

connus, mais ce que l'on a qualifié de «darwinisme social» a la peau dure, et trouve toujours des avocats, y compris dans notre hexagone. Si ces soubresauts de la société américaine peuvent paraître lointains, ils nous concernent, mondialisation aidant. Dans la conclusion de son article du *New Yorker*, Gould notait combien il était curieux qu'un chiffre unique et faux puisse autant diviser, alors que l'évolution est synonyme d'unité et de diversité, et qu'elle a montré que tous les hommes ont en commun la même généalogie.

L'histoire de *La vie est belle* est tout autre : c'est un ouvrage de paléontologie jubilatoire, comme il en existe peu. Il conte par le menu ce que fut cet épisode extraordinaire de l'histoire de la vie, l'explosion du Cambrien. Voici plus de 500 millions d'années surgirent d'étranges créatures, ancêtres de toutes celles qui peuplent aujourd'hui notre planète, et qui sont les mères de la biodiversité, cette nouvelle venue dans nos préoccupations. Les gisements phares qui ont livré les premières faunes de cette époque sont ceux de Burgess au Canada, découverts au début du XX^e siècle. Depuis lors, la Chine, l'Australie et d'autres pays ont à leur tour fait étalage de richesses paléontologiques de cet âge, et la diversité de ces faunes primordiales s'est encore accrue de plusieurs unités. Le plus étonnant est qu'aux côtés d'animaux «classiques» – ancêtres des éponges, oursins, mollusques ou vers – et de certains qui évoquent déjà les premiers vertébrés, on trouve aussi des organismes restés sans descendance connue : leur plan d'organisation est tout à fait insolite... Ce sont là des surprises de l'évolution.

En écrivant ce livre, Gould ne se fit pas que des amis, notamment chez les spécialistes qui, depuis des décennies, s'efforçaient d'interpréter ces traces du passé, et qui considéraient que cet expert ès escargot n'était pas le bienvenu pour chasser sur leurs terres ! Habités à converser avec des objets peu loquaces, la plupart des paléontologues ne le sont guère hors de leurs cercles. Aussi lorsque survient un quidam, tel Gould, aussi brillant qu'arrogant, qui fait sortir les fossiles des tiroirs et des musées, et ne craint pas de débattre sur la place publique, jusqu'à prendre à témoin les amateurs de base-ball, certains font grise mine.

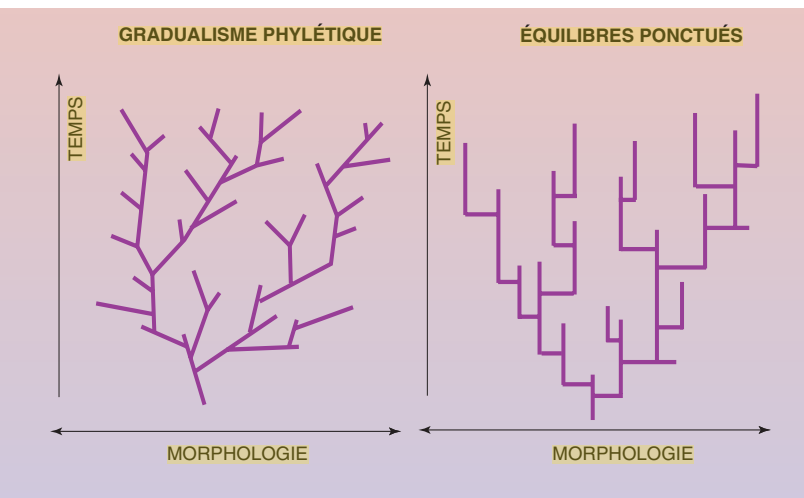
Il est vrai que Gould emprunta largement aux travaux de ses collègues, mais son talent de vulgarisateur et son esprit de synthèse ne furent pas de trop pour faire connaître au public cette grande nouvelle que seuls quelques-uns connaissaient déjà : la diversité de la vie est apparue brutalement voici 560 millions d'années, et cette explosion de la vie s'est produite dans un laps de temps court, quelques millions d'années seulement. Et puis, par-delà la description de ce bestiaire incroyable et de l'enquête policière qui a permis d'en retrouver la trace, puis de reconstruire et de préciser les caractéristiques de ces étranges animaux, Gould remet en cause, une nouvelle fois, certaines conceptions classiques. En cette occasion, il montre l'importance de la contingence dans l'histoire de la vie : l'enchaînement de tous ces événements évolutifs, s'il est devenu, au fil des études, parfaitement explicable, du moins *a posteriori*, et si cette succession suit une logique rigoureuse, il n'empêche qu'aucun fait d'évolution, si minime soit-il, n'était prévisible, pas plus qu'il n'est reproductible. La contingence est un maître mot pour Gould, qu'il s'agisse de l'histoire de la vie ou de celle de l'homme, et il considère que l'avenir des deux est imprévisible.

