



HAL
open science

Continuités et discontinuités des mécanismes de la variation dans L'origine des espèces (1859)

Pascal Charbonnat

► **To cite this version:**

Pascal Charbonnat. Continuités et discontinuités des mécanismes de la variation dans L'origine des espèces (1859). Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution, Syllepse, pp.265-284, 2009. halshs-00674121

HAL Id: halshs-00674121

<https://shs.hal.science/halshs-00674121>

Submitted on 29 Feb 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**Continuités et discontinuités des mécanismes
de la variation dans *L'Origine des espèces* (1859)**

Pascal CHARBONNAT

Deux conceptions des rythmes de l'évolution s'opposent depuis plusieurs décennies. D'un côté, l'approche traditionnelle, formulée initialement par Charles Darwin (1809-1882) et prolongée par la théorie synthétique d'Ernst Mayr (1904-2005), considère que les mécanismes de la variation produisent des différences légères et régulières, sélectionnées de façon continue au cours du temps. De l'autre côté, le courant ponctualiste, représenté par la théorie des équilibres ponctués de Stephen Jay Gould (1941-2002) et de Niles Eldredge (1943-)¹, explique que le registre fossile est constitué majoritairement par des écarts morphologiques irréguliers, d'amplitudes et de fréquences inégales, à travers des spéciations ou des extinctions. L'opposition se noue sur la quantité de variations, apparaissant au fil des générations pour une espèce donnée, entre les caractères de l'ascendant (Ca) et ceux du descendant (Cd), c'est-à-dire sur le rapport entre les différentiels successifs de variations.

Pour une génération, on appellera Δvd cette quantité de variations du descendant, avec $\Delta vd = Ca - Cd$; et $\sum \Delta vdi$ pour une suite donnée de générations, avec $\sum \Delta vdi = (\Delta vd1, \Delta vd2, \dots, \Delta vdn)$. Ces formalismes ne peuvent pas concerner le processus du changement génétique (« process »), mais seulement les formes constatées dans les fossiles ou les êtres vivants (« pattern »). En effet, la quantité de variations dont il est question ici ne renvoie qu'aux observations qu'un Darwin pouvait faire sur les caractères des individus domestiques, sauvages ou fossilisés.

1. Formulée initialement dans un article intitulé « Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism » (Gould & Eldredge 1972).

On pourrait qualifier de continuistes ceux pour qui cette quantité de variations est, en règle générale, stable et du même ordre de grandeur pour tout nouvel individu d'une lignée quelconque ($\Delta vd1 \approx \Delta vd2 \approx \dots \approx \Delta vdn$). Darwin n'est pas le seul naturaliste à avoir défendu cette conception, que l'on peut trouver également chez Lyell, mais il lui a donné une importance particulière en fondant sur elle la possibilité de variations naturelles non dirigées. À l'inverse, les discontinuistes seraient ceux pour qui cette quantité est variable et inégale dans le temps, donnant lieu à de longues périodes de faibles changements ou de quasi stabilité, et à de courtes périodes de variations importantes ($\Delta vd1 \neq \Delta vd2 \neq \dots \neq \Delta vdn$). Par exemple, chez Eldredge & Gould (1972 : 84), la temporalité de la vie, ou « l'histoire de l'évolution » (sous l'angle du « pattern »), est conçue comme une alternance de phases longues d'équilibre et d'événements rapides de spéciation, par différents mécanismes d'isolement. Ce modèle de spéciation implique de substituer au continuisme darwinien (« *The transformation is even and slow* », *ibid.* : 89) l'idée de changements importants et ponctuels entre un groupe d'ascendants et un sous-groupe de descendants, c'est-à-dire l'idée de quantités de variation très inégales, se manifestant par des coupures dans les archives paléontologiques (« *New species develop rapidly* », *ibid.* : 96). Comme ils le disent dans la conclusion de leur article, la norme pour les êtres vivants n'est pas la variation faible et permanente, mais au contraire la stabilité entrecoupée par des variations rares et fortes (*ibid.* : 115).

Toutefois, l'opposition entre le continuisme darwinien et le discontinuisme gouldien n'est pas une querelle entre un gradualisme absolu, qui méconnaîtrait les coupures entre les caractères des différentes espèces à un moment donné, et un saltationnisme tout aussi rigide, qui verrait les nouvelles espèces surgir brusquement sans une accumulation successive de variations. En réalité, le désaccord repose sur l'appréciation de l'allure de la série des variations. La conception continuiste considère que le rapport de la sélection naturelle avec le mécanisme de la variation biologique produit de véritables discontinuités entre les espèces avec le temps. Pour la conception discontinuiste, les bouleversements environnementaux, conduisant à isoler certaines populations, commandent le rythme des variations en produisant des effets chez les descendants en situation d'isolement. Il y a donc une inégalité entre le nombre des générations et l'ampleur des variations, puisque tous les descendants ne sont pas affectés de la même manière par l'environnement, et par conséquent ne varient pas dans les mêmes proportions. Un rapport discontinu entre la modification des caractères et la succession des individus sous-tend leur généalogie, qui ne cesse

pas d'être une accumulation de variations quantitatives, même si celle-ci ne concerne que des sous-populations et durant des périodes brèves. Le discontinuisme ici n'est pas un saltationnisme car la nouveauté ne survient pas à partir de rien, et ne consiste pas en un saut qualitatif; elle est toujours le produit d'une variation proportionnée à l'état antérieur.

Ce n'est donc pas l'idée d'une progression quantitative de variations qui sépare les deux conceptions. La divergence se situe dans les rapports et les proportions inhérents à cette suite de modifications. Pour les continuistes, la somme des variations rapportée au nombre de générations, pour une période et un groupe donnés, correspond à une constante de quantité de variations, k_n , valable pour chaque terme de la suite (avec $k_n = \sum \Delta v_{di}/n$). Pour les autres, aucune inférence sur la nature des variations à l'échelle d'une génération ne peut être tirée de ce rapport, qui ne donne que la moyenne des écarts entre les variations ($\mu = \sum \Delta v_{di}/n$).

Pour comprendre le fondement de ce désaccord et en préciser les enjeux épistémologiques, je voudrais interroger les racines de la position continuiste, avant que la génétique et la biologie moléculaire ne viennent la renforcer. En effet, Darwin se fonde avec constance sur une certaine idée de la continuité tout au long des différentes éditions de *L'Origine des espèces*. Il semble qu'elle soit pour lui à la fois un principe *a priori*, lorsqu'il se justifie de nombreuses reprises par un adage («*canon*» en anglais) de l'histoire naturelle du 18^e siècle: «La nature ne fait pas de saut», et une induction établie à partir de ses observations minutieuses de la diversité des êtres vivants. Dans la mesure où Darwin ignore les mécanismes génétiques de la variation, il nous offre un point de vue unique pour étudier les justifications de la conception continuiste: comment l'idée d'égalité des variations s'insère-t-elle dans le dispositif théorique de l'évolution des espèces énoncé en 1859? L'origine, les caractères et la fonction de cette idée, alors même que les mécanismes biologiques de la variation sont inconnus, permettent d'éclairer les enjeux actuels de la discussion entre le ponctualisme et la théorie synthétique. Il convient ainsi, en premier lieu, de déterminer la formulation exacte du continuisme exprimé par Darwin dans *L'Origine des espèces*, avant de savoir à quel héritage intellectuel renvoie cette idée, qui n'est pas apparue subitement dans le cheminement darwinien, pour enfin expliquer sa fonction précise dans la théorie de l'évolution naissante.

