

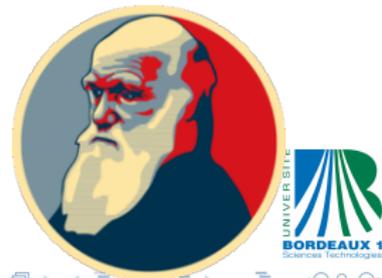
Stephen Jay Gould, rénovateur audacieux, mais respectueux, de l'édifice darwinien

IUFM de Franche-Comté

Cyril Langlois

Université Bordeaux 1

4 décembre 2009



Première partie I

Gould : l'homme, le chercheur et l'écrivain

Stephen Jay Gould (10 sept. 1941– 20 mai 2002)

- 1941 : Naît à New York, 2^e génération d'immigrants juifs hongrois ;
- 1967 : Ph.D. à l'université Columbia (New York) ;
- "Assistant Professor" (1967) puis "Professor of Geology" à Harvard à partir de 1973 ;
- Conservateur des collections de paléontologie des invertébrés d'Harvard ;
- 1998-2002 : président de l'AAAS ;
- 1982 : guérison complète d'un cancer de la plèvre ;
- 2002 : meurt d'un adénocarcinome pulmonaire métastaté au cerveau.

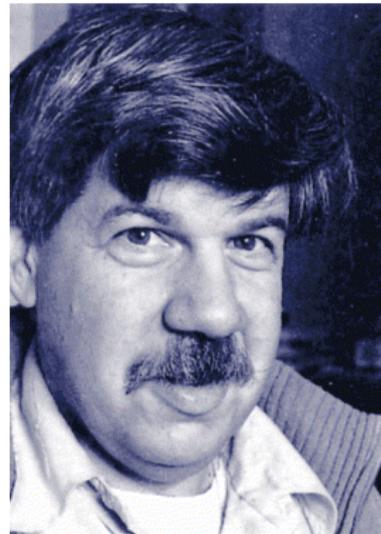


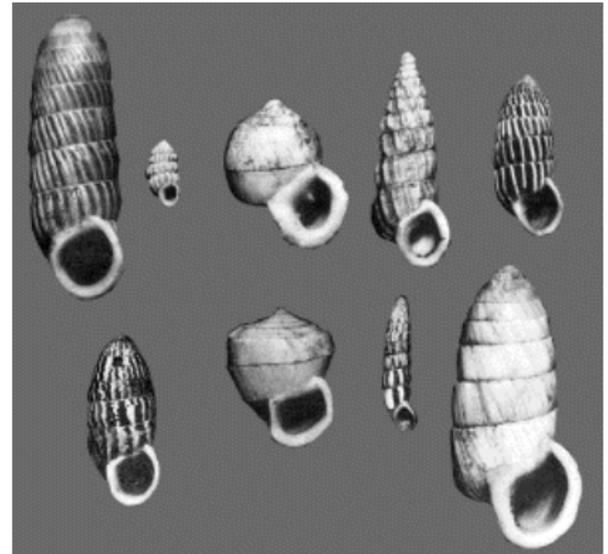
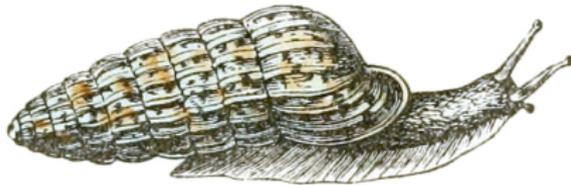
Photo : Ulf Andersen, 1991

© Gamma, éditions du Seuil

La recherche de S. J. Gould

Les escargots :

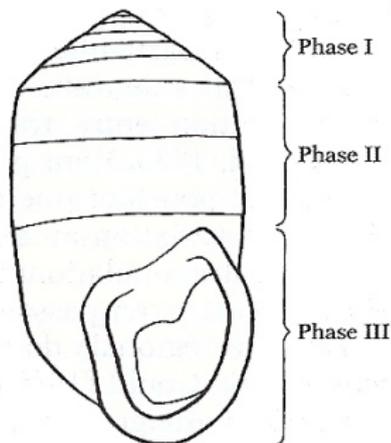
- *Poecilozonites* des Bermudes ;
- *Cerion* des Antilles
« the most difficult genus of pulmonate mollusks to classify. »
(Mayr & Rosen, 1956)



Diversité morphologique au sein du genre
Cerion.

S. Tillier, *in* [3]

La variabilité de *Cerion*



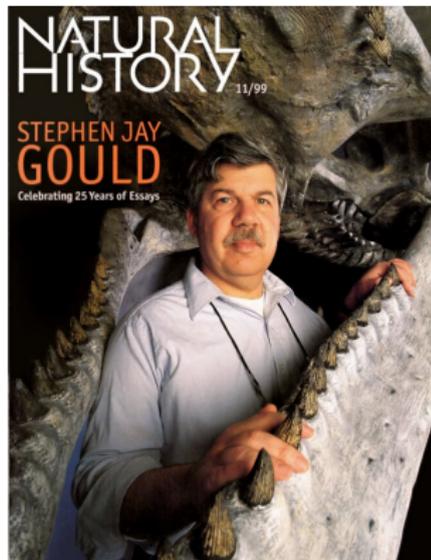
Les trois phases classiques de la croissance allométrique de *Cerion*, responsables des changements de formes considérables chez l'adulte en conséquence de petites modifications survenues très tôt au cours du développement.

« Si Christophe Colomb avait seulement recueilli (et correctement identifié, bien sûr) une seule coquille de mon animal favori, l'escargot terrestre *Cerion* [...] je pourrais dire avec certitude quel a été son site d'accostage. »

Un Cerion pour Christophe, in Les coquillages de Léonard.

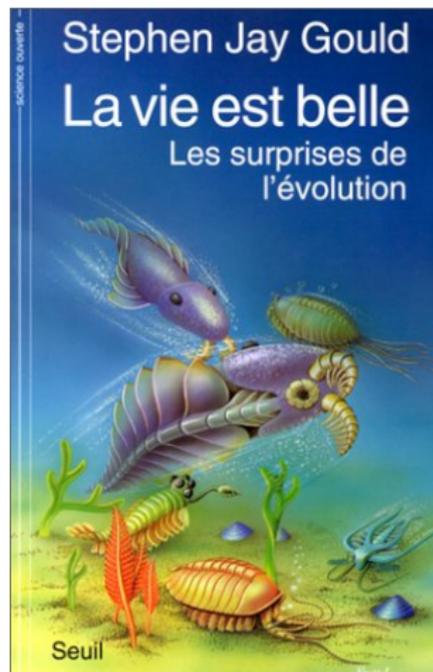
Les chroniques gouldiennes

- Chroniqueur pour le magazine *Natural History* de 1974 à 2001.
- Chroniques éditées en volumes. Dix ouvrages publiés en France :
 - De *Darwin et les grandes énigmes de la vie*, 1977...
 - à *Antilopes, dodos et coquillages*, 2008