NATURALISTE DE TERRAIN ET THÉORICIEN

Vulgarisateur remarquable, Gould fut aussi un homme de terrain, et il laisse une belle somme de travaux originaux sur ses fossiles de prédilection : les gastéropodes, et, notamment, les Cérions, mollusques terrestres actuels et fossiles, présents aux Caraïbes. Tout paléontologue doit nourrir sa pensée par l'exercice du terrain qui commence par la recherche des fossiles, se poursuit par leur récolte et leur identification, et s'achève par leur étude. Tous ses collègues s'accordent à reconnaître que, sur le terrain, Gould était un «découvreur» de fossiles très efficace. Toutefois, récolter en nombre des spécimens ne suffit pas, il faut aussi savoir ce que l'on cherche et ce que l'on souhaite montrer... jusqu'au moment où l'on est amené à revoir l'hypothèse initiale, ce qui est souvent le cas, et qui conduit à échafauder une nouvelle théorie.

Gould ne fut jamais averse de conjectures, et préférait à toutes les autres théories celles qu'il avait lui-même forgées. Il eut quelques marottes, bien qu'il se défendît d'un tel travers. Ce fut le cas lorsqu'il lança, avec son collègue Niels Eldredge, la théorie des équilibres ponctués. Selon cette théorie, l'évolution des espèces ne se produit pas toujours de la façon graduelle sur laquelle Darwin avait tant insisté, mais connaissait de longues périodes de stagnation entrecoupées d'épisodes frénétiques d'innovation biologique. Ses propres travaux sur les Cérions des Bahamas (voir la figure 1) éclairent son attachement à ses vues théoriques. Il avait récolté des spécimens de cet escargot terrestre dans différents niveaux des dépôts du Quaternaire des Bahamas. Les plus anciens sont globuleux, bulbiformes, alors que les formes plus récentes sont allongées, digitiformes. Parmi elles, il existe aussi des coquilles de morphologie intermédiaire, ni allongées ni écrasées. Tout un chacun aurait interprété cette situation comme une preuve patente d'évolution graduelle. Défenseur acharné de sa théorie des équilibres ponctués, Gould tergiversa et conclut son article en disant... qu'on ne pouvait pas conclure, préférant spéculer sur une prétendue hybridation entre populations fossiles !

Cette aventure ne doit pas faire perdre de vue qu'en jetant sur la table leur hypothèse des équilibres ponctués, Eldredge et Gould ont servi notre communauté, et le débat a même dépassé le cercle des paléontologues pour concerner tous les évolutionnistes. Ce fut le grand mérite de cette théorie que de contraindre notre communauté à une réflexion sur les méthodes de la paléontologie et sur les dogmes aprioristes.



3. Deux modèles d'évolution morphologique s'opposent : le gradualisme phylétique (à gauche), et le modèle des équilibres ponctués (à droite), défendu notamment par Gould. Dans le premier, les modifications morphologiques se produisent de façon graduelle et elles ne sont pas liées aux événements de spéciation. Pour le second, les transformations morphologiques se produisent lors des épisodes de spéciation et sont brutales : il y a des «sauts» évolutifs après lesquels on n'observe pas de changement morphologique durant l'existence de l'espèce. Dans ce modèle, des périodes d'évolution rapide sont séparées par des périodes de stase morphologique.

ÉVOLUTION PROGRESSIVE OU ÉVOLUTION PAR SAUTS?

La question de fond qu'ils ont soulevée revêt plusieurs facettes. Les observations que l'on fait dans le domaine de la micro-évolution peuvent-elles, seules, expliquer les événements de macro-évolution? Autrement dit, la variation intraspécifique suffit-elle à rendre compte des grands événements d'évolution que constatent les paléontologues (l'apparition de nouveaux plans d'organisation ou de nouveaux phyla)? Par ailleurs, la formation des espèces est-elle liée à des transformations morphologiques notables? Enfin, les modifications sont-elles lentes et graduelles ou, au contraire, sont-elles brutales, correspondant à des sauts évolutifs (voir la figure 3)? C'est ce dernier modèle que Elredge et Gould ont défendu pendant 25 ans, soulignant que le registre fossile regorge d'exemples où l'on observe que les espèces sont stables sur de longues périodes, et que les nouvelles espèces surgissent brutalement. L'argument selon lequel la stagnation est une donnée comme les autres invite les paléontologues à prêter plus d'attention à un aspect de l'évolution qu'ils ont trop négligé.