1 – Quantités de variations et variabilités

Si le principe continuiste se manifeste sous diverses formes dans le texte de *L'Origine des espèces*, il demeure une idée invariable qu'aucune

des éditions postérieures à 1859 ne remettra en cause ou n'infléchira. La question de ses formulations précises est importante, car il s'agit d'évaluer dans ce principe ce qui relève d'une certaine conception présumée du savoir et ce qui tient d'une induction permise par un contenu empirique. Cela revient à rechercher l'ensemble des motifs utilisés par Darwin pour soutenir l'idée d'une quantité stable de variations, aussi bien dans la nature en général que dans la reproduction en particulier. On observe ainsi quatre types d'usage du principe continuiste dans *L'Origine des espèces*, correspondant à autant de manifestations d'une seule loi. Il est très probable que d'autres usages soient présents dans le reste de l'œuvre de Darwin.

Le premier type d'énoncé continuiste concerne le mécanisme de la variation à l'échelle individuelle. Darwin avoue son ignorance des causes de la variation et des lois qui pourraient expliquer l'apparition de différences entre l'ascendant et le descendant. Mais il est certain qu'un même ensemble de lois est responsable de toutes les différences observées entre les êtres, qu'elles soient faibles comme dans le cas de variétés voisines, ou importantes s'agissant d'espèces nettement distinctes. Cette unité des causes de la variation l'amène alors à supposer que sa marche est toujours très lente, c'est-à-dire que son amplitude est insensible d'une génération à l'autre pour un observateur non averti. En effet, si la variation individuelle dépendait de causes multiples et variés, relevant aussi bien de l'organisme que des conditions extérieures, alors on serait en droit d'attendre des écarts tout aussi irréguliers entre l'ascendant et ses descendants; il y aurait ainsi pour une même période, en fonction de la conjonction de ces causes diverses, une diversité de rapports de ressemblances et de dissemblances avec le parent.

Mais l'observation attentive des quantités de variations entre les générations démontre que cette diversité n'existe pas. Le travail des éleveurs indique que seules des variations légères apparaissent à chaque chaînon de la succession généalogique. Aucune descendance ne vient au monde avec des caractères qui l'éloignent radicalement de ses parents. La reproduction ne joue que sur des quantités infimes de variation, dont elle peut multiplier les formes dans une population, sans jamais pouvoir modifier le périmètre de leurs extensions. À l'échelle d'une génération, la qualité ou le contenu de la variation peut donc différer d'un descendant à l'autre, mais toujours selon une quantité proche, sinon égale ($\Delta v d 1 \alpha \approx \Delta v d 1 \beta \approx \dots \approx \Delta v d 1 \omega$; $C d 1 \alpha \neq C d 1 \beta \neq \dots \neq C d 1 \omega$).

D'autres usages, liés au mécanisme de la variation à l'échelle individuelle, découlent de ce premier type d'usage effectué par Darwin. Il s'agit d'abord des hybrides et de leur degré de fécondité, pour lesquels

une loi se dessine à partir de l'expérience sans qu'il soit possible d'en saisir la source véritable. Darwin affirme l'existence d'une gradation des divers degrés de fertilité pour des croisements réalisés entre des espèces distinctes et pour leurs hybrides. Il en conclut que le croisement de formes légèrement différentes favorise la vigueur et la fertilité de leur descendance, alors que le croisement de formes éloignées conduit à la mort de l'embryon ou à la stérilité. Un autre référence continuiste, concernant les conditions d'existence des individus, vient renforcer cette loi : des changements trop importants dans les conditions de vie sont nuisibles à la fertilité, tandis que de légères modifications sont avantageuses. Ainsi, un double usage du principe continuiste, à l'échelle individuelle, donne la loi des rapports entre les hybrides. Le succès des formes issues de faibles variations dans les croisements et/ou dans les conditions d'existence vérifie empiriquement ce principe.

Darwin procède à un constat similaire en embryologie. Les ressemblances entre les parties du corps d'un embryon ou celles entre des embryons d'espèces variées s'expliquent par le fait que les différences organiques apparaissent à un âge relativement tardif, durant lequel les légères variations par rapport à l'ascendant se manifestent et deviennent héréditaires. Autrement dit, les ressemblances observées en embryologie sont l'indice d'une continuité dans la durée même de l'existence d'un individu ; à ses premiers instants, sa communauté généalogique est encore la plus visible, mais elle tend à s'effacer progressivement avec la maturité. Le développement d'un individu correspond ainsi à une suite de variations dans le temps, dans laquelle chaque étape du processus de conformation organique est un degré de différenciation vis-à-vis de ses ancêtres.

Lorsque Darwin utilise le principe continuiste dans le concept de sélection naturelle, il l'emploie d'une façon distincte de ces premiers types d'usage qui renvoient à la variation individuelle. La seconde grande catégorie d'usages concerne la tendance à la destruction continue des caractères les moins bien adaptés et à la conservation réciproque des meilleurs. La série des variations légères est considérée du point de vue d'une économie générale de la nature, avec les individus qui en profitent et ceux qui en pâtissent. Le continuisme s'y manifeste non plus à l'échelle du rapport entre l'ascendant et le descendant, mais à celle du réseau interindividuel et interspécifique se déployant dans le temps.

Le processus de sélection naturelle, qui ne doit pas être confondu avec la série des variations individuelles, opère lui aussi avec lenteur selon deux modalités. Il agit d'abord sur ces variations en préservant ou en anéantissant certaines d'entre elles, à la condition qu'elles représentent

un avantage ou un inconvénient pour leur possesseur. Cela signifie que, pour une période donnée, la sélection ne se produit que pour un nombre limité de formes ; en effet, la variation n'est pas systématique et elle ne donne pas forcément lieu à un avantage ou à un inconvénient qui pourra être trié. D'autre part, la sélection naturelle avance à petits pas, sans jamais causer de déséquilibres dans le réseau interindividuel, c'est-à-dire en accumulant de petits avantages et en éliminant de petits inconvénients. Dans l'économie de la nature, les positions acquises à un instant donné sont toujours le fruit d'un faible écart avec le moment précédent.

Darwin définit ainsi la sélection naturelle comme l'articulation de deux phénomènes de continuité. D'abord, pour une période donnée, l'apparition de formes mieux dotées et la disparition des autres ne se réalisent que pour une faible proportion des espèces. Puis, le tri ne s'effectue qu'entre des caractères présentant de légères différences avec leurs devanciers. Une variation individuelle peut donc représenter un avantage (Ava), un inconvénient (Inc) ou être indifférente (Ind) à la position de son porteur dans l'économie de la nature. Dans un cas, elle ne peut pas se transmettre à la génération suivante, alors que dans les deux autres, elle perdure soit en amplifiant le caractère de la variation en cas d'avantage, soit en le laissant inchangé (si $\Delta vd1 = Inc$, alors $\Delta vd1 \rightarrow \emptyset$; si $\Delta vd1 = Ava$, alors $\Delta vd1 \rightarrow \Delta vd2$; si $\Delta vd1 = Ind$, alors $\Delta vd1 \rightarrow \Delta vd1$).