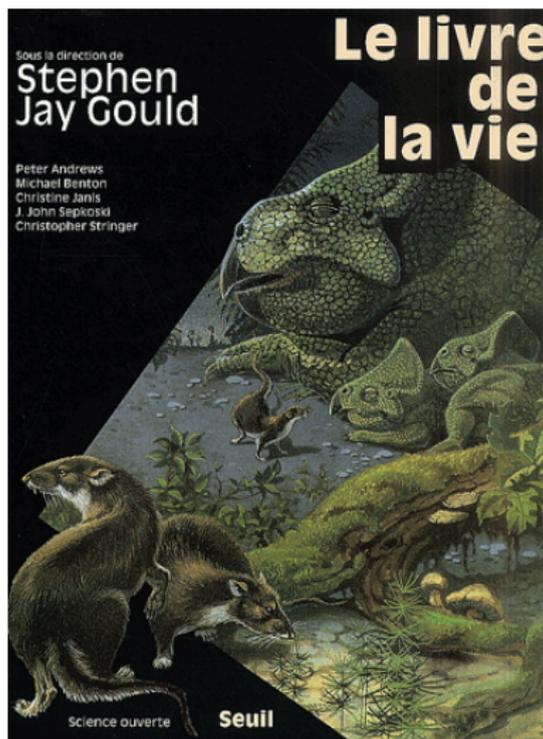


Essais « grand public »

- *Un hérisson dans la tempête*, 1987
- *La vie est belle*, 1989
- *L'Éventail du vivant : le mythe du progrès*, 1996
- *Millenium*, 1997
- *Et Dieu dit : « que Darwin soit »*, 1999

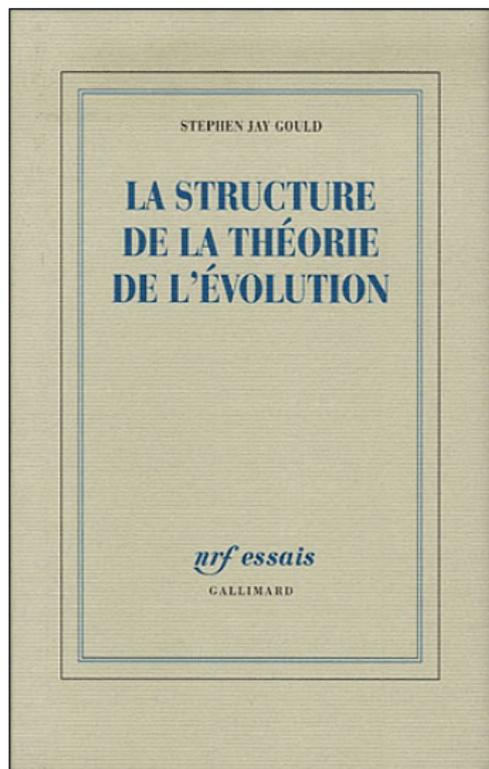


Ouvrages « grand public »



- Directeur (« editor ») de l'ouvrage collectif *Le livre de la vie*, Seuil, 1991

Ouvrages théoriques



- *Ontogeny and Phylogeny*, 1977
- *La mal-mesure de l'Homme*, 1981
- *La structure de la théorie de l'évolution*, 2002 (2006 pour la traduction française) : 1433 p. en anglais, 2000 p. et 1,7 kg en français !

« Le visage public de l'évolution »



S. J. Gould prête sa voix... à lui-même.

Lisa the skeptic, *Les Simpsons* saison 9, épisode 8, 1997.

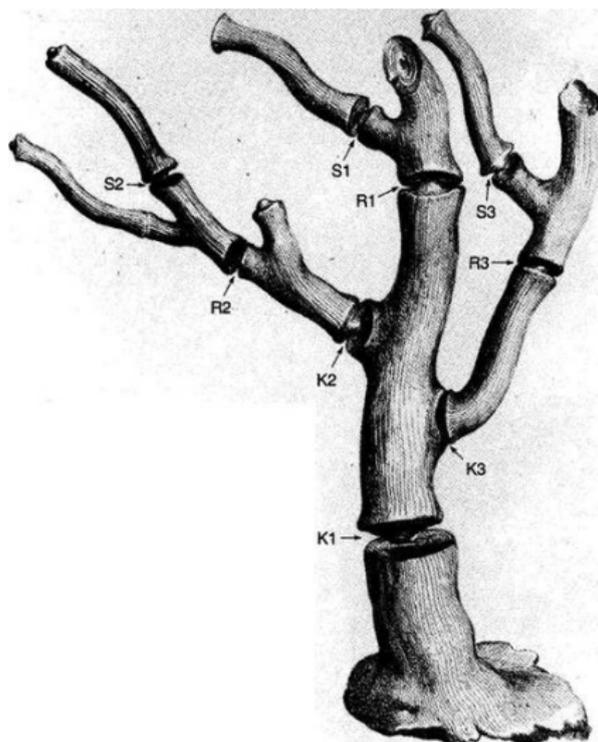
- Le paléontologue et évolutionniste le plus connu du grand public ;
- Opposant actif aux mouvements créationnistes ;
- Cité en tant qu'expert dans le procès *Mc Lean vs. Arkansas* (1981-1982) ;
- Ses idées sont détournées par les courants créationnistes ;
- Plusieurs interventions télévisées (émission NOVA, interview sur CNN, etc.)

Les apports de Gould à la pensée évolutionniste

« Stephen Jay Gould changed the way that evolutionary biologists think three times : (i) introducing punctuated equilibrium ; (ii) rescuing and jumpstarting the long-discredited field of evolution and development in *Ontogeny and Phylogeny*; and (iii) catalyzing a debate on contingency, determinism and morphological disparity in *Wonderful Life*. »

Clifford Cunningham (Duke University), *Trends in Ecology & Evolution* 24 (12), 2009

La théorie de Darwin : un corail à trois branches



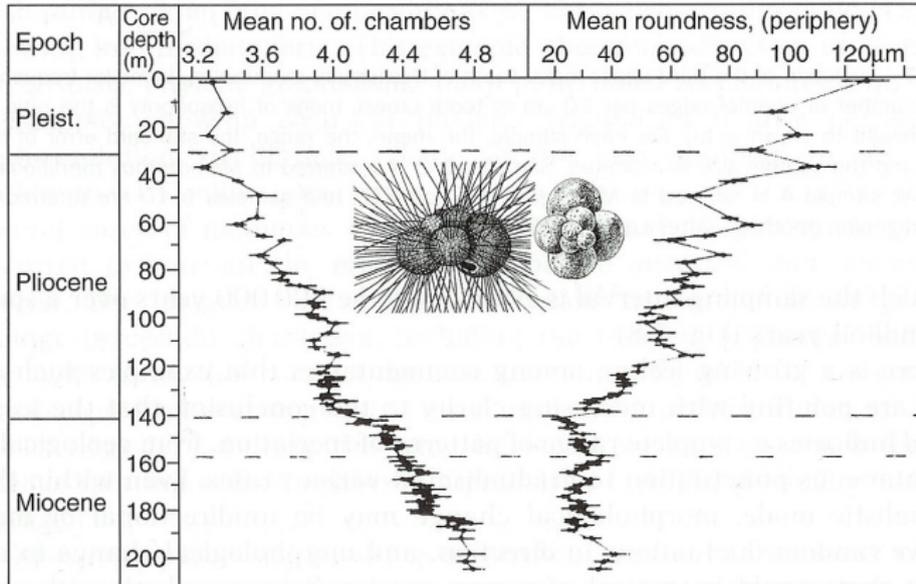
- 1 La sélection naturelle agit exclusivement sur les organismes (pilier de la **nature des agents et du mode d'opération**)
- 2 La sélection naturelle suffit à expliquer l'apparition de nouvelles espèces (**efficacité de la sélection**)
- 3 La sélection au niveau des organismes, de génération en génération (**micro-évolution**), suffit à « engendrer, par accumulation, toute la gamme du changement morphologique et de la diversité taxonomique » (Gould [2]) et à expliquer l'histoire évolutive du vivant (**champ d'applicabilité de la sélection**).