Les principales critiques faites à leurs propositions ont porté sur le lien obligé qu'Elredge et Gould établissent entre spéciation (naissance d'espèces filles) et transformation morphologique, lien qui entraîne que la sélection d'espèces est le moteur le plus puissant de l'évolution (alors que pour le darwinisme orthodoxe, la sélection n'agit que sur les individus). Bien des biologistes, et non des moindres, se sont élevés contre cette hypothèse, notamment les partisans convaincus de l'adaptation. Chez les paléontologues, ce qui déclencha le plus de controverses fut l'idée qu'il faut considérer comme périmé le gradualisme si cher non seulement à Charles Darwin lui-même, mais aussi à tous les chasseurs de fossiles. Selon Darwin, les transformations qu'ont connues les êtres vivants au cours des temps géologiques ont été lentes et continues, sur de très longues périodes, et si l'on ne trouve que peu de formes intermédiaires, c'est que l'enregistrement fossile est plein de lacunes.

Dans ce domaine, depuis 1859, des découvertes nombreuses sont venues apporter des réponses éclairantes, qu'il s'agisse de l'origine des oiseaux, de celle des baleines, voire de notre propre espèce. Peu à peu, nous reconstruisons l'histoire des lignées et comblons les vides qui existaient dans le registre fossile au temps de Darwin. Si l'on revient maintenant à la question des sauts évolutifs, il est vrai qu'elle reste discutée, mais est-elle réellement bien posée, et surtout est-elle à la portée des observations qui sont disponibles aux paléontologues? L'enregistrement fossile, ne l'oublions pas, est tributaire de l'enregistrement sédimentaire. Ne peut-il arriver que l'on confonde, en observant l'évolution d'espèces à différents niveaux de la colonne stratigraphique, la vitesse d'évolution de leurs caractères avec celle de l'enregistrement sédimentaire? Les stases morphologiques ne sont-elles pas dues à des épisodes au cours desquels la sédimentation fut continue et l'accumulation lente, alors que les sauts sont observés après des interruptions du dépôt?

Des études expérimentales récentes, conduites par des généticiens sur la bactérie *Escherichia coli*, me paraissent très instructives quant aux questions d'échelle de temps (voir la figure 5) et de continuité (ou de discontinuité) des enregistrements fossiles. Par leur capacité de multiplication, ces micro-organismes offrent bien des avantages qu'on rechercherait en vain chez les fossiles. Observer quelques milliers de générations qui se succèdent dans les boîtes où on les élève n'est qu'un jeu d'enfant, du moins pour les microbiologistes. Ainsi Richard Lenski et Michael Travisano, de l'Université du Michigan, ont observé l'évolution de 10 000 générations successives d'une douzaine de colonies d'*Escherichia coli* durant quatre ans. Ils ont suivi l'évolution de

la taille de leurs cellules et de la valeur sélective (un coefficient qui mesure la capacité à passer le crible de la sélection naturelle) des colonies de ces micro-organismes. Ils constatent que leurs «courbes d'évolution» sont très différentes selon que les prélèvements et les mesures sont effectués toutes les 100 ou toutes les 500 générations.

Dans le premier cas, on obtient une courbe en escalier, conforme au modèle de Elredge et Gould, dans le deuxième, la courbe révèle une évolution graduelle. Cependant, dans les deux cas, à l'issue de l'expérience, un palier de stabilité – une stase – est atteint. L'hypothèse d'Elredge et de Gould paraît vérifiée : les caractères peuvent rester stables pendant des périodes plus ou moins longues. Cependant, stabilité d'un ou de plusieurs caractères n'est pas synonyme de stabilité de l'espèce qui les porte. Les causes de ces phénomènes de stase sont peut-être à rechercher au cœur des cellules, dans leur mode de fonctionnement et, surtout, de leur développement. Ainsi, l'importance d'une protéine «chaperonne» (Hsp 90) est régulièrement confirmée. Les protéines chaperonnes ont pour mission de protéger les autres protéines contre les agressions extérieures, par exemple une brusque élévation de la température. C'est peut-être là le premier pas «moléculaire» qui nous permettra de mieux comprendre la stase et d'en mesurer les effets.

À cette occasion, on voit que, loin de concerner uniquement le cercle étroit de la paléontologie, les travaux de Gould ont ouvert des perspectives dans bien d'autres disciplines. Si j'ajoute que, dans la foulée de son travail sur les équilibres ponctués, il écrivit, en 1977, un autre ouvrage *Ontogénie et Phylogénie* qui, à son tour, devint une référence – au point que la lecture en est aujourd'hui imposée aux débutants –, on ne s'étonne pas qu'au fil des ans, l'autorité et le prestige de Gould soient allés grandissants.

ONTOGÉNIE ET PHYLOGÉNIE

Le biologiste Ernst Haeckel (1834-1919) avait écrit : «L'ontogénie récapitule la phylogénie.» Autrement dit, au cours de son développement (ontogénie), chaque embryon passe par les formes primitives qui ont précédé celles de son espèce (phylogénie). Ce concept était passé de mode, lorsque Gould en fit son miel en le réactualisant et en suggérant que l'on devait



4. Gould devant le Tyrannosaure qui fut, selon ses dires, à l'origine de sa vocation de paléontologue.