

Regards – Focus

Kinji Imanishi et l'évolution

Guillaume Lecointre* 

Systématicien et zoologiste, Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité, UMR 7205, MNHN-CNRS-SU-EPHE-UA, Paris, France

Résumé – En 1980, le célèbre primatologue Kinji Imanishi publiait *Shutaisei no shinkaron (La liberté dans l'évolution : le vivant comme sujet*, livre traduit du japonais en français en 2015 et réédité en 2022). Il y déploie « sa théorie de l'évolution », en opposition radicale avec le cadre darwinien comme lamarckien, récusant la variation aléatoire au sein de l'espèce et l'approche populationnelle de celle-ci. Dans sa théorie, l'espèce est sujet de son évolution : elle s'empare de son destin auquel les individus se conforment de manière homogène. Cette théorie s'oppose au nominalisme puisqu'elle procède d'un réalisme de l'espèce, aux variations survenant au hasard, à toute approche populationnelle du vivant et au réductionnisme génétique de son époque. Il émerge aujourd'hui une théorie évolutionnaire étendue plus intégrative dans le sens où elle s'éloigne du réductionnisme génétique, et dans laquelle les organismes participent parfois à façonner les contraintes sélectives auxquelles la population est soumise. Les organismes y sont, dans une certaine mesure, sujets de leur évolution. Faut-il y voir une filiation avec les idées de Kinji Imanishi ? C'est ce qu'explore cet article.

Mots-clés : évolution / Kinji Imanishi / sélection naturelle / théorie évolutionnaire étendue

Abstract – Kinji Imanishi and evolution. In 1980, the famous primatologist Kinji Imanishi published *Shutaisei no shinkaron (Freedom in Evolution: Life as a subject*, translated from Japanese into French in 2015 and re-edited in 2022). He develops “his evolutionary theory”, in radical opposition to both Darwinian and Lamarckian theoretical frameworks, objecting to random variation within species and to the population approach to species. In his theory, the species is the actor of its own evolution: it takes controls of its destiny to which individuals conform homogeneously. This theory is opposed to a nominalist vision since it relies upon *species realism*, to random variations, to population approaches to living organisms and to the genetic reductionism of the time. Today the Extended Evolutionary Synthesis is emerging, a more integrative approach in the sense that it keeps away from genetic reductionism, while organisms partly participate in building the selective constraints to which the population is submitted. To a certain extent, organisms are actors to their evolution. Should we see there a link with Kinji Imanishi's ideas? This is what the present paper explores.

Keywords: evolution / extended evolutionary synthesis / Kinji Imanishi / natural selection

En 1980, le célèbre primatologue Kinji Imanishi publiait *La liberté dans l'évolution : le vivant comme sujet*, livre traduit du japonais en français en 2015 et réédité en 2022. Pour appréhender le vivant, une posture antiréductionniste est en vogue, et son expansion pourrait favoriser un regain d'intérêt pour ce livre qui place l'espèce comme actrice de sa propre évolution, ou de son maintien. Disons-le tout de suite, même si l'on peut donner raison à l'antiréductionnisme à bien des égards, cela ne sauve pas pour autant le livre d'Imanishi, déjà lacunaire et erroné dès son époque de première parution.

La théorie évolutionnaire étendue d'aujourd'hui appelle à quitter la centralité du gène en biologie pour remettre l'organisme au cœur de la compréhension de l'évolution du vivant. Remettrait-elle pour autant au goût du jour certaines vues d'Imanishi ?

Présentation du livre

Le livre se divise thématiquement en deux parties : la première est une critique virulente du lamarckisme et du darwinisme, deux théories de l'évolution qualifiées d'adaptationnistes. La seconde est composée de trois parties et d'une note finale, décrivant ce qu'Imanishi

* Auteur correspondant : guillaume.lecointre@mnhn.fr

Kinji appelle « *ma théorie de l'évolution* ». Le livre est introduit par une préface du célèbre primatologue Frans de Waal, principalement tournée vers la primatologie. Il se termine par une postface du traducteur Augustin Berque qui est géographe et orientaliste, et qui situe le contexte culturel, intellectuel et linguistique depuis lequel parle Kinji Imanishi.