Deuxième partie II

Des « équilibres ponctuels » à la sélection hiérarchique

Évolution graduelle

L'espèce change sans se scinder : évolution **anagénétique**.



Evolution of the foraminiferan *Globorotalia conoidea* in the Deep Sea Drilling Project core DSDP 284. (After Malmgren and Kennett 1981.)

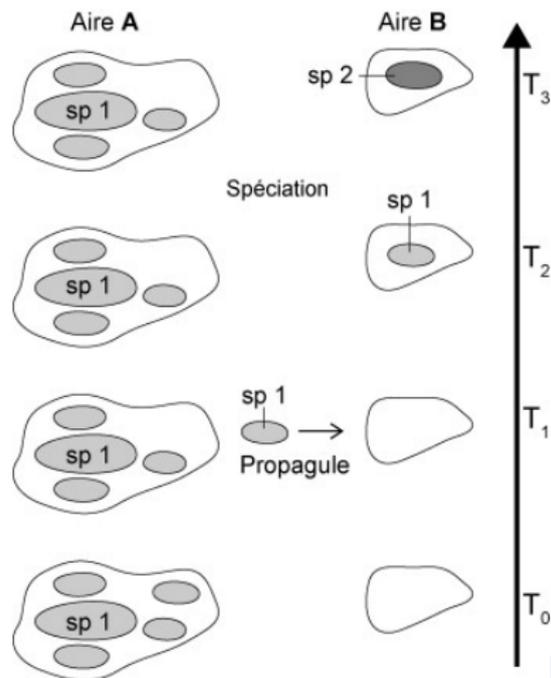
T.S. Kemp, *Fossils & Evolution*. Oxford, 1999

Le modèle de la spéciation allopatrique

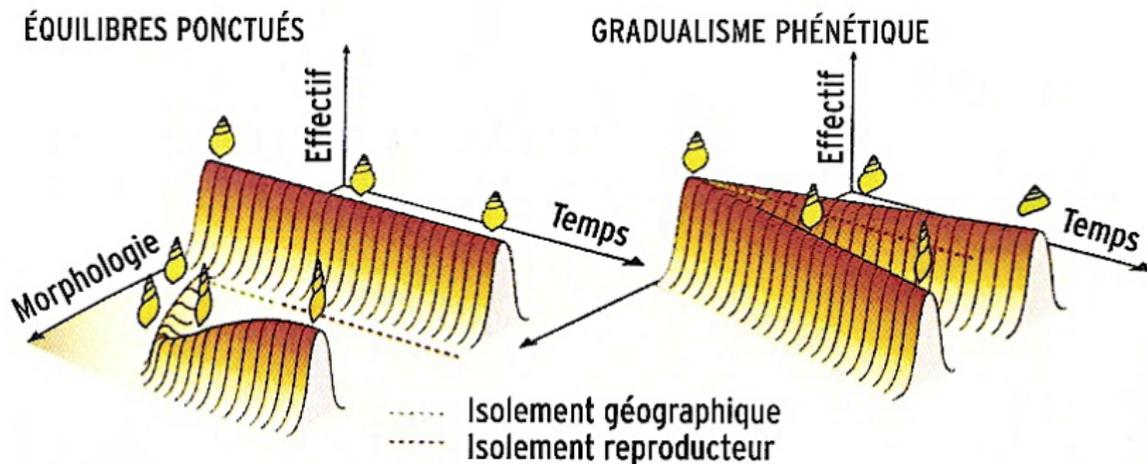
Spéciation

Apparition d'une nouvelle espèce à partir d'une espèce-mère, scission d'une espèce en deux espèces-filles ;

- Le modèle classique en biologie : la **spéciation allopatrique** ;
- La **durée** de la spéciation (quelques générations) est biologiquement (et humainement) lente, mais géologiquement rapide.



F. Cecca, *C. R. Palevol* 8 (2-3), 2009



Equilibres ponctués et gradualisme phylétique : deux modèles d'évolution.

Le modèle des équilibres ponctués

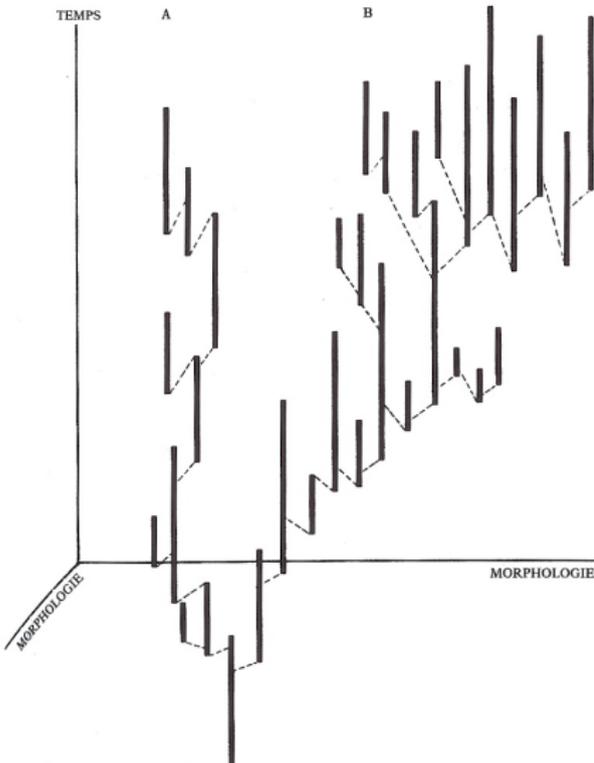
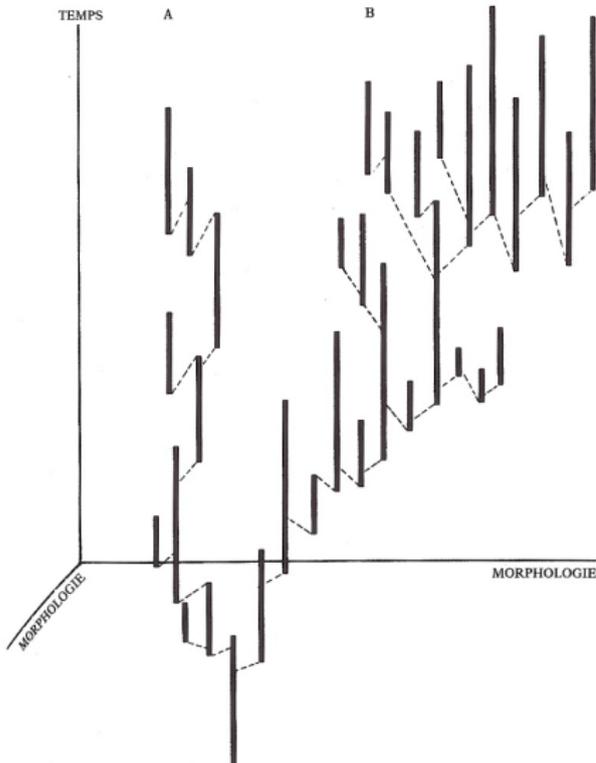


Figure 8-3 Diagramme dépeignant l'équilibre ponctué, tel qu'il a été pour la première fois publié dans Eldredge et Gould, 1972.

Eldredge & Gould, 1972

Sur la base du registre fossile de différents groupes, Niles Eldredge et Stephen Jay Gould proposent un schéma nouveau.

Le modèle des équilibres ponctués



- Une espèce apparaît en un temps géologiquement court (« ponctuation ») ;

Figure 8-3 Diagramme dépeignant l'équilibre ponctué, tel qu'il a été pour la première fois publié dans Eldredge et Gould, 1972.

Le modèle des équilibres ponctués

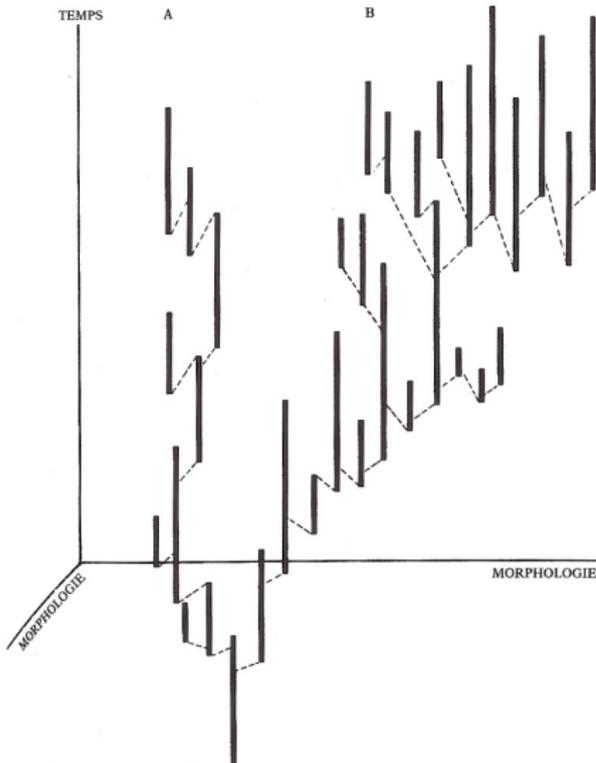


Figure 8-3 Diagramme dépeignant l'équilibre ponctué, tel qu'il a été pour la première fois publié dans Eldredge et Gould, 1972.

- Une espèce apparaît en un temps géologiquement court (« ponctuation ») ;
- une fois apparue, la nouvelle espèce reste inchangée (« stase »), puis s'éteint. La stase est beaucoup plus longue que l'épisode de spéciation ;

Le modèle des équilibres ponctués

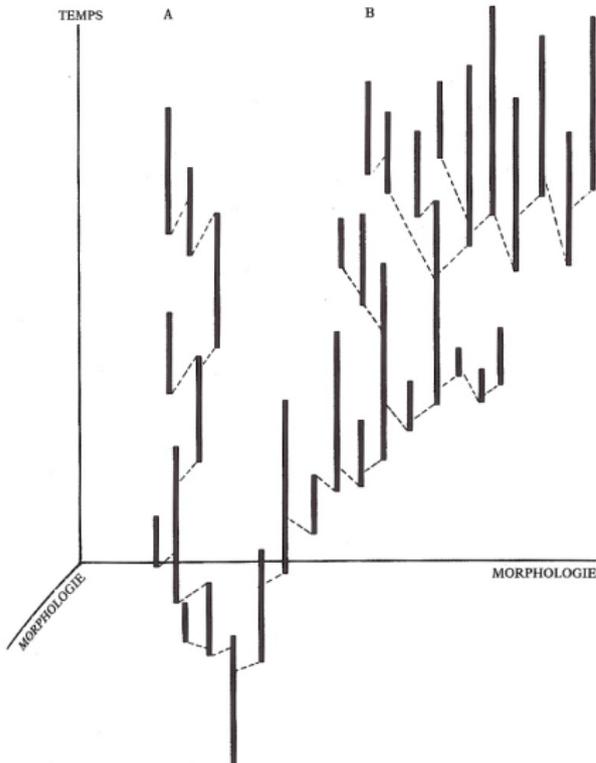


Figure 8-3 Diagramme dépeignant l'équilibre ponctué, tel qu'il a été pour la première fois publié dans Eldredge et Gould, 1972.

- Une espèce apparaît en un temps géologiquement court (« ponctuation ») ;
- une fois apparue, la nouvelle espèce reste inchangée (« stase »), puis s'éteint. La stase est beaucoup plus longue que l'épisode de spéciation ;
- La spéciation ponctuée est un phénomène de cladogenèse et de diversification.

Le modèle des équilibres ponctués

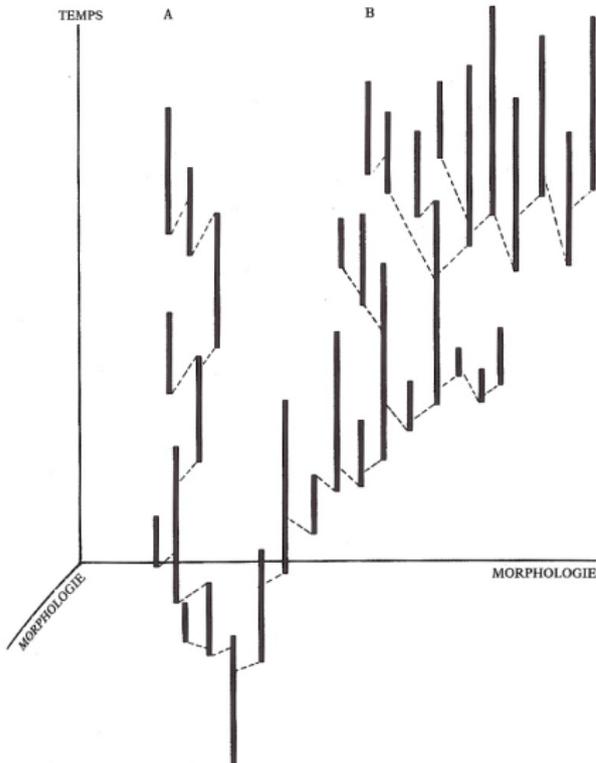
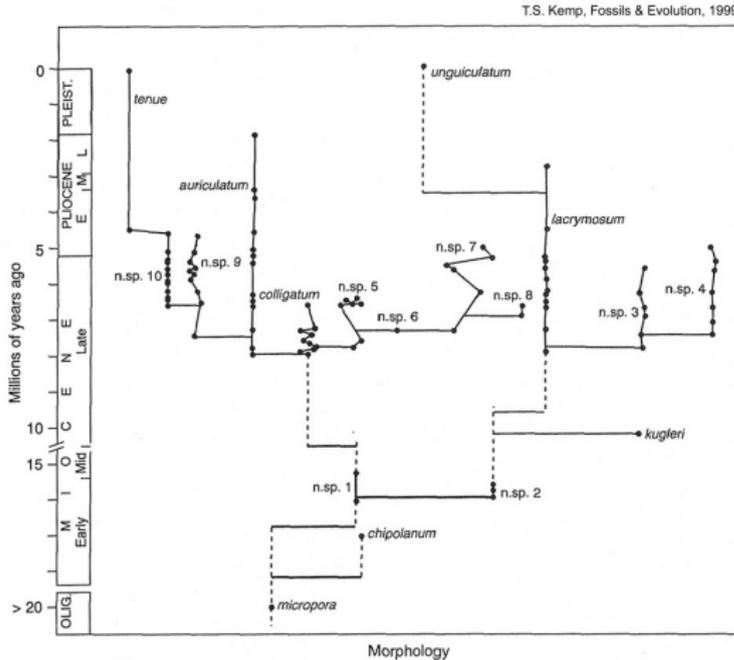


Figure 8-3 Diagramme dépeignant l'équilibre ponctué, tel qu'il a été pour la première fois publié dans Eldredge et Gould, 1972.

Cette interprétation s'appuie sur une transposition directe du modèle de la spéciation allopatric au registre fossile.

Exemple « d'équilibres ponctués »



Un cas exemplaire : les bryozoaires *Metrarabdotos* (Cheetham, 1998)

Stase évolutive et échelle d'observation

S. J. Gould, La structure de la théorie de l'évolution.
Gallimard, 2006



La stase ne signifie pas qu'il y ait une stabilité absolue ; elle consiste plutôt en une fluctuation sans direction particulière, qui ne dépasse généralement pas les limites de la variation géographique observable au sein des espèces similaires, et, en particulier, ne tend pas à se produire de façon privilégiée dans une direction donnée, c'est-à-dire surtout en direction de la morphologie modale des espèces descendantes. Cette figure montre que, lorsqu'on regarde un petit segment de la stase géologique d'une espèce avec un fort grossissement, de telle sorte qu'on peut apercevoir le changement évolutif à l'échelle des générations, les fluctuations naturelles au sein des populations locales deviennent mieux visibles, tout en ne dépassant pas les limites de la stase au sein de l'espèce, lorsqu'on les examine, comme il convient, à l'échelle des temps géologiques.

Vitesse des spéciations et stase

- Les spéciations « ponctuées » à l'échelle des temps géologiques peuvent représenter plusieurs centaines ou milliers d'années ;
- On ne peut plus les considérer comme des artefacts dus à une absence de sédimentation ;
- Une spéciation « graduelle » serait invisible à l'échelle de temps humaine ou même historique ;
- Reste à expliquer les mécanismes de maintien de la stase, laquelle représente 50 à 100 fois plus de temps que la spéciation.

Schéma théorique de sélection entre espèces

- Exemple hypothétique de sélection entre espèce fondé sur des traits appartenant à l'espèce entière et non à des « avatars » de celle-ci ;

La structure de la théorie de l'évolution

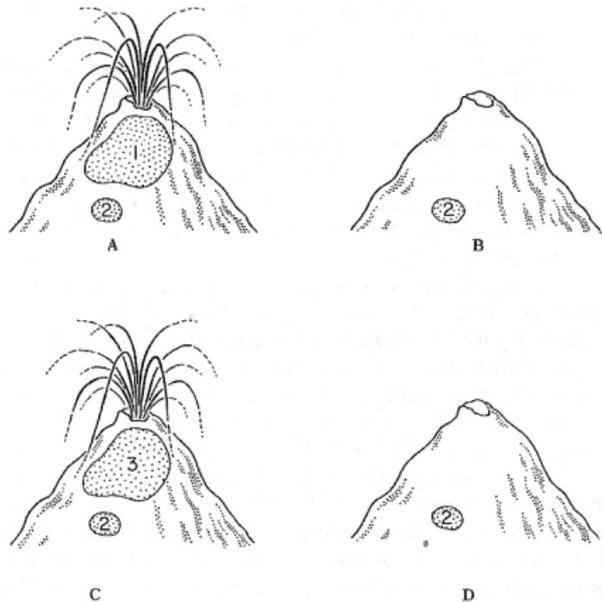
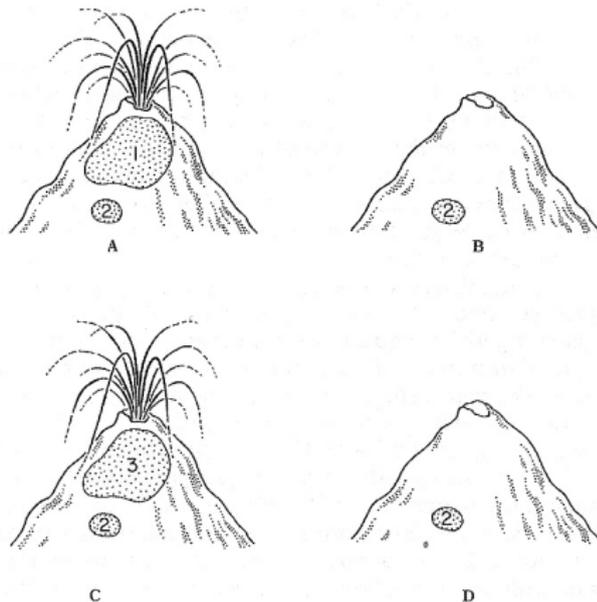


Schéma théorique de sélection entre espèces

- Exemple hypothétique de sélection entre espèce fondé sur des traits appartenant à l'espèce entière et non à des « avatars » de celle-ci ;
- L'espèce 2 survit grâce à sa capacité de dispersion sur les différentes îles, même si toutes les autres espèces la dépassent par leurs effectifs, sur toutes les îles où elles figurent ensemble.

La structure de la théorie de l'évolution



Un exemple réel possible

Les Antilopes d'Afrique (E. Vrba, 1980)

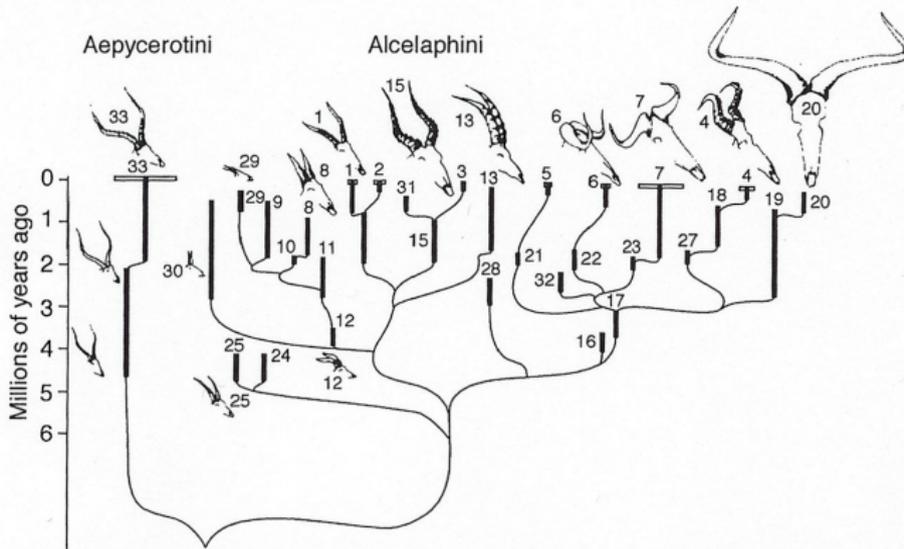


Fig. 7.10 The phylogeny of Plio-Pleistocene bovids of Africa. Each number refers to one species. (After Vrba 1980.)

T. S. Kemp, Fossils & Evolution, 1999

L'expansion de la théorie darwinienne

S. J. Gould, *in* R.T. Bakker 1985

« Nous avons besoin d'une version élargie de la théorie de Darwin pour expliquer comment opère la sélection naturelle, non seulement sur les organismes, mais aussi sur une hiérarchie d'unités soumises à la sélection – gènes, organismes, populations locales et espèces. »

Troisième partie III

La « réserve évolutive » : exaptations et expansions structurales

Quand une structure change de rôle

Gould & Vrba, 1982

S. J. Gould et E. Vrba proposent le terme **d'exaptation** pour définir *des adaptations édifiées à partir de structures apparues chez un ancêtre, soit fortuitement, soit en tant qu'adaptation à des fonctions différentes*
⇒ **changement imprévu de fonction.**

Exemple :

La **plume**, outil de régulation thermique réorienté pour le vol chez les oiseaux.



中国地质大学 北京
Reconstructed by Qiu Ji & Xing Lida

L'exaptation des cristallines

TABLE 1. Lens Crystallins^a

Distribution	Crystallin	(Related) or <i>identical</i>
All vertebrates	α β - γ	<i>Small heat shock protein; chaperonin</i> (Microbial stress proteins)
Birds and reptiles	δ ϵ	<i>Argininosuccinate lyase</i> <i>Lactate dehydrogenase B</i>
Some mammals	ζ η λ μ	(Alcohol dehydrogenase; quinone reductase) <i>Cytoplasmic aldehyde dehydrogenase</i> (Hydroxyl CoA dehydrogenase) (Ornithine cyclodeaminase)
Frogs	ρ	(NADPH-dependent reductases)
Many vertebrates	τ	<i>α-enolase</i>
Cephalopods	S Ω	(Glutathione S-transferase) (Aldehyde dehydrogenase)
Jellyfish	J	?

^aAdapted from Piatigorsky and Wistow (1991). The reference for μ -crystallin is Kim et al. (1992). Other references can be found in text and reviews (Wistow and Piatigorsky, 1988; Piatigorsky and Wistow, 1989; de Jong et al., 1989; Bloemendal and de Jong, 1991).

Des protéines variées, ayant d'autres fonctions dans d'autres organes/tissus, ont été « recrutées » dans le cristallin, de part leur propriété commune de transparence.

Le tableau des aptations

Processus sélectif	Trait	Usage
La sélection naturelle façonne le caractère pour son usage actuel : adaptation	Adaptation	Fonction
Un caractère antérieurement façonné par la sélection naturelle pour une fonction particulière (une adaptation) est coopté pour un nouvel usage : exaptation	Exaptation	Effet
Un caractère dont l'apparition ne peut pas être attribué à l'action directe de la sélection naturelle (une non-aptation) est coopté pour un usage actuel : cooptation	Exaptation	Effet

S. J. Gould, *La structure de la théorie de l'évolution*, 2006, p. 1723

Les pendentifs de Saint Marc (1979)

Les **pendentifs** du dôme de Saint-Marc, à Venise : métaphore de Gould et Lewontin pour critiquer le « pan-adaptationnisme » de la théorie synthétique de l'évolution.



S. J. Gould & R. Lewontin (1979)
*The spandrels of San Marco and the
Panglossian paradigm : a critique of the
adaptationist program,*
Proc. R. Soc. London B 205.

Les pendentifs de Saint Marc (1979)

- Toutes les caractéristiques des êtres vivants ne sont pas des adaptations ;
- Certaines sont des conséquences obligatoires du développement d'autres traits de l'organisme ;
- Ces **expansions structurales** peuvent « servir » au développement de nouvelles adaptations.



S. J. Gould & R. Lewontin (1979)
*The spandrels of San Marco and the
Panglossian paradigm : a critique of the
adaptationist program,*
Proc. R. Soc. London B 205.

Les pendentifs de Saint Marc (1979)

Les **expansions structurales** augmentent l'**évolutivité** des organismes, en alimentant une **réserve exaptative**.



S. J. Gould & R. Lewontin (1979)
*The spandrels of San Marco and the
Panglossian paradigm : a critique of the
adaptationist program,*
Proc. R. Soc. London B 205.

Expansion structurale

Exemple (S. J. Gould, 2002)

La coloration (caractère sexuel secondaire) de la bosse musculéuse des *Megaloceros* (conséquence d'un allongement adaptatif des apophyses vertébrales).



Megaloceros peints sur les parois de la grotte de Cougnac, Lot.

L'évolution, processus contingent



- L'évolution, c'est souvent du « bricolage » et du recyclage. . .

L'évolution, processus contingent



恐龍 鄭立志 复原
Reconstructed by Qiu Ji & Xing Lida

- L'évolution, c'est souvent du « bricolage » et du recyclage. . .
- avec les traits préexistants, opportunités et/ou canalisations des possibilités ;

L'évolution, processus contingent



- L'évolution, c'est souvent du « bricolage » et du recyclage . . .
- avec les traits préexistants, opportunités et/ou canalisations des possibilités ;
- l'évolution d'une espèce ou d'une structure dépend de toute son histoire précédente ;

L'évolution, processus contingent

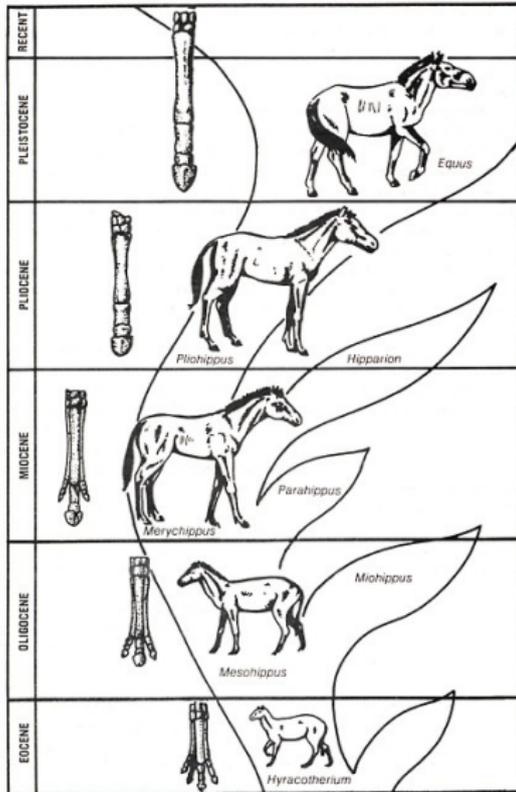


- L'évolution, c'est souvent du « bricolage » et du recyclage . . .
- avec les traits préexistants, opportunités et/ou canalisations des possibilités ;
- l'évolution d'une espèce ou d'une structure dépend de toute son histoire précédente ;
- Expansions structurales, non-adaptations, caractéristiques « neutres » . . . entretiennent la « réserve évolutive ».

Quatrième partie IV

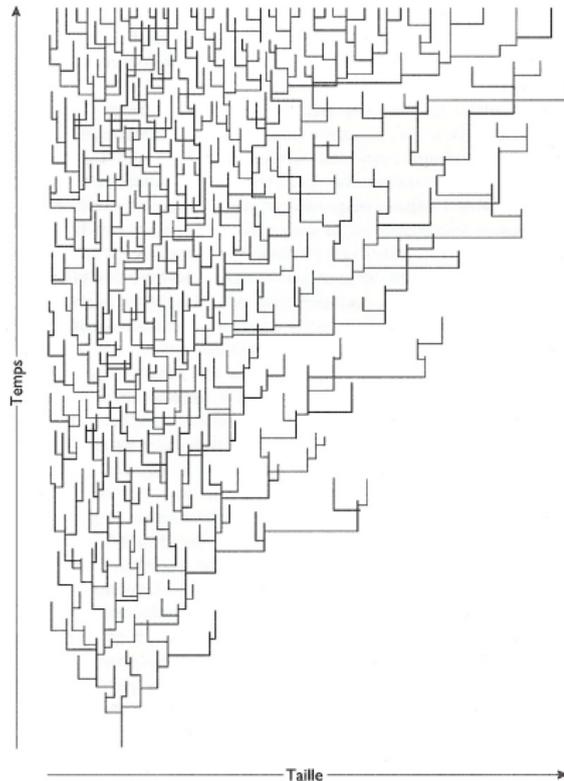
L'évolution, le hasard et l'histoire

Notion de « tendances évolutives »



L'évolution des équidés, longtemps exemple type de la **loi de Cope** :
tendance à l'augmentation de taille des espèces d'un groupe au cours du temps.

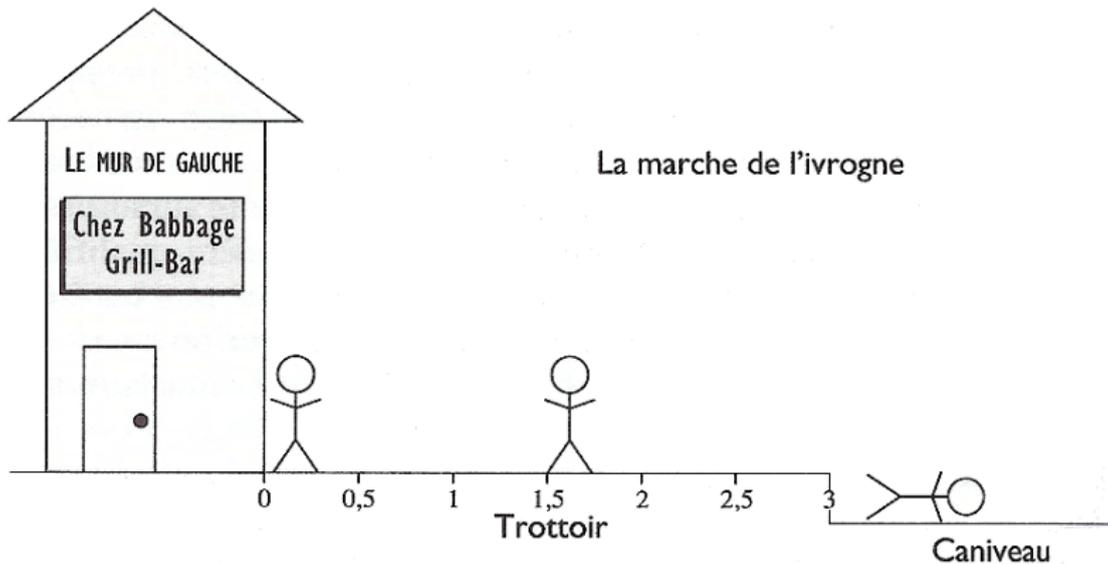
Tendances « forcées »



L'accroissement de la taille des valeurs moyennes et extrêmes lors d'une séquence de branchements évolutifs tient uniquement au fait que les espèces fondatrices naissent au voisinage du mur de gauche de la taille minimale.

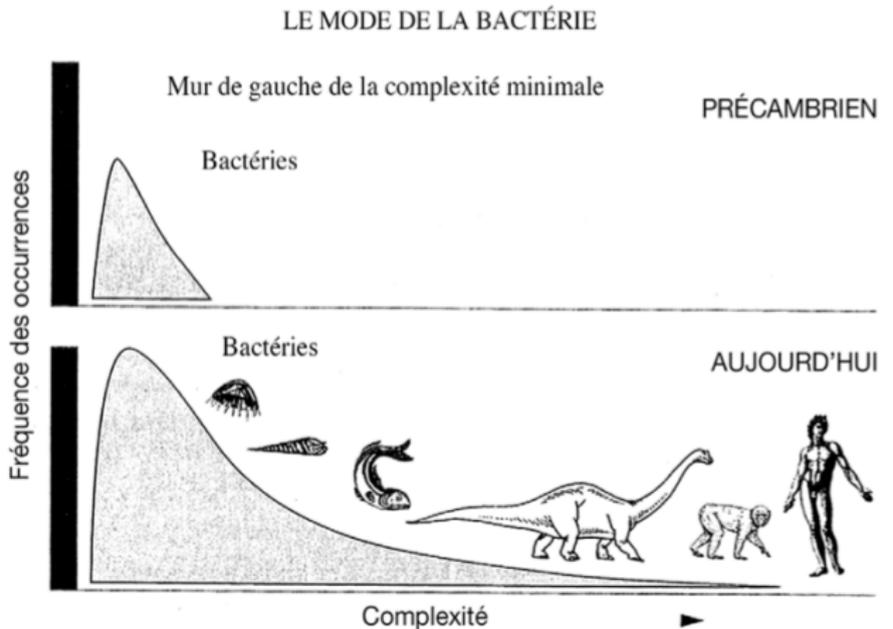
S. J. Gould, *L'éventail du vivant*, 1996.

Tendances « forcées »



S. J. Gould, *L'éventail du vivant*, 1996.

Le « mode bactérien » de la vie terrestre



S. J. Gould, *L'éventail du vivant*, 1996.

Convergence et parallélisme

Parallélisme

« une contrainte positive profonde due à une homologie particulière dans des processus générateurs sous-jacents » (Gould [2], p. 122)

Convergence et parallélisme

Parallélisme

« une contrainte positive profonde due à une homologie particulière dans des processus générateurs sous-jacents » (Gould [2], p. 122)

Convergence

phénomène « se situant à l'opposé, car engendré par les forces externes de la sélection naturelle agissant sur un substrat interne malléable qui n'impose aucune contrainte » (Gould [2], p. 122)

Convergence et parallélisme

Parallélisme

« une contrainte positive profonde due à une homologie particulière dans des processus générateurs sous-jacents » (Gould [2], p. 122)

Convergence

phénomène « se situant à l'opposé, car engendré par les forces externes de la sélection naturelle agissant sur un substrat interne malléable qui n'impose aucune contrainte » (Gould [2], p. 122)

- Une évolution parallèle provient du **partage de mécanismes développementaux communs** (homologues), « contraignant de l'intérieur » une similitude de forme ;

Convergence et parallélisme

Parallélisme

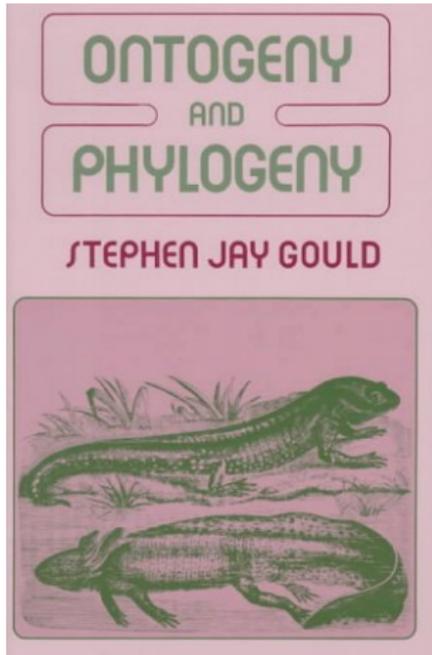
« une contrainte positive profonde due à une homologie particulière dans des processus générateurs sous-jacents » (Gould [2], p. 122)

Convergence

phénomène « se situant à l'opposé, car engendré par les forces externes de la sélection naturelle agissant sur un substrat interne malléable qui n'impose aucune contrainte » (Gould [2], p. 122)

- Une évolution parallèle provient du **partage de mécanismes développementaux communs** (homologues), « contraignant de l'intérieur » une similitude de forme ;
- La convergence signe **l'adaptation à une même « pression externe »** exercée par l'environnement.

Gould, pionnier de « l'évo-dévo »



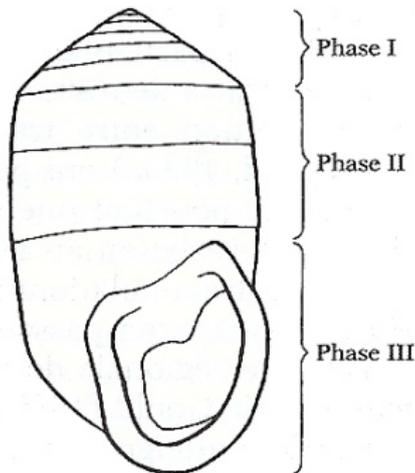
Gould, 1977

Évo-dévo

Étude de l'évolution du développement des organismes, par la combinaison de l'identification des gènes du développement, de l'étude de leur expression et de la reconstruction phylogénétique.

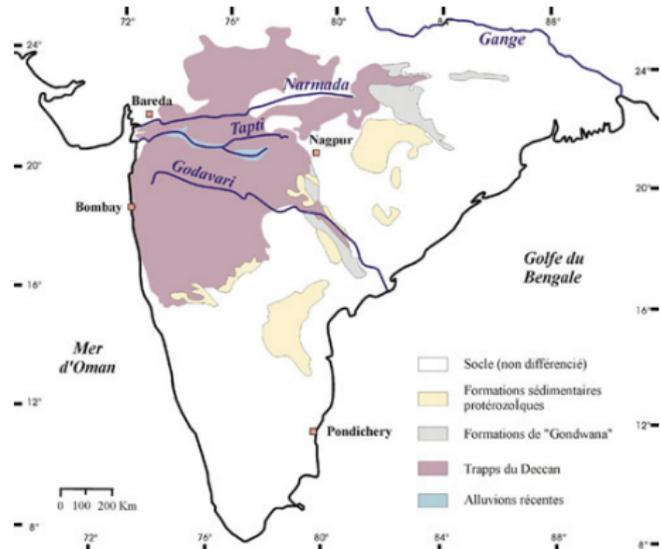
- Les Métazoaires partagent des « circuits » de régulation génétiques du développement ;
- Ces « homologies profondes » constituent une **canalisation** aux trajectoires d'évolution possibles.

La défense de D'Arcy Thompson



Les trois phases classiques de la **croissance allométrique** de *Cerion*, responsables des changements de formes considérables chez l'adulte en conséquence de petites modifications survenues très tôt au cours du développement.

Événements géologiques et extinctions



Cinquième partie V

Conclusions

La théorie darwinienne complétée



Chevet gothique du XIV^e S...

Le Duomo de Milan

- Une structure de base conservée et contraignante ;

La théorie darwinienne complétée



façade baroque XVI^e S...

Le Duomo de Milan

- Une structure de base conservée et contraignante ;
- une diversification postérieure. . .

La théorie darwinienne complétée



clochetons surajoutés. . .

Le Duomo de Milan

- Une structure de base conservée et contraignante ;
- une diversification postérieure. . .
- une « entité nouvelle, définie par les grandes lignes de son histoire ».

La théorie darwinienne complétée



clochetons surajoutés. . .

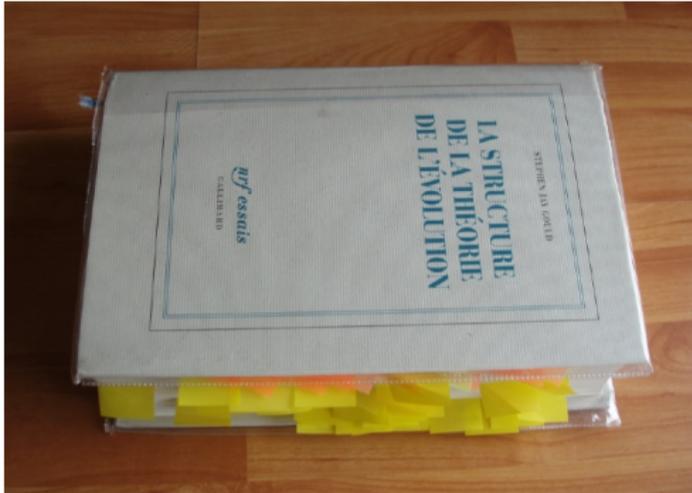
Une métaphore de la théorie de l'Évolution !

Le Duomo de Milan

- Une structure de base conservée et contraignante ;
- une diversification postérieure. . .
- une « entité nouvelle, définie par les grandes lignes de son histoire ».

Conclusion

Merci de votre attention !



Références bibliographiques

-  Darwin C., *L'Origine des espèces*, 1859
-  Gould S.-J., *La structure de la théorie de l'évolution*. NRF Gallimard, 2006
-  *Comptes Rendus Palevol*, vol. 2, n° 6-7, 2003
-  The unofficial Stephen Jay Gould Archive
-  Langlois C., *La structure de la théorie de l'évolution, de Stephen Jay Gould*, Biologie-Géologie n°4, 2007

