77). La sélection naturelle est proche de la sélection méthodique puisqu'elle agit non pas sur les individus mais sur les variations. Par ailleurs, son action est bien plus puissante puisqu'elle agit sur une échelle de temps bien plus longue. Aussi son action s'apparente-t-elle plus à celle d'un être divin qu'à celle de l'homme : « La beauté et les adaptations complexes des nouvelles races, ainsi que les différences d'avec la souche originelle, seront plus grandes que chez les races domestiques produites par l'action humaine » ([1909], 1992, p. 47).

2.2.b La construction de l'expression « sélection naturelle »

Dans l'*Essai* de 1844, Darwin n'utilise pas immédiatement le terme de « sélection naturelle » mais le remplace par un « Être divin » possédant trois attributs : le jugement, la prévoyance et la persévérance : « Supposons maintenant un Être doté d'un pouvoir de pénétration pour percevoir des différences dans l'organisme intérieure et extérieure échappant au regard humain, dont la prévoyance s'étendrait sur les siècles à venir, et qui veillerait avec un soin infailible pour sélectionner dans un certain but la progéniture d'un organisme produit sous l'effet des circonstances précédentes » (*ibid.* p. 46-47). Darwin donne l'exemple de l'adaptation d'une plante à pousser sur des troncs d'arbres vermoulus.

L'Être divin effectuerait une double action : d'une part, il procéderait à une sélection des plantes possédant un plus grand pouvoir d'extraire leur nourriture au bois vermoulu, et d'autre part, à la destruction de celles ne possédant pas ce pouvoir. En sélectionnant ensuite certaines variations fortuites en direction de tel ou tel avantage, « il pourrait tendre à faire une plante aussi merveilleusement liée aux êtres organisés que l'est le gui » (*ibid.* p. 48). Darwin distingue donc le hasard et le caractère stochastique de la variabilité de l'organisme, de l'action orientée de la sélection. La sélection naturelle ne fait que remplacer l'Être divin et s'apparente aux lois secondes que ce dernier institue. Ainsi, l'Être divin est remplacé dans la première édition de l'*Origine des espèces* par la « nature » et dans la sixième par la « sélection naturelle ». La construction de la métaphore de la sélection naturelle permet de comprendre la raison pour laquelle Darwin ne parvient jamais à penser totalement le hasard. Si la variabilité, elle, est plus ou moins liée au hasard, la sélection, elle, implique la notion de choix. Darwin écrit encore : « L'homme n'a qu'un but : choisir en vue de son propre avantage ; la nature, au contraire, choisit pour l'avantage de l'être lui-même » ([1859], 1992, p. 132). Il est donc manifeste que Darwin ne parvient pas à exorciser sa théorie du génie du finalisme. En effet, si la sélection naturelle permet de supprimer la théorie des causes finales et l'idée d'une harmonie naturelle fixée *a priori*, elle préserve un modèle téléonomique dans son mode interprétatif puisque la notion de choix apparaît comme un caractère essentiel du terme « sélection ». Darwin a conscience de cette ambiguïté et il insiste sur les précautions à prendre : « L'expression de *sélection naturelle* est sous quelques rapports mauvaise, en ce qu'elle semble impliquer une idée de choix volontaire, mais dont avec un peu d'habitude on peut faire abstraction » (1868, tr. fr. p. 7). Cette empreinte du finalisme justifie l'utilisation des métaphores pour expliquer le mécanisme de la sélection naturelle.

2.3 Les métaphores de la sélection naturelle

2.3.a Le bricolage

Dans *De la fécondation croisée des Orchidées*, Darwin écrit ceci : « Quoiqu'un organe n'ait pas été à son origine formé dans tel but spécial,



s'il sert actuellement à la réalisation de ce but, on peut dire avec justesse qu'il est spécialement constitué pour lui. D'après le même principe, si un homme construit une machine dans une fin déterminée, mais emploie à cet effet, en les modifiant un peu, de vieilles roues, de vieilles poulies et de vieux ressorts, la machine, avec toutes ses parties, pourra être considérée comme organisée en vue de cette fin. Ainsi, dans la nature, il est à présumer que les diverses parties de tout être vivant ont servi à l'aide de modification légères, à différents desseins et ont fonctionné dans la machine vivante de plusieurs formes spécifiques anciennes et distinctes » ([1876], 1877, p. 329). La différence cruciale entre l'art et la nature est que pour l'art, la fin est posée *a priori* alors que pour la nature, elle est pure création. Cette métaphore permet de comprendre le rôle de l'hérédité dans la préservation des organes rudimentaires qui sont les vieilles roues et les vieilles poulies et celui de la sélection naturelle permettant de réadapter ces organes à de nouveaux usages. Mais seule l'hérédité fonde le caractère objectif du processus naturel. En effet, la métaphore montre bien que la sélection naturelle est assimilée à l'homme. L'intention et le choix sont essentiels à la notion de sélection. Hérédité et variations aléatoires fondent donc le caractère mécaniste et objectif de l'explication darwinienne. La sélection naturelle, en revanche, tend vers le finalisme, voire vers une interprétation projectiviste. La métaphore du bricolage souligne bien le cadre finaliste auquel la sélection naturelle appartient. En revanche, elle ne permet pas de bien saisir les mécanismes de l'hérédité. Elle montre simplement que certains organes abortifs peuvent être employés à de nouvelles fins et laisse supposer qu'à l'origine ces mêmes organes ont été créés, tout comme les outils et les parties d'une machine, en vue d'une fin.

2.3.b L'architecte

Dans *La Variation*, Darwin propose une autre métaphore qui permet de mieux comprendre les mécanismes de l'hérédité tout en maintenant le caractère finaliste de la sélection naturelle. Il montre que les variations héréditaires sont déterminées en ce sens qu'elles obéissent à certaines lois et qu'elles sont les effets de causes souvent obscures. Il montre ainsi que « nous pouvons les appeler accidentelles, mais dans le sens seulement que nous attacherions au terme en disant, par exemple, qu'un fragment

de rocher tombant d'une hauteur doit sa forme à un accident » (1868, tr. fr. p. 450). Cette comparaison permet de bien articuler hasard et nécessité en distinguant les causes de la variation de sa forme. Le problème est de savoir comment l'accumulation de telles variations est capable de donner naissance à l'appareil téléonomique propre aux organismes. La métaphore de cet architecte original qui utilise pour arriver à ses fins les rochers tombés dans un ravin permet de répondre à ce dilemme : « Si un architecte venait à construire un commode et bel édifice sans employer de pierres de taille, mais en choisissant parmi les pierres roulées au fond d'un précipice, celles en forme de coin pour les voûtes, les pierres longues pour les linteaux, et les pierres plates pour son toit, nous admirerions son habileté, et le regarderions comme l'agent principal » (*ibid.* p. 460). Cette métaphore met en évidence deux points. Le premier est le finalisme de la sélection naturelle, finalisme qui s'applique à deux niveaux : dans le choix des pierres ou des variations et dans la fin poursuivie. L'architecte choisit les pierres et les place en fonction d'un plan prédéterminé. Il n'improvise pas en fonction des pierres qui lui sont proposées mais ses actes sont guidés par la fin qu'il s'était donnée *a priori*. Cela signifierait, si l'on transpose dans le domaine naturel, que la forme de l'organisme précède sa réalisation et que la sélection naturelle choisit les variations en fonction de cette fin. Le second est le caractère *accidentel* des variations. Darwin souligne à nouveau dans quel sens ce mot doit être pris. Il ne s'agit pas de variations spontanées et celles-ci dépendent de toute une série de causes et de mécanismes. Leur forme est donc aussi, en un sens, déterminée. De même, il existe des lois de l'hérédité qui sous-tendent les phénomènes que nous observons, même si elles demeurent cachées. En revanche, les variations et la forme des roches sont interprétées comme « accidentelles » en fonction de la fin qui leur est assignée. Darwin montre qu'un créateur omniscient n'aurait pas organisé la chute des pierres en vue de l'architecte pas plus qu'il n'aurait fait varier les animaux en vue de l'éleveur. Ainsi, même dans un cadre finaliste, les variations échappent au domaine des causes finales. Les variations et leur caractère héréditaire offre un support objectif à l'action de la sélection naturelle. Bien loin de remettre en cause la valeur explicative de cette dernière, les lois de la variation constituent la scientificité de la théorie de la sélection naturelle et permettent au naturaliste d'articuler finalisme et mécanisme, hasard et nécessité. Cependant, on peut se demander jusqu'à quel point Darwin maintient ce caractère accidentel des variations. Bien qu'il affirme : « Il ne me semble pas qu'il y



ait une plus grande finalité dans la variabilité des êtres organiques ou dans l'action de la sélection naturelle que dans la direction où souffle le vent » ([1958], 1992, p. 72), il reconnaît non seulement que lorsqu'un animal a commencé à varier il continue à le faire dans le même sens, mais encore son adhésion à l'influence directe des conditions extérieures témoigne du caractère orienté des variations héréditaires. L'existence de variations orientées apparaît alors comme un processus évolutif parallèle, si ce n'est concurrent, à la sélection naturelle.



3 Les multiples facteurs de l'évolution

Même si la sélection naturelle occupe une place essentielle dans la théorie darwinienne de l'évolution, elle n'est pas le seul facteur explicatif de la modification et de l'adaptation des espèces. En effet, l'hérédité des caractères acquis ainsi que la sélection sexuelle permettent aussi de rendre compte de l'évolution des espèces. La particularité de ces deux modes de sélection est qu'ils reposent tous deux sur l'affaiblissement de la force du hasard. La sélection sexuelle laisse place à un véritable choix, qui n'est plus seulement métaphorique. Quant au principe de l'hérédité des caractères acquis, il favorise le rôle des variations orientées et immédiatement adaptées aux conditions de vie.

3.1 La sélection sexuelle

Si la place accordée à la sélection sexuelle sans *L'Origine des espèces* est limitée, il n'en va pas de même dans *La Variation* et *La Filiation*. Darwin avoue lui-même qu'il a négligé ses effets et revient sur ses premières positions : « J'admets maintenant que, dans les premières éditions de *L'Origine des espèces*, j'ai probablement accordé un rôle trop considérable à l'action de la sélection naturelle ou à la persistance du plus apte » ([1871], 1872, p. 62). Dans *La Filiation de l'Homme*, Darwin montre que le rôle de la sélection naturelle n'est pas aussi important que ce qu'il pensait dans *L'Origine*. Il accorde ici une plus grande importance à la sélection sexuelle et ce pour deux raisons : d'une part, ce mode de sélection permet

de rendre compte du dimorphisme sexuel en s'appuyant sur l'hérédité limitée par le sexe ; d'autre part, il permet de laisser une place aux notions de volonté et de choix, ce qui témoigne de l'influence du paradigme de la finalité sur sa pensée. Si dans la sélection naturelle ces deux notions ne pouvaient aspirer qu'à un sens métaphorique, la sélection sexuelle leur accorde un statut objectif.

3.1.a Définition

Les mâles et les femelles présentent souvent des caractères différents. Darwin distingue deux types de caractères sexuels : les caractères sexuels primaires, qui sont les organes reproducteurs et les caractères sexuels secondaires, qui ne sont pas en rapport direct avec la reproduction. La forme de ces derniers est le résultat non pas de la sélection naturelle mais de la sélection sexuelle. Les mécanismes de la sélection sexuelle ne semblent pas, de prime abord, différer essentiellement de ceux de la sélection naturelle. Ils consistent aussi en un processus sélectif mais qui s'applique exclusivement aux caractères liés à la reproduction. Ceci apparaît comme la seule différence qui ne consiste donc pas en une différence de l'action elle-même, mais de l'objet sur lequel elle agit. La limite entre la sélection sexuelle et la sélection naturelle peut donc être délicate à définir. Darwin affirme qu'« il est impossible [...] d'établir une ligne de démarcation entre les effets de la sélection naturelle et ceux de la sélection sexuelle » ([1871], 1872, p. 230). La sélection sexuelle s'appuie sur les mêmes conditions de possibilité que la sélection naturelle : hérédité et variabilité. De même que sous l'action de la sélection naturelle, ce sont les individus qui possèdent le plus d'avantages qui laissent le plus de descendants. Par exemple chez les oiseaux, les mâles les plus forts seront capables de s'accoupler plus tôt et avec les meilleures femelles, c'est-à-dire celles capables d'élever le plus grand nombre de petits. Ils laisseront alors une descendance plus importante. Cependant, contrairement à la sélection naturelle, la lutte entre les mâles n'entraîne pas la mort mais simplement une moindre descendance issue des plus faibles. Il s'avère qu'une simple différence de degré sépare les deux sélections, la sélection sexuelle agissant d'une manière moins rigoureuse. Cependant, il est bien nécessaire de les distinguer car la sélection naturelle ne peut rendre compte du dimorphisme sexuel. Darwin montre ceci en imaginant une expérience (*ibid.*



p. 488). Le but de l'expérience serait de créer une race de pigeons à partir de mâles bleu clair et de femelles qui resteraient argentées, c'est-à-dire ternes, en admettant la règle d'égale transmission propre à la sélection naturelle. En croisant à chaque génération les mâles avec les femelles les plus ternes, on obtiendrait, au bout d'un certain temps, une population indifférenciée. Le seul moyen de préserver la différence sexuelle serait de transformer la règle héréditaire. Ceci montre alors, en dernière instance, que la véritable différence entre sélection sexuelle et sélection naturelle repose sur les mécanismes héréditaires qui les sous-tendent.

3.1.b Sélection naturelle et sélection sexuelle : une différence essentielle

La règle générale du mécanisme de la sélection naturelle est la transmission et le développement des mêmes caractères chez les mâles et les femelles. C'est tout le contraire de la sélection sexuelle qui se caractérise par la transmission des caractères aux deux sexes, mais par leur développement chez un sexe seul, alors que ces mêmes caractères demeurent à l'état latent chez les individus du sexe opposé. Cette différence entre les deux sélections semble être une différence fondamentale, voire essentielle, celle qui a poussé Darwin à distinguer deux mécanismes. Si Darwin distingue la sélection naturelle de la sélection sexuelle, ce n'est pas parce que la sélection sexuelle agit moins rigoureusement mais bien parce qu'elle permet d'expliquer le dimorphisme sexuel, c'est-à-dire la différence entre le mâle et la femelle. La sélection naturelle agit en règle générale par la transmission et le développement des mêmes caractères chez les deux sexes et repose en grande partie sur la *blending theory*. Elle rend compte de l'évolution graduelle et donc d'une différence entre les individus sur l'échelle chronologique. La sélection sexuelle, en revanche, vise plus à expliquer les différences entre les différentes catégories d'individus au sein d'une même espèce à un moment donné. Il existe donc une différence qualitative qui dépend de la loi héréditaire qui prévaut. Aussi est-ce la prise de conscience que les mécanismes héréditaires qui interviennent dans les deux modes de sélection sont différents qui permet de comprendre le revirement de la position de Darwin. Il fut un temps où il cherchait à expliquer le dimorphisme sexuel par la sélection naturelle. Voici ce qu'il déclarait après avoir observé l'absence de longue queue chez

le paon femelle : « J'en ai tiré la conclusion que la sélection naturelle était intervenue pour s'opposer à la transmission égale de ces caractères mâles à la descendance femelle » ([1871] 1872, p. 487). Mais cette interprétation n'étant pas compatible avec la transmission égale des caractères, il en est venu à soutenir ceci : « Je suis maintenant disposé à croire, lorsque les mâles et les femelles diffèrent, c'est que la transmission des variations successives a été, dès le principe, limitée au sexe chez lequel ces variations se sont produites d'abord » (*ibid.* p. 487), autrement dit, à expliquer la différence par la sélection sexuelle.

3.1.c Choix et volonté

La sélection sexuelle confère à l'intention un statut objectif que l'on retrouve chez les mâles dans leur volonté de séduire et chez les femelles dans le choix de leur partenaire. Darwin montre que les mâles ont beaucoup plus d'ardeur que les femelles et cherchent à les séduire à tout prix. Si les techniques de séduction sont en partie le produit de l'instinct, ils font tout de même intervenir une certaine volonté et une certaine conscience de la part des mâles : « Lorsque nous voyons deux mâles lutter pour la possession d'une femelle, ou plusieurs oiseaux mâles étaler leur riche plumage et se livrer aux gestes les plus grotesques devant une troupe de femelles assemblées, nous devons évidemment conclure que bien que guidés par l'instinct, ils savent ce qu'ils font et exercent d'une manière consciente leurs qualités corporelles et mentales » ([1871], 1872, p. 230). Au chapitre XI de *La Filiation*, Darwin demande comment les lépidoptères ont pu acquérir une telle beauté. Il montre alors que ces brillantes couleurs n'ont pu être obtenues ni à cause de l'action directe des conditions extérieures, ni dans le but de protéger l'individu. Finalement, seule la sélection sexuelle, par l'intermédiaire de l'étalage de la parure, permet d'expliquer la présence de telles couleurs. Cette volonté de la part des mâles d'étaler leur beauté ne peut se comprendre si l'on ne suppose pas, de la part des femelles, un certain choix, autrement tout cet artifice déployé serait peine perdue et deviendrait au final un pur désavantage : « Les oiseaux mâles prennent beaucoup de peine pour étaler devant les femelles leur beau plumage et leurs autres ornements ; on peut en conclure que les femelles savent apprécier la beauté de leur prétendant » (*ibid.* p. 450). Darwin accorde donc aux oiseaux un véritable goût esthétique. Il existe



une véritable similitude entre la séduction chez les hommes et chez les oiseaux. Pour un extraterrestre, le comportement des paysans courtisant une jeune fille et celui des oiseaux seraient la même chose (*ibid.* chap. XIV). Darwin montre que cette similitude n'est pas le fruit du hasard. Les facultés mentales des oiseaux sont de même nature que celles des hommes, et les femelles exercent un véritable choix : « Nous ne pouvons, comme nous l'avons dit, penser qu'il y a choix que par analogie avec ce que nous ressentons nous-mêmes ; or, les facultés mentales des oiseaux ne diffèrent pas fondamentalement des nôtres » (*ibid.* p. 462). Dès lors, le mécanisme sous-tendant la sélection sexuelle est identique à celui de la sélection artificielle, toutes deux s'articulant autour du choix exercé dans le premier cas par la femelle et dans le second par l'éleveur.

3.2 Des variations orientées

L'orientation des variations par les circonstances extérieures joue aussi un rôle dans l'évolution des espèces. Dès l'*Origine des Espèces*, Darwin reconnaît l'existence de cette influence directe : « Il est très difficile de déterminer quel effet direct peuvent avoir sur un organisme des différences de climat, de nourriture, etc. Mon impression est que l'effet est extrêmement réduit dans le cas des animaux, mais peut-être un peu plus dans celui des plantes. [...] On peut attribuer une légère influence au climat, à la nourriture, etc. » ([1859], 1992, p. 184). Cette orientation des variations instaure ainsi une dynamique parallèle à l'action de la sélection naturelle. Par exemple, Darwin se demande à quoi attribuer l'abondante fourrure que possèdent les animaux vivants dans un climat froid. L'alternative se trouve entre la sélection naturelle et l'influence directe du milieu : « Mais qui peut dire si cette différence provient de ce que les individus les plus chaudement vêtus ont été favorisés et ont persisté pendant de nombreuses générations, ou si elle est une conséquence de la rigueur du climat ? » et il finit par répondre : « Il paraît, en effet, que le climat exerce une certaine action directe sur la fourrure de nos quadrupèdes domestiques » (*ibid.* p. 185-186). Deux modes d'adaptation sont donc en concurrence. Darwin le sait et expose explicitement ce point dans *La Variation* : « L'action directe des conditions extérieures, qu'elle produise des résultats définis ou non, est tout à fait distincte des effets de la sélection naturelle » (1868, tr. fr. p. 296). La différence essentielle des

deux modes d'action se situe dans la nature des variations mises en jeu. La sélection naturelle agit exclusivement sur des variations accidentelles et la sélection se produit *a posteriori*. En revanche, l'influence des conditions extérieures produit des variations déterminées et dirigées : l'hérédité est orientée. C'est donc le caractère défini de l'action des conditions extérieures qui la distingue de celle de la sélection naturelle, « l'action définie » étant « une action de nature telle que, lorsqu'un grand nombre d'individus d'une même variété se seront trouvés soumis pendant plusieurs générations à un changement quelconque dans les conditions physiques de leur existence, tous (ou presque tous), seront modifiés de la même manière » (*ibid.* p. 288). Il est donc manifeste qu'au sein de la pensée de Darwin la sélection naturelle cède de plus en plus de terrain à la sélection sexuelle et aux variations orientées. L'évolution ne repose donc pas sur un principe unique. Au contraire, elle dépend d'une multitude de mécanismes aussi bien au niveau de l'hérédité que de la variabilité.

> À retenir

- La théorie de la sélection naturelle repose sur deux conditions de possibilité : la variabilité et l'hérédité de ces variations.
- La théorie de l'hérédité n'est pas très claire dans la pensée darwinienne : elle oscille entre le mélange et l'hérédité particulaire. L'hypothèse de la pangenèse apparaît alors comme un compromis dans la mesure où certaines gemmules se mélangent et d'autres non.
- La sélection naturelle n'est pas le seul facteur d'évolution. Si elle repose sur des variations nées au hasard, la sélection sexuelle et l'orientation de certaines mutations tendent quant à elles à freiner le rôle du hasard dans l'évolution.



> Questions de discussion

- Quelle est donc l'influence du finalisme sur la pensée darwinienne ?
- L'impossibilité d'abandonner certaines théories comme l'hérédité flexible ou la sélection sexuelle n'est-elle pas la preuve que Darwin n'a pas réussi à s'extraire totalement du paradigme finaliste ?
- Est-il possible d'expliquer ou du moins de comprendre le vivant sans avoir recours aux causes finales ?

> Lectures pour aller plus loin

Gayon J. (1992). *Darwin et l'après-Darwin : Une histoire de l'hypothèse de la sélection naturelle*. Paris, Kimé. La théorie darwinienne de la sélection naturelle a marqué l'histoire de la biologie. Voici une analyse éclairante du devenir des hypothèses du naturaliste britannique.

Mayr E. (1982). *The Growth of Biological Thought : Diversity, Evolution and Inheritance*, Cambridge, Harvard Un. Pr. 1989 ; *Histoire de la biologie : Diversité, évolution et hérédité*, Fayard, (1995 ; Réimpression en deux vols. Le Livre de poche). Exposition claire et précise de l'histoire de la biologie depuis l'Antiquité jusqu'à la fin du XX^e siècle, cet ouvrage permet de saisir à la fois les enjeux et les conséquences de la pensée de Darwin.

Tort P. (1983). *La pensée hiérarchique et l'évolution*. Aubier. Patrick Tort développe ici une analyse intéressante des effets particuliers de la sélection naturelle sur les êtres humains : « l'effet réversif de l'évolution ».

Références bibliographiques

Darwin C.

1839 a ; *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the Various Countries Visited by H.M.S. Beagle, under the Command of Captain Fitz Roy from 1832 to 1836*, London, Colburn. 2003 ; *Voyage d'un naturaliste autour du monde*, Paris, La Découverte.

1859 ; *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of favoured Races in the Struggle for life*, London, Murray. 1992 ; *L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie*, Paris, Flammarion (texte établi par Daniel Becquemont à partir de la trad. D'E. Barbier).

1862 ; *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilized by Insects, and the Good Effects of Intercrossing*, London. 1999 ; *De la fécondation des orchidées par les insectes et du bon résultat des croisements*, Paris, Science en situation (trad. de L. Rérolle).

1868 ; *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, London, Murray, 2 vols. 1868 ; *La variation des plantes et des animaux sous l'effet de la domestication*, Paris, C. Reinwald & Cie. (trad. de J.-J. Moulinié).

1871 ; *The Descent of Man, and selection in Relation to sex*, London, Murray, 2 vols.

1872 ; *L'ascendance de l'Homme et la sélection sexuelle*, Paris, Reinwald & Cie.

Ouvrages posthumes

1887 ; *Life and Letters of Charles Darwin*, 3 vols. , London, Murray, établi par Francis Darwin.

1903 ; *More Letters of Charles Darwin*, établi par Francis Darwin et A.C. Seward, London.

1909 ; *The Foundations of the Origin of Species*, Cambridge University Press, établi par Francis Darwin. 1992 ; *Charles Darwin, ébauche de l'Origine des espèces (Essai de 1844)*, Presses universitaires de Lille, (trad. de C. Lemeere revue et corrigée par D. Becquemont).

1958 ; *The Autobiography of Charles Darwin*, éd. Nora Barlow, London, Collins.

1985 ; *L'autobiographie*, Belin, (trad. de J.-M. Goux).

1960 ; « Darwin's Notebooks on Transmutation of Species » ; De Beer (R. Gavin) ; *Bull. British Museum (Natural History)*, historical series, vol. 2, n° 2-3-4-5

1987 ; *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844. Geology, Transmutation of Species, Metaphysical Enquiries*, by P.H. Barrett, P.J. Gautrey, S. Herbret, D. Kohn and S. Smith, British Museum of Natural History.



Gayon J. (1992). *Darwin et l'après-Darwin : Une histoire de l'hypothèse de la sélection naturelle*. Paris, Kimé.

Jacob F. (1976). *La logique du vivant*. Paris, Gallimard.

Lamarck J.-B. (1909). *Philosophie zoologique*. Paris, Dentu, (réimpression, 1994, Paris, Flammarion).

Malthus T.R. (1798). *An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society*. London, J. Johnson. 1980 ; *Essai sur le principe de population en tant qu'il influe sur le progrès futur de la société*. Paris, Institut National d'études démographiques, (trad. de E. Vilquin).

Mayr E. (1982). *The Growth of Biological Thought : Diversity, Evolution and Inheritance*, Cambridge, Harvard Un. Pr. 1989 ; *Histoire de la biologie : Diversité, évolution et hérédité*, Fayard, (1995 ; Réimpression en deux vols. Le Livre de poche).

Monod J. (1970). *Le hasard et la nécessité*. Paris, Le Seuil.

Tort P. (1983). *La pensée hiérarchique et l'évolution*. Aubier.

Weismann A. (1892). *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*. Paris, C. Reinwald & Cie.