Le contenu de la théorie d'Imanishi

Quelle est la théorie d'Imanishi ? Il s'agit d'une théorie non adaptative de l'évolution, et pour la défendre, son auteur aura préalablement renvoyé dos à dos Jean-Baptiste Lamarck et Charles Darwin. C'est une « théorie de l'évolution présupposant la subjectivité » de l'espèce, celle-ci étant actrice de sa propre évolution, ou non-évolution. Nous pourrions dire qu'il s'agit d'une théorie animiste de l'évolution, où, au sein de l'« *écospécie* », il n'y a ni hasard, ni variation, mais une orthogénèse non adaptative où les espèces font ce qu'elles font parce qu'« elles le doivent ». Cela passe bien évidemment par un réalisme taxonomique : c'est le point de vue de l'espèce qui est pris en compte, plutôt que de celui des individus. L'espèce en tant que substance est appelée « spéciété », et la spéciation par spécialisation de l'habitat est à l'origine des « *écospécies* ». Les organismes se conforment à leur espèce par un « formatage », ou « assemblance » (néologisme du traducteur pour traduire « *ichiyōka* »), ou en anglais *conformatization*. L'« axiome de l'évolution » est l'assemblance des organismes individuels d'une même espèce, ceci par la superposition de deux phénomènes simultanés : la transmission des caractères acquis, et l'orthogénèse. L'orthogénèse est le phénomène par lequel l'évolution progresse dans une certaine direction, indépendamment des contraintes du milieu. Cette orthogénèse se produit par « autocomplétion » (p. 128), un concept qui provient d'une analogie avec le corps de l'organisme (p. 172). Tout comme celui-ci est constamment en train de reconstruire son corps, à titre individuel, la spéciété est elle aussi une entité possédant son autocomplétion : l'espèce se reconstruit à travers les générations des organismes qui la composent afin de maintenir son intégrité. La variation entre individus n'est pas convoquée ; au contraire si elle survient elle est abrasée par autocomplétion. Les cellules du corps se remplacent, « et pourtant je ne change pas » (p. 172) : c'est la même chose pour l'espèce conçue comme un existant subjectif. Au passage, l'auteur omet de mentionner que notre corps change imperceptiblement. L'autocomplétion est réalisée selon deux modalités : l'élaboration, par laquelle l'être vivant suit un plan préétabli et en accroît l'efficacité (orthogénèse) ; et la réorientation, par laquelle l'organisme et la spéciété changent de plan d'organisation (c'est l'origine des

lignées). Ce qui est important de comprendre pour le lecteur, c'est que ces phénomènes sont sans variation : tous les individus d'un lignage doivent concourir de concert soit à l'élaboration, soit à la réorientation, de la même manière. Tous les individus marchent dans la même direction, soit pour maintenir l'espèce, soit pour faire un saut évolutif. Sinon le vivant est menacé d'anarchie :

« La spéciété, c'est fondamentalement une subsociété de la société biotique toute entière. Donc, si de telles subsociétés changeaient chacune selon son caprice, la société totale ne pourrait se maintenir, et la nature biotique tomberait dans l'anarchie. Par conséquent, pour que se maintiennent l'ordre et la structure de la société totale, les spéciétés, en tant que subsociétés, ne doivent pas changer au hasard, et pour maintenir inchangée la spéciété, les organismes individuels de l'espèce ne doivent pas être disparates. »

Chez Imanishi, l'ordre est clairement causal (dans la théorie moderne de l'évolution, l'ordre est au contraire ce qu'on doit expliquer). Il y aura évolution, mais le moment venu, lorsque le potentiel d'évolution jusque-là réprimé sera libéré ; et là toute l'écospécie changera d'un coup. Il n'y a donc ni variation ni hasard : « les individus de la même espèce changent de la même manière. C'est une évidence organique » (p. 141). Nous ne saurons pas ce que l'auteur fait de la variation, ni de la mort, ni de la survenue des malformations, par exemple, ou de nouveaux variants du virus SARS-Cov2 qui coexistent avec les variants déjà circulants, s'il fallait encore convaincre le lecteur du caractère spontané de la variation. Nous comprenons qu'Imanishi refuse la mort, et qu'il la remplace par l'ordre. Là où Pierre Louis Moreau de Maupertuis et Charles Darwin voient émerger un ordre et une régularité apparents par l'élagage de populations variées (les morts), Imanishi explique l'ordre apparent par un ordre intrinsèque, une sorte de discipline intraspécifique.

Qu'en est-il de la spéciation ?