Le troisième type d'énoncé continuiste apparaît justement lorsque Darwin cherche à accorder la variabilité individuelle et la sélection naturelle avec les discontinuités observées dans la nature. Le principe de divergence permet d'expliquer comment des quantités régulières et faibles, à la fois de variations et de caractères sélectionnés, peuvent produire les différences importantes de morphologie et d'organisation entre les espèces, et l'absence d'intermédiaires actuels entre elles. Si la variation individuelle et la sélection naturelle sont considérées dans l'ensemble de la succession généalogique des êtres, alors elles œuvrent à la formation de discontinuités réelles, en creusant toujours un peu plus les modifications continues de chaque instant. L'accumulation de faibles quantités de changement conduit nécessairement à des écarts de plus en plus importants, car la possibilité de cette empilement de variations repose sur l'élimination des degrés intermédiaires. Pour qu'une quantité de variations soit transmise durablement à la descendance, il faut qu'elle constitue un avantage, ce qui implique la disparition des moins aptes. Les discontinuités organiques entre les êtres, à un instant donné, sont une image arrêtée d'une longue succession de modifications légères et partielles.

La divergence est l'occasion pour Darwin de préciser que la variation individuelle considérée dans son ensemble, c'est-à-dire la variabilité des espèces, est fondamentalement inégale. Chaque espèce possède son propre rythme de variations, et les modifications ne s'effectuent pas avec la même ampleur, ni avec la même rapidité. S'il y a bien une quantité équivalente de variations dans une lignée, cette quantité n'est pas égale pour toutes les espèces. Pour une espèce A, on a $\Delta v d_1 \approx \Delta v d_2 \approx \dots \approx \Delta v d_n$, et pour une espèce B, on a $\Delta' v d_1 \approx \Delta' v d_2 \approx \dots \approx \Delta' v d_n$; mais $\sum \Delta v d_i \neq \sum \Delta' v d_i$.

L'inégale variabilité est une idée rendue nécessaire par les discontinuités des archives géologiques. Les fossiles montrent que les changements n'ont pas été les mêmes dans chaque groupe, et que certaines espèces se sont épanouies en même temps que d'autres sont restées stables ou ont disparu. Mais l'inégale variabilité est aussi solidaire du continuisme de la sélection naturelle, qui implique qu'un avantage s'amplifie par de petites variations propres à une espèce, indépendamment des caractères des autres espèces. Les aptitudes intellectuelles de l'homme sont ainsi le résultat d'une série de modifications qui n'ont pas de rapport avec les aptitudes des autres espèces, ce qui permet à Darwin d'envisager une nouvelle psychologie, non plus fonder sur une échelle des perfections mais sur une généalogie des facultés mentales.

Enfin, le quatrième type d'énoncé continuiste se manifeste dans les problèmes de distribution spatiale des espèces, notamment à propos des contraintes que leur impose la succession des formations géologiques. Là aussi, Darwin cherche à expliquer comment les continuités de la variation et de la sélection se combinent avec les discontinuités de l'histoire du globe. Une idée centrale se dégage : il est tout aussi impossible d'accéder aux états intermédiaires de la surface terrestre qu'à ceux des espèces. Personnifiant son discours, Darwin finit même par dire que la nature veillerait à masquer ses formes de transition (Darwin 1992 : 346). Les formations géologiques sont elles aussi traversées par de lents et de légers changements, constamment à l'œuvre, qui finissent par produire après de longues périodes des ruptures dans la superposition des couches. Cela signifie que le mécanisme de la variation des sols est également soumis à un processus long et stable de sédimentation et d'érosion, et que celui-ci conduit à des divergences, à l'instar des êtres vivants, dans les archives géologiques, c'est-à-dire dans les caractères des couches géologiques du présent. La continuité des quantités de variations mène inéluctablement à des formations discontinues, dont les propriétés se séparent d'autant plus que la somme de ces quantités est importante. La différence entre les caractères $Cd\alpha$ et $Cd\beta$ de deux formations (géologiques ou vivantes)

correspond ainsi au rapport des variations qu'elles ont connues depuis une première variation infime, c'est-à-dire depuis un état ancestral commun ($Cd\alpha - Cd\beta = \sum \Delta v d\alpha / \sum \Delta v d\beta$).

Chez Darwin, la liaison forte entre des variations continues dans le temps et des productions discontinues à un instant donné, existe aussi bien en géologie qu'en histoire naturelle. Pour le naturaliste, il y a là une loi universelle qui permet de comprendre comment les contraintes géologiques pèsent sur les espèces et comment celles-ci laissent leur empreinte dans les formations géologiques. La variation géologique étant elle-même graduelle, elle n'agit sur les êtres que de façon continue. Mais tout comme la variation organique et la sélection naturelle, l'accumulation des changements géologiques produit après une certaine durée de grandes séparations, telles que les continents, les barrières, les îles, etc. Les discontinuités dans la distribution spatiale des espèces, pour les vivantes à un moment donné comme pour les fossiles dans les couches, s'expliquent par cette conception générale de la variation qui fait dériver les interruptions d'une somme d'écart infinitésimaux.

Les quatre types d'usage du continuisme, présents dans *L'Origine des espèces*, peuvent être ramenés à deux points de vue essentiels. Les deux premiers usages, relatifs à la variation individuelle et à la sélection naturelle, expriment la nature continuiste de tout changement dans l'ordre du vivant, et la nécessité de penser ses lois selon des quantités stables et faibles. Les deux autres usages, concernant la divergence entre les êtres et leur rapport aux conditions géologiques, tendent à montrer que les discontinuités observées dans la nature sont le résultat de processus continus de modifications. Ces deux perspectives permettent de conclure que le continuisme darwinien ne correspond pas à une droite linéaire, où la quantité des variations serait identique pour toutes choses et pour toutes les époques. Pour pouvoir expliquer les discontinuités du présent par un mouvement cumulatif continu, il faut une fluctuation des quantités de variations dans le temps. Autrement dit, l'inexistence d'une échelle parfaite des formes intermédiaires dans le présent, autant chez les êtres vivants que dans les sols, implique que la variabilité change elle-même, selon les groupes, les lieux et les durées.

Or, la spécificité du continuisme de Darwin réside dans une idée : les modifications de la variabilité sont continues, en passant d'une quantité de variations à une autre suivant des intervalles réguliers et faibles. Si l'on voulait représenter ces fluctuations de la variabilité, pour une espèce ou même pour une formation géologique, on pourrait dessiner un train d'ondes avec une fréquence constante mais d'amplitude modulée. Dire

que les quantités de variations sont stables dans le temps ($\Delta v d_1 \approx \Delta v d_2 \approx \dots \approx \Delta v d_n$) est une approximation de la forme du continuisme darwinien. En fait, l'égalité des intervalles se situe dans la différence de variabilité d'une forme ascendante à une forme descendante, c'est-à-dire dans les passages d'une amplitude de quantités de variations à une autre. On peut donc considérer que, d'une génération à l'autre, les quantités de variations tendent à être ou bien égales, ou bien très proches ($\Delta v d_i / \Delta v d_{i+1} \rightarrow 1$), mais que ces légères différences amènent au fil du temps à des degrés de variabilité très éloignés. L'existence d'une constante des quantités de variations ($k_n = \sum \Delta v d_i / n$) est vraie pour une période courte (pour n faible), mais avec le temps (pour n élevé), une constante de la différence de variabilité (K_n) devient plus significative avec $K_n = \sum (\Delta v d_i - \Delta v d_{i+1}) / n$.

Ainsi, se tiennent ensemble toutes les discontinuités et toutes les continuités constatées dans la nature. Le continuisme de Darwin est une mise en adéquation de ces deux ordres de faits, qu'il évoque dans ses notes des années 1830-1840 : « La mort de certaines formes et la succession d'autres (ce qui est déjà presque prouvé – l'éléphant n'a pas laissé de descendant en Europe – *Toxodon* en Amérique du Sud) est absolument nécessaire pour expliquer les genres et les classes. Si les formes éteintes avaient toutes été engendrées dans le présent, alors il y aurait des séries parfaites ou une gradation » (Darwin 1987 : 291).

Pour cette raison, les différents énoncés continuistes de Darwin sont toujours justifiés à la fois par des observations empiriques et par une conception générale de la variation.

2 – Darwin et les continuismes de ses prédécesseurs

Dans le *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, Patrick Tort (1996 : 683) opère une distinction entre le « continuisme » propre à tout transformisme biologique, dont font partie les théories de Lamarck et de Darwin, et le « gradualisme » que l'on retrouve dans les différentes versions de la chaîne des êtres chez les naturalistes du 18^e siècle. La continuité transformiste serait d'ordre généalogique, avec la thèse de l'apparition d'une variété à partir d'une autre antérieure, tandis que le gradualisme fixiste de la vieille histoire naturelle se situerait dans l'espace d'une échelle, ignorante de la marche du temps et des transformations progressives des individus. Cette séparation stricte a le mérite de souligner ce qui distingue Darwin de ses prédécesseurs², mais tend aussi à

2. Comme l'a remarqué dès 1927 Henri Daudin, qui affirme que le continuisme des naturalistes du 18^e siècle n'est pas une anticipation du darwinisme, car pour eux la continuité

passer sous silence ce qui le relie également à eux, dans la mesure où sa théorie n'est pas une variété absolument nouvelle par rapport à l'ancienne histoire naturelle, et qu'elle n'est pas apparue sans rien devoir à ceux qui l'ont devancée³. S'il est juste de considérer que, par sa nouveauté, la théorie de Darwin heurte le fixisme traditionnel des naturalistes, il ne faut pas sous-estimer le fait qu'elle partage nécessairement quelque caractère commun avec une partie d'entre eux.

La difficulté consiste ainsi à évaluer ce que doit la conception continuiste de Darwin à ses devancières. Cette question est l'occasion de préciser quelle est la part présumée de ce continuisme, puisqu'une idée héritée sans modification tient davantage du principe admis et préconçu que de la nouveauté devant se justifier pour s'imposer. Il est important d'analyser la communauté existant entre les énoncés continuistes de Darwin et ceux des savants qui le précèdent immédiatement et qui l'ont influencé. Tort parle d'une « reprise » (1989 : 455) effectuée par Darwin ; tout le problème est de savoir ce qui a été repris et ce qui a été abandonné, c'est-à-dire par quelle variation la formulation du continuisme darwinien est devenue possible.

Avant tout, il faut rappeler que l'histoire naturelle du 18^e siècle est traversée par une pluralité de continuismes, qui reflète la diversité des conceptions du rapport entre les lois de la nature et les objets qui la peuplent. De façon schématique, on peut ici partager les savants de la seconde moitié du 18^e siècle en deux grandes familles : ceux qui adhèrent au continuisme immédiat formulé en son temps par Leibniz, selon lequel la chaîne des êtres correspond à l'œuvre de la sagesse divine, et ceux qui défendent un continuisme médiat, qu'on trouve d'abord chez La Mettrie, Buffon et Maupertuis, pour qui l'échelle des êtres dérive d'un processus autonome de formation physique. Dans le continuisme immédiat, un agent divin crée les êtres naturels en réglant leurs écarts respectifs suivant le critère de sa perfection. Les distances entre chaque être doivent donc être parfaitement égales, car le Créateur ne peut engendrer qu'une diversité harmonieuse et ordonnée. Dans le continuisme médiat, les nuances imperceptibles entre les êtres dérivent de quelques lois simples explorant toutes les combinaisons possibles au sein de la matière. Les différences

des formes est la marque d'un ordre naturel et non celle d'une « communauté d'origine » (Daudin 1983 : 231).

3. D'ailleurs, Darwin emploie indistinctement les termes « *gradual* » et « *continual* » dans *L'origine des espèces*, sans attacher de préférence particulière à l'un ou à l'autre (cf. Darwin 1959).

entre les productions naturelles ne sont plus le résultat d'une sagesse qui ordonne et dispose les corps en fractionnant sa perfection. Chez Buffon par exemple, la régularité des écarts observée entre les choses provient de la multitude des rapports qu'autorise la dispersion d'un principe ordonnateur dans la matière. L'état primordial de la nature consiste en un mouvement qui va d'un tout homogène à son éclatement suivant d'innombrables écarts symétriques. L'acte de création est réduit à la production des lois naturelles et de la matière ; la réalisation des formes et l'organisation des corps relèvent du cours ordinaire de la nature.

Ces deux familles de continuïsmes recouvrent avec plus ou moins d'exactitude un antagonisme fort au sein du monde savant du 18^e siècle, entre le mouvement apologétique, tentant de sauver la conciliation de la religion et de la science, et le mouvement irrégieux qui prône leur séparation stricte, notamment avec les auteurs matérialistes. Le continuïsmes immédiat est par exemple bien exprimé par le naturaliste Charles Bonnet (1720-1793), qui utilise les termes « évolution » et « création continuée » pour penser l'intervention divine dans le temps, et essayer de réconcilier foi et savoirs. À l'inverse, le continuïsmes médiat de Buffon semble influencé par le mouvement irrégieux, dont une partie, du côté des encyclopédistes et de Diderot, reprend l'idée de chaîne des êtres dans une perspective non créationniste.

Opposer le continuïsmes de Darwin à un gradualisme général, supposé propre à toute l'ancienne histoire naturelle, conduit non seulement à méconnaître les variétés existant chez les savants du 18^e siècle, mais surtout à empêcher toute filiation entre eux et lui. En revanche, la reconnaissance d'au moins deux types de continuïsmes antérieurs à Darwin permet de trouver un critère pour distinguer ces différentes conceptions entre elles, et évaluer leurs rapports de proximité. S'il est possible de repérer dans le cheminement intellectuel de Darwin deux sphères d'influences opposées, comme le montre James R. Moore (1983 : 78), avec d'un côté John Henslow (1796-1861) et les pasteurs naturalistes mariés de Cambridge, et de l'autre les libres penseurs de Londres comme Charles Lyell (1797-1875), alors l'hypothèse que le continuïsmes darwinien ait opéré un choix entre deux versions antérieures et concurrentes, et qu'il soit une variation de l'une d'elles, ne peut pas être écartée.

Le continuïsmes darwinien s'alimente-t-il davantage des conceptions du courant de la théologie naturelle ou de celui de l'irrégieux plus ou moins matérialiste ? Le jeune Darwin a lu et fréquenté deux catégories de savants durant un intervalle de temps assez court, entre le milieu des années 1820 et la fin des années 1830. D'une part, il baigne dans un

milieu de savants influencés par le matérialisme français et indifférents au respect de la littéralité des textes religieux. Il a en effet pour grand-père un naturaliste original, Erasmus Darwin (1731-1802), qui met en poésie l'unité des mécanismes de la nature, notamment à propos des facultés sensibles et intellectuelles. Le jeune Darwin découvre assez tôt les idées de Lamarck, vers 1825, grâce à Robert Edmund Grant (1793-1874) avec lequel il étudie les zoophytes. Ces êtres préoccupent tous les naturalistes européens depuis les travaux de Trembley (1710-1784) sur le polype (Trembley 1744), parce qu'ils semblent occuper une place intermédiaire entre les végétaux et les animaux. Avec Grant, Darwin entre également en contact avec l'idée d'une grande ancienneté des fossiles et des formations géologiques, contredisant les datations tirées de la Bible par les théologiens⁴. Une fois installé à Londres après le voyage à bord du *Beagle*, Darwin se lie à Lyell et à d'autres savants comme John F.W. Herschel (1792-1871) qui considèrent que les entités métaphysiques ne doivent pas intervenir dans les explications scientifiques. Enfin, c'est durant cette période qu'il lit les œuvres de son grand-père.

D'autre part, dès 1827, Darwin tisse des liens avec des naturalistes partisans de la religion naturelle et du providentialisme de William Paley (1743-1805), c'est-à-dire avec des savants favorables à une conciliation de la science et de la foi. Il devient l'ami du révérend Henslow, qui l'encourage dans la voie de l'histoire naturelle, et rencontre William Whewell (1794-1866), auteur de l'un des huit «*Bridgewater Treatises*», qui représentent les dernières tentatives d'une théologie naturelle comme l'écrit Daniel Becquemont (1992 : 135). À Cambridge, Darwin entame même des études pour obtenir une charge de prêtre anglican, avant de s'engager dans son périple autour du monde.

Darwin a donc été sous l'influence, durant la même période, de deux ensembles de savants opposés sur la question du rapport de la religion et des sciences. Il est difficile de dater précisément son basculement en faveur de l'un de ces deux groupes. La lecture de Lyell à bord du *Beagle* et son installation à Londres, qui le coupent du milieu des naturalistes conciliateurs, ont sans doute été déterminantes. Entre 1836 et 1839, alors qu'il abandonne définitivement son orthodoxie de jeunesse et son admiration pour Paley, comme il le dit lui-même dans son autobiographie, Darwin se rapproche nettement des irrégieux de tendance déiste et parti-

4. Ce qui apparaît dans un article de l'*Edinburgh New Philosophical Journal* de 1826 intitulé «*Observation sur la nature et l'importance de la Géologie*», que Bouanchaud (1976 : 9) attribue à Grant.

sans d'une stricte séparation entre savoir et foi. L'évolution métaphysique est ici solidaire d'une évolution épistémologique, dans la mesure où le rapport de Dieu au monde entraîne nécessairement un certain rapport du savant à ses énoncés. Si Dieu a créé immédiatement toutes les formes naturelles, alors la science ne peut ignorer la cause première dans ses explications, puisque cette dernière est, ou a été, une cause en contact avec le monde physique. En revanche, si Dieu a médiatisé son pouvoir de création par des lois, qui ont agi seules pour organiser la nature, alors les références à la divinité ne sont plus nécessaires dans le champ des causes physiques.

Or, dans les textes des savants conciliateurs lus par Darwin, le continuisme n'apparaît pas comme un élément déterminant qui oriente profondément leurs représentations des lois de la nature. Chez Whewell par exemple, la variété de l'organisation des êtres reflète exactement la variété des climats, et épouse parfaitement les différents besoins de l'homme selon les régions de la planète. Chaque espèce a une place fixe dans l'économie de la nature prévue par la sagesse divine. Fondamentalement, une « adéquation » (Whewell 2001 : 19) entre la constitution interne des êtres et leurs conditions de vie externes explique leur répartition et leurs différences. L'idée de continuité ne se manifeste presque pas dans les textes de Whewell, car elle n'est pas opératoire dans sa représentation des lois de la nature ; la chaîne des êtres n'est que la conséquence d'une mise en ordre divine, c'est-à-dire une évidence qui dépend de la nature même de la cause première.

Chez les savants prônant la séparation de la physique et de la métaphysique, le continuisme médiat se manifeste par l'idée ancienne d'une « échelle graduelle de l'organisation », notamment chez Herschel (1996 : 344). Mais avec Lyell, un changement décisif est opéré dans la conception continuiste ; le géologue reconnaît l'existence de discontinuités dans la nature, et il les explique par un système de lois uniformes, productrices de variations continues. Lyell suppose que les changements d'ordre géologique suivent toujours une marche lente et régulière, mais qu'ils engendrent des effets inégaux sur le climat ou sur le monde organique. Autrement dit, si la variation géologique obéit à une loi uniforme, ses répercussions n'ont pas à être parfaitement proportionnées à celle-ci. Ces deux extraits des *Principes de géologie* (1830) l'expriment très clairement, le premier pour le climat, le second pour les êtres vivants :

Lors même qu'on supposerait l'intensité des forces perturbatrices souterraines, uniforme et capable de produire, à la surface du globe, des altérations à peu près égales, en étendue, dans des temps égaux, on n'arriverait point

encore à un résultat uniforme pour ce qui tient à la marche des changements relatifs au climat (Lyell 1843 : 334).

[...] Il ne faut pas se hâter de conclure que des périodes égales de temps doivent toujours être accompagnées d'une somme égale de changements dans la vie organique, puisqu'une grande altération dans la température moyenne de la Terre, cause qui, de toutes celles que l'on peut concevoir, est la plus propre à occasionner l'extermination de races entières d'animaux et de plantes, doit à des époques différentes, exiger des temps plus ou moins longs, pour la réalisation de ses effets (*ibid.* : 335).

L'uniformitarisme repose non seulement sur l'idée qu'une loi de la nature vaut pour toutes les époques, ce qui exclut une catastrophe dans le cours ordinaire des choses, mais surtout qu'une telle loi est un mécanisme aveugle, répétitif, non intentionnel, c'est-à-dire distinct de la volonté ou de la sagesse divine, contrairement aux vues des savants conciliateurs. La continuité dans les phénomènes ne réside donc plus dans les productions de la nature, ou dans une gradation des formations naturelles, comme le montre Lyell à propos des espèces vivantes ou des fossiles (*ibid.* : 475-478) ; elle consiste dans l'action constante d'une loi qui reproduit invariablement le même changement. Comme elle est dépourvue de finalité, elle peut générer avec le temps des lacunes dans les productions naturelles, car celles-ci ne peuvent pas accumuler indéfiniment ces changements sans rompre leurs équilibres. Les rapports complexes entre les corps organiques ou inorganiques sont ainsi les seules causes des interruptions observées dans les sols ou chez les êtres.

La proximité avec Darwin est ici évidente, et il semble que celui-ci ne se distingue de Lyell qu'en formulant la loi relative à la variation des espèces. Mais en étendant ainsi le champ d'application de l'uniformitarisme, Darwin fait lui aussi varier la conception continuiste. Il distingue les lois du monde inorganique de celles du monde organique (Darwin 1980 : 132), et cherche à comprendre leur articulation dans *L'Origine des espèces*. Cela l'oblige à concevoir différents mécanismes de variation au sein de la nature, qui produisent tous des différences légères, mais de façon indépendante les uns des autres. Darwin abandonne donc à la fois l'unité spatiale de l'échelle des êtres des naturalistes antérieurs, et l'uniformité du type des variations de Lyell, au profit d'un réseau généalogique de variabilités entrecroisées. Confronté à la complexité des rapports entre les espèces, Darwin doit tenir compte d'une grande diversité de formes, dont les écarts sont bien trop multiples, dans l'espace et dans le temps, pour être égaux. S'il doit bien son continuisme à la tendance irrégulière, qui lui a transmis que la loi naturelle est aveugle et qu'elle génère des discontinuités suivant des écarts continus, le naturaliste innove en

concevant une pluralité de mécanismes de variations (entre l'organique et l'inorganique comme au sein du vivant), se chevauchant et interagissant, comme l'indiquent les différents usages relevés dans son œuvre.

3 – La combinatoire des sources de la variation

Si Darwin a retenu de ses prédécesseurs le présupposé qu'un mécanisme de variation produit nécessairement de faibles quantités de changement, l'idée spécifique d'une diversité de mécanismes semble le résultat de son effort pour intégrer ses observations de la diversité du vivant dans une théorie d'ensemble à visée explicative. Le continuisme de Darwin ne se conçoit qu'au sein d'un pluriel des sources de la variation ; les différences individuelles, la marche de la sélection, les divergences et les conditions géologiques sont productrices de changements qui se combinent entre eux à tout instant et en chaque lieu. Pour saisir la fonction du continuisme dans la théorie de l'évolution de 1859, il faut comprendre comment se conjuguent les effets de ces mécanismes pris ensemble, puisque dans la réalité ils agissent toujours de manière concomitante.

L'idée qu'il pourrait y avoir une hiérarchie entre ces mécanismes doit être écartée d'emblée. Chez Darwin, la sélection naturelle, pas plus que les autres manifestations de la variation, ne possède une prééminence ou une infériorité vis-à-vis des autres⁵. La question de savoir si tel ou tel mécanisme serait plus déterminant qu'un autre, dans l'ensemble de la théorie énoncée en 1859, n'a qu'une portée très limitée. Par exemple, rechercher dans le texte du naturaliste de possibles inflexions qui donneraient moins d'importance à la sélection naturelle et davantage aux conditions externes⁶, comporte le risque d'ignorer l'unité de la conception darwinienne de la variation. La complexité des rapports entre les différentes sources de la variation dans la nature conduit effectivement Darwin à des ajustements dans les éditions postérieures. Mais ceux-ci ne sont pas pour autant des remises en cause profondes de la théorie d'ensemble ; ils précisent la manière dont se combinent les différents types de variation chez les individus et dans leur environnement.

5. Contrairement à l'interprétation de Gould (1972 : 87), qui identifie la théorie synthétique et le continuisme de Darwin : « La théorie synthétique est complètement darwinienne en identifiant la sélection naturelle à la cause efficiente de l'évolution ».

6. Comme le souhaite Thierry Hoquet (2005-2006 : 118), qui fait « l'hypothèse d'une lamarckisation progressive de Darwin » au fil des différentes éditions de *L'origine des espèces*. Il y aurait un Darwin contradictoire, qui donnerait de moins en moins d'importance à la sélection naturelle au profit de l'usage et du non usage des organes.

À cet égard, Darwin explique précisément, dans le chapitre VI – à la fin de la première partie intitulée « Du manque ou de la rareté des variétés de transition » (Darwin 1992 : 230-231) –, comment l'inexistence d'une chaîne des êtres dans le présent est le résultat des quatre types de variations continues, qui agissent séparément et tendent au même résultat, sans que l'une soit plus déterminante qu'une autre. Ainsi, à un instant donné, il ne peut pas y avoir de formes intermédiaires pour quatre raisons : à l'échelle individuelle, la variation favorable n'apparaît que très lentement et pour peu d'individus, ce qui entraîne des dissymétries dans les caractères des différentes populations ; concernant les conditions géologiques, l'apparition de coupures et de barrières empêchent une répartition continue des espèces ; pour la divergence, les caractères des formes les plus extrêmes constituent des avantages qui renforcent la distanciation avec les formes les moins marquées ; enfin, s'agissant de la sélection naturelle, les variétés intermédiaires sont constamment éliminées et libèrent ainsi des places pour d'autres dans l'économie de la nature.

Une lecture rapide de l'argumentation donnée ici par Darwin pourrait ramener ces quatre raisons à la seule action de la sélection naturelle. Certes, cette dernière est bien présente dans chacune d'elles, mais la réciproque est également vraie : le mécanisme de la variation individuelle, le changement géologique et la divergence des caractères sont tout autant indispensables à l'accomplissement de la sélection naturelle. Pour éviter de grossir abusivement le poids de l'une de ces causes de variations, il importe de ne pas perdre de vue leur interaction dans la nature. La sélection naturelle est un mécanisme de la variation qui ne s'insère pas dans une hiérarchie semblable à celle de l'échelle des êtres, dans laquelle une modalité de la variation surdéterminerait toutes les autres. Elle participe plutôt à un réseau ou à une mosaïque de variations de différents types, qui ont pour point commun leur faible taux de variabilité, mais dont l'expression relève de foyers distincts.

L'impossibilité d'une hiérarchie entre les différentes sources de variations continues se justifie finalement par les effets de discontinuité qu'elles engendrent toutes avec le temps. Les écarts de plus en plus marqués entre les espèces résultent de l'action combinée et cumulative des quatre types de changements naturels. Or, si cette interaction était commandée par la prééminence d'un seul type, il n'y aurait qu'une seule quantité de variations possible et des différences de variabilité seraient impossibles. Une seule source de variations continues alimenterait une unique voie de modifications des caractères, ce qui empêcherait l'existence d'écarts dans les aptitudes à la variation des différentes espèces. En réalité, l'in-

terférence des changements climatiques et géologiques avec les variétés individuelles, avec les groupes déjà constitués et avec leurs chances de survie ou de disparition, entraîne une pluralité de variabilités entre les espèces dans le temps.

Darwin (1992 : 369) fonde cette pluralité sur l'absence d'une « loi fixe de développement » pour les êtres, c'est-à-dire sur l'inexistence d'une unique source de variations. Une telle loi obligerait à concevoir la modification des caractères selon une perspective univoque, où tous les individus changeraient en même temps et dans les mêmes proportions. Cette vision se rapproche d'un créationnisme immédiat, selon lequel la nature laissée à elle-même ne peut rien et nécessite l'intervention d'une entité transcendante. Une loi unique de la variation s'inscrit dans ce cadre de pensée, car elle représente un mode simple et harmonieux de la répartition des êtres. Chez Darwin, un présupposé immanentiste l'emporte : les processus de formation et d'organisation sont le fruit de combinaisons entre des éléments et ne découlent pas d'une unité simple, similaire à une volonté. En expliquant l'évolution des êtres selon des rapports entre différentes instances de variations, Darwin prémunit sa théorie du recours à la cause première. Contrairement à l'usage que fait Bonnet du terme « évolution », en le rattachant au plan préconçu d'une divinité, Darwin le conçoit à travers le jeu de ressorts distincts, qui donnent du mouvement à la machine vivante par leur tension réciproque.

Une combinatoire des éléments de la variation peut donc représenter avec plus de justesse l'intégration des énoncés continuistes dans l'ensemble de la théorie. La notion « d'atome variationnel » proposée par Jean Gayon (1992 : 72), qui indique que les caractères de chaque individu sont partiellement indépendants dans le processus de sélection, montre bien la nécessité d'un éclatement des facteurs du changement. L'uniformité de l'amplitude de la variation ne signifie pas l'uniformité des causes et des effets de la variation. Cette uniformité est paradoxalement un moyen d'exclure l'idée d'un agent unique intervenant dans la nature, ou l'idée d'un état unique des formations naturelles. Chaque atome variationnel réalise un changement de position sous l'effet de plusieurs causes, puisqu'il est entouré par une multitude d'autres atomes dont les mouvements ont des conséquences sur lui. Mais son changement de position n'a pas des possibilités infinies et il ne peut varier que dans l'espace laissé vacant par les autres atomes. Autrement dit, la faible amplitude de variation de l'un de ces atomes résulte de la diversité des rapports dans lesquels il est engagé, par conséquent de la pluralité des causes qui peuvent l'amener à changer de position. La variation dans

la nature en général ne peut se comprendre chez Darwin qu'à travers une combinatoire responsable à elle seule de la formation des corps. Hiérarchiser les sources de la variation consisterait à nier cette perspective immanentiste, et à regarder la théorie de l'évolution avec les yeux des naturalistes conciliateurs.

Sans le pluralisme des sources de la variation, il est également difficile de comprendre que d'inégales variabilités selon les espèces et selon les époques puissent coexister avec d'égales différences de variabilités. Telle espèce peut varier avec plus d'ampleur qu'une autre à tel moment, et pourtant le passage d'un taux de variabilité à un autre pour les deux espèces sera du même ordre de grandeur. Il faut nécessairement l'action concomitante de plusieurs causes sur chaque espèce pour qu'elles acquièrent des variabilités différentes, tout en ne pouvant s'écarter d'une variabilité précédente que dans des proportions similaires. Cela s'explique par la diversité des rapports entre les corps qui induisent de multiples mécanismes de variation, mais qui procèdent tous par des écartements continus avec l'état précédent, du fait de l'encombrement des corps entre eux.

Cette conception non hiérarchisée et combinatoire de la variation conduit Darwin à reprendre l'adage «la nature ne fait pas de saut» dans un sens nouveau par rapport aux naturalistes précédents, tout en conservant d'eux une certaine vision de la loi ou du mécanisme dans la nature. Cette maxime apparaît cinq fois dans *L'Origine des espèces*, aux chapitres VI, VII et XIV, principalement lorsqu'il s'agit de conclure et de résumer une partie de la théorie. Le naturaliste la présente davantage comme une loi qui découle des faits et de l'observation, que comme un axiome sur lequel s'appuierait son exposé. En fait, pour Darwin, l'adage a deux significations : il est le continuisme de l'ancienne histoire naturelle, qui se fonde sur l'existence de variétés intermédiaires pour conclure à une échelle universelle des êtres, et il est le continuisme renouvelé de la théorie de l'évolution, qui a transposé la régularité des écarts dans le temps de la variation. La reprise explicite et réitérée de la formule par Darwin signifie que, pour lui, les observations partielles de ses prédécesseurs, sur la continuité de certaines variétés, correspondent bien à l'action d'un mécanisme continu de formation des espèces, produisant de faibles quantités de modification. Mais ils se sont trompés en voulant accorder ces observations avec leur vision d'une création soudaine et définitive des espèces. Leur erreur a été de croire que les continuités sont apparues immédiatement, soit des mains de Dieu, soit d'un processus de formation physique clos. Des observations plus poussées leur auraient permis de voir l'existence de discontinuités entre les espèces, notamment avec les

extinctions, qui ne peuvent se concilier avec une loi de continuité qu'à travers le temps. Le continuisme traditionnel, concevant la loi naturelle comme « avare d'innovations » et « prodigue de variétés » (Darwin 1992 : 529), productrice d'arrangements similaires ou de combinaisons dérivées les unes des autres, est ainsi soumis par Darwin à une exigence de rigueur plus forte. Cette vision de la loi, très présente chez Lyell et les naturalistes non conciliateurs, ne s'accorde avec les inégalités repérées parmi les fossiles, les espèces exotiques et domestiques, qu'à la condition d'étaler dans le temps sa réalisation effective.

Si ce sont plutôt des indices de discontinuités qui ont mis Darwin sur la voie de sa théorie de l'évolution⁷, son continuisme n'a pu se formuler qu'en cherchant à les expliquer. Il a pu abandonner l'idée d'une échelle des êtres, tout en maintenant la conception d'une loi productrice d'écart uniformes, grâce à la représentation d'une pluralité des sources de la variation. La combinaison des différences légères produites par chacune engendre avec le temps des inégalités dans la variabilité des corps organiques et inorganiques, et par conséquent elle explique les discontinuités momentanées parmi les espèces et dans les sols.

4 – Conclusion

L'idée d'égalité des variations ne vaut que pour des durées restreintes, comme celles auxquelles donnent accès les variations individuelles dans des populations d'espèces domestiques. Sur des périodes beaucoup plus longues, Darwin soutient que les quantités de variations fluctuent d'une espèce à une autre, et que des différences dans leur variabilités respectives apparaissent de façon continue. Dans les deux échelles de temps, les mécanismes de la variation procèdent toujours par des changements légers et partiels, mais ils produisent également des écarts de plus en plus grands avec les configurations passées. Le continuisme darwinien possède ce caractère spécifique d'accorder les apparentes discontinuités du moment avec des lois naturelles aveugles et non intentionnelles. Il invalide ainsi l'entreprise conciliatrice et apologétique d'une partie des naturalistes, qui utilisent l'idée de chaîne des êtres pour introduire la main de Dieu dans les processus de formation physique.

7. Contrairement à l'idée d'Ernst Mayr, pour qui le gradualisme de Darwin vient de l'observation de variétés intermédiaires, comme par exemple celles des fameux pinsons (Mayr 1993 : 36). La reconnaissance d'intermédiaires aurait pu tout aussi bien venir conforter l'idée de chaîne des êtres. Pour la remettre en cause, il faut d'abord constater son incompatibilité avec l'existence de chaînons manquants.

Darwin conserve la représentation de la loi comme mécanisme uniforme, en la pluralisant selon différentes sources de variation, afin de l'adapter à la diversité inextricable du vivant. La théorie de l'évolution constitue bien une variété issue de l'ancienne histoire naturelle, qui s'est dotée d'un caractère décisif lui permettant d'éliminer l'ascendance conciliatrice et de fortifier l'ascendance irrégulière. En ce sens, elle est porteuse du présupposé que la formation des corps dans la nature obéit à des lois sans finalité, immanentes aux combinaisons de la matière. Mais ce présupposé se manifeste toujours par l'exigence de retrouver ces lois dans la moindre disposition d'un individu ou dans une quelconque archive géologique, c'est-à-dire de ne pas masquer les irrégularités de la nature et d'en rendre raison.

Le continuisme darwinien ne peut donc être accusé de conservatisme, comme certains historiens ou Gould lui-même l'ont suggéré⁸. Les déterminations politiques et économiques n'interviennent pas immédiatement et brusquement dans une théorie scientifique. Des médiations indispensables entre un énoncé et ses antécédents doivent être posées. La théorie de 1859 est d'abord une réfutation du providentialisme. La question de ses conséquences socio-politiques se posera plus tard et dans un contexte différent. Tel qu'il est énoncé dans *L'Origine des espèces*, le continuisme de Darwin ne peut pas être comparé au discontinuisme Gouldien sous le rapport de leurs implications politiques ou économiques, qui sont très éloignées dans le temps. La même chose peut être dite pour le versant génétique de la théorie de Gould, notamment sa conception homéostatique, qui ne peut trouver aucun point de comparaison chez Darwin.

La véritable différence entre les deux conceptions des rythmes de l'évolution réside dans l'allure générale de la série des quantités de variations. Chez Darwin, l'onde possède une fréquence régulière avec une amplitude qui se module suivant des écarts constants. Chez Gould, l'inégalité des quantités de variations entraîne une fréquence irrégulière avec des amplitudes faibles la plupart du temps, et fortes durant de brefs intervalles. La constante des différences de variabilité darwinienne ($K_n = \sum(\Delta v_{di} - \Delta v_{di} + 1)/n$) n'y est vraie que durant les longues périodes de stabilité, mais devient fautive si elle inclut les épisodes de spéciation. Dans chacune des deux conceptions, le caractère continu ou discontinu de la courbe des variations recouvre donc deux dimensions : la fréquence

8. Selon Louis Thaler, qui cite Gould se référant au marxisme pour justifier son discontinuisme et pour critiquer le gradualisme de Darwin (Thaler 1983 : 147).

(l'intervalle de temps entre chaque quantité de variations) et la différence d'amplitude (l'intervalle entre les variabilités).

Finalement, l'antagonisme se situe dans la conception de la loi ou du mécanisme universel. Pour l'un, il est nécessaire d'évacuer toute irrégularité et toute contingence dans les principes les plus fondamentaux de la nature, tandis que pour l'autre, il faut y intégrer la perturbation et l'aléa. La fracture n'est pas entre le saut et la gradation, mais entre une variation se déployant uniformément et une variation inégalement distribuée. Le ponctualisme renverse donc la spécificité de la position de Darwin en tentant de ramener les continuités observées dans la nature à des intervalles finis, et en expliquant leur stabilité par les accélérations qui les encadrent. Autrement dit, un mécanisme discontinu génère des effets de continuité.

L'alternative entre les deux conceptions montre donc que les enjeux scientifiques et les enjeux métaphysiques se recourent en certains points. Selon la représentation de la variation en général dans la nature, et de ses multiples manifestations à travers les corps, les données géologiques, paléontologiques ou biologiques prendront place dans des dispositifs théoriques différents. L'impossibilité temporaire de trancher en faveur du continuisme darwinien ou du discontinuisme gouldien dépend à la fois de lacunes empiriques, et d'un manque de clarification de la notion de loi. La question n'est plus de savoir si les êtres ont été formés par des processus naturels ou sont sortis directement des mains de Dieu, comme à l'époque de Darwin ; le problème concerne aujourd'hui l'origine des lois naturelles régissant la formation des choses. La représentation de leur ascendance implique de choisir entre une cause séparée et transcendante, et une cause dispersée et immanente. De ce présupposé fondamental, découle le champ d'extension possible de la notion de variation dans les cerveaux des savants.

Références bibliographiques

- BECQUEMONT Daniel (1992), *Darwin, darwinisme, évolutionnisme*, Paris, Kimé.
 BOUANCHAUD Daniel H. (1976), *Charles Darwin et le transformisme*, Paris, Payot.
 BOWLER Peter J. (1995), *Darwin*, trad. Becquemont & Grembert, Paris, Flammarion.
 DARWIN Charles (1992), *L'origine des espèces* [1859], trad. Barbier, Paris, Flammarion.
 DARWIN Charles (1987), *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844*, P.H. Barrett, P.J. Gautrey, S. Hebert, D. Kohn & S. Smith (eds), Cambridge, Cambridge University Press, 1987.
 DARWIN Charles (1980), *Metaphysics, Materialism and the Evolution of Mind, Early Writings of Charles Darwin*, P.H. Barrett (ed.), Chicago, The University of Chicago Press, 1980.
 DARWIN Charles (1959), *The Origin of Species, by Charles Darwin, A Variorum Text* [1859-1878], M. Peckham (ed.), Philadelphia, University of Pennsylvania Press, 1959.

- DAUDIN Henri (1983), *De Linné à Lamarck, Méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie (1740-1790) [1926-1927]*, Paris, Éditions des archives contemporaines, 1983.
- GAYON Jean (1992), *Darwin et l'après-Darwin*, Paris, Kimé.
- GOULD STEPHEN JAY & ELDREDGE Niles (1972), "Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism", in T.J.M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*, San Francisco, Freeman, Cooper and Co.: 82-115.
- HERSCHEL John F.W. (1996), *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy [1830]*, London, Routledge/Thoemmes Press, 1996.
- HOQUET Thierry (2005-2006), « Darwin contre Darwin », *Les cahiers de l'ED 139, Intersections philosophiques*, publication de l'Université Paris X Nanterre : 107-125.
- LYELL Charles (1843-1848), *Principes de géologie, ou illustrations de cette science empruntées aux changements modernes que la Terre et ses habitants ont subis [1830]*, trad. Tullia Meulien, Paris, Langlois et Leclercq, 4 vol., 1843-1848.
- MAYR Ernst (1993), *Darwin et la pensée moderne de l'évolution*, trad. Lambert, Paris, Odile Jacob.
- MOORE James R. (1983), « Le profil de la carrière de Darwin : son aspect ecclésiastique », in Y. Conry (dir.), *De Darwin au darwinisme : science et idéologie*, Paris, Vrin : 77-93.
- THALER Louis (1983), « Le nouveau saltationnisme », in Y. Conry (dir.), *De Darwin au darwinisme : science et idéologie*, Paris, Vrin : 143-148.
- TORT Patrick (1989), *La raison classificatoire*, Paris, Aubier.
- TORT Patrick (dir.) (1996), *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, 3 vol., Paris, PUF.
- TREMBLEY Abraham (1744), *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce, à bras en forme de cornes*, Leyde, Verbeek.
- WHEWELL William (2001), *Collected Works of William Whewell, Astronomy and General Physics, Considered with reference to Natural Theology [1833]*, Richard Yeo (ed.), Bristol, Thoemmes, 2001.
- WHITE Gilbert (1939), *The Natural History of Selborne [1788]*, London, Dent.