« Selon moi, si l'on prend une spéciété qui s'est conformée jusque-là, sans s'en écarter, au cours propre de l'évolution, même si elle se sépare en deux, et si à partir de là les deux sociétés qui se sont ainsi séparées continuent de se conformer au cours propre de l'évolution, quelle que soit l'immensité du temps nécessaire, petit à petit, ces deux sociétés vont se développer en deux sociétés indépendantes. Alors et là, deux nouvelles espèces apparaissent. Ce n'est pas plus compliqué, c'est peut-être trop simple mais voilà la question est réglée. » (p. 140)

Qu'en est-il de l'arbre du vivant et de ses contingences ? Il n'y a pas de lignée phylogénétique sans orthogénèse ni transmission des caractères acquis au cours de la vie individuelle :

«[...] même s'il y a des tours et des détours en chemin, l'animal qui a pris le chemin du cheval devient tôt ou tard cheval, et celui qui a pris le chemin de l'éléphant devient tôt ou tard éléphant. Ils ne deviennent pas un autre animal.» (p. 140)

Nous sommes donc ici dans un programme orthogénétiq ue fort, où les destins semblent déjà tracés d'avance, et à une proposition totalement opposée à celles de Darwin qui fondaient tout sur la variation intraspécifique.

Cette partie du livre est la plus intéressante, parce qu'à travers son référentiel culturel, on voit l'auteur tenter de convaincre de la cohérence de son point de vue. C'est là l'intérêt de tout le livre : il donne à voir comment une culture autre qu'occidentale pense globalement le vivant. Certes, s'agissant d'un essai écrit par un scientifique, la démarche souffre de sérieux points aveugles : en 1980, la variation instantanée d'une population sauvage est déjà bien documentée tant au niveau génétique qu'au niveau phénotypique, et ceci expérimentalement ou bien depuis le terrain. Il n'en est nullement question dans l'ouvrage. Un changement concerté des individus est posé comme une évidence, alors que l'auteur omet de citer des exemples et des expériences probantes...

Des objections infondées

La première partie du livre est la plus faible. Certes, l'auteur écrit ce livre en 1980, période qui fait suite à un hyperréductionnisme¹ des années 1960–1970 et un pan-sélectionnisme² des années 1950–1960 dont s'étaient un peu moqués Stephen Jay Gould et Richard Lewontin (1979). Nous sommes à l'apogée du tout génétique, et nous n'en sortirons pas avant la toute fin du XX^e siècle. Mais cette contextualisation n'explique pas tout... Un motif fort qui revient dans la critique d'Imanishi est l'absence de preuves en faveur de la sélection naturelle. C'est simplement faux : en 1980, la sélection naturelle a été démontrée par de nombreux travaux sur le terrain comme en laboratoire. Par exemple, sur le terrain, citons les biométriciens Walter Frank Raphael Weldon et Karl Pearson dès 1898, Maxime Lamotte dans les années 1950 sur les gastéropodes *Cepea nemoralis*, dans les mêmes années les travaux de Philip M. Sheppard et Arthur J. Cain (toujours sur *Cepea*), ceux de Henry Bernard Davis Kettlewell sur les papillons, et expéri-

mentalement sur les drosophiles avec Philippe L'Héritier et Georges Teissier dès les années 1930, et par toute l'école de Theodosius Dobzhansky dans les années 1940. Enfin, dans les années 1970 et 1980, nous en manquerons pas de citer les géospizes des îles Galapagos à travers les fabuleux travaux des époux Peter Raymond Grant et Barbara Rosemary Grant (voir Gayon, 2019). Précisons-le pour les lecteurs, l'effectivité de la sélection naturelle sur le terrain est postérieurement attestée sur une foule d'autres exemples comme les poux (Villa *et al.*, 2019), les lézards du genre *Anolis* (Donihue *et al.*, 2020), les souris des Sand Hills (Barrett *et al.*, 2019), pour ne citer que quelques études les plus récentes. Pour appuyer son propos, Kinji Imanishi cite, page 82, le texte de l'entomologiste William Robin Thompson daté de 1967 (connu pour ses positions aristotéliennes hostiles à la prise en compte du hasard), mais qui est donc, même à cette époque, très mal documenté. Il ne cesse de marteler jusqu'à la page 87 que l'évolution par la sélection naturelle n'a été nullement prouvée, et que par conséquent continuer à y adhérer est faire preuve d'aveuglement, de foi ou de dogmatisme.

Ainsi, l'auteur affirme, page 84, que les seules preuves de l'évolution que nous ayons sont les fossiles. C'est très surprenant, car à son époque l'agronomie a déjà tiré toutes les leçons de l'évolution dans sa course aux ravageurs. En outre, l'un des motifs de l'hostilité affichée de l'auteur à la théorie de Darwin est l'assimilation de cette théorie à la seule lutte par compétition (p. 58), un motif classique de rejet, là encore très mal documenté. Il n'est fait nullement mention de la coopération et de la naissance des sociétés animales, déjà écrites dès 1871 dans *La Filiation de l'Homme* de Charles Darwin (1871), ouvrage qui n'est pas cité. La lutte pour la survie selon Darwin n'est pas un combat, mais la somme des efforts que les individus font lorsqu'ils vivent. Cela implique la captation des ressources et l'éviction des compétiteurs, certes, mais aussi les actes d'entre-aide, la mutualisation de l'effort de chasse, le soin porté à autrui (comme par exemple l'épouillage). Voilà qui aurait pu réconcilier la culture japonaise avec cette science.

Il est écrit, page 56, qu'il n'y a pas assez de fossiles pour documenter l'évolution, ce qui est une objection créationniste classique (à ce sujet, voir Lecointre, 1997). Une autre critique à l'encontre du travail de C. Darwin est couramment présente, selon laquelle il ne répondrait pas à l'origine des espèces (p. 56), et qui traduit en réalité une lecture de ses travaux avec les lunettes d'Ernst May³, c'est-à-dire celles du réalisme de l'espèce. Nous ne pouvons comprendre *l'Origine des espèces* de Darwin (1859) que du point de vue nominaliste, qui n'est

¹ Hyperréductionnisme : les années 1960–1970 se caractérisent par la toute-puissance du gène : toute caractéristique d'un individu, et toute transmission à la génération suivante devait nécessairement passer par le « contrôle » des gènes.

² Pan-sélectionnisme : dans les années 1950–1960, on avait tendance à attribuer à toute caractéristique d'une espèce une cause sélective.

³ Ernst Mayr (1904–2005) est un ornithologiste américain d'origine allemande, acteur majeur au milieu du XX^e siècle de ce que les historiens des sciences appellent « la théorie synthétique de l'évolution ».

évidemment pas celui dont part Kinji Imanishi. Charles Darwin part du principe que la variation dans les populations naturelles se fait dans tous les sens. La nature biologique devrait être continue : en effet, il devrait exister des formes intermédiaires entre les différentes espèces que nous connaissons aujourd'hui. Mais elle ne l'est pas. Pourquoi la nature est-elle discontinue ? Elle est discontinue parce qu'il y a des barrières à la reproduction, ici et maintenant, certes. Mais aussi et surtout parce que dans l'épaisseur du temps, les populations sont élaguées à chaque génération : les individus présentant des caractéristiques, ou phénotypes extrêmes sont éliminés à plus ou moins long terme (soit qu'ils en meurent, soit que leur nombre de descendants va décroissant). Les barrières à la reproduction sont facilement observables et Darwin n'a pas besoin de s'interroger dessus. Tandis que l'élagage à chaque génération est plus difficile à théoriser : Darwin fait l'effort de résoudre la question de l'origine de la ressemblance resserrée dans l'espèce, et donc de la discontinuité des ressemblances entre espèces. Il s'agit bien de l'origine des espèces par l'élucidation de l'origine de la ressemblance, question fondamentale à laquelle Darwin trouve une réponse épistémologique : face à la variation infinie des êtres causée par l'instabilité de la matière, comment peuvent-ils encore se ressembler ? Le sous-titre du maître livre de Darwin est éloquent : *La préservation des variants favorisés au cours de la lutte pour l'existence*. On parle bien de la préservation d'une moyenne, et non d'évolution ni de transformation.

Kinji Imanishi récuse toute approche statisticienne des espèces, il récuse la notion même de population. Il ne croit pas à la survenue par hasard du caractère favorable. Il en vient à des scénarii étranges, où la girafe perdante, au lieu de mourir de faim, va voir ailleurs s'il n'y aurait pas un autre arbre à brouter... K. Imanishi est hostile à la prise en compte de la mort. Mais en réalité si la girafe perdante n'a pas besoin de mourir de faim (p. 59), c'est qu'elle engendre en moyenne moins de descendance que les autres girafes : mais l'auteur est rétif à la notion de moyenne, puisqu'il n'utilise pas d'argument statistique. Par conséquence il conçoit l'adaptation comme une tautologie (p. 60). En réalité, l'aptitude est une qualité individuelle, l'adaptation est une propriété populationnelle : les deux notions ne s'emploient pas au même niveau. Dès lors, le fait que les plus aptes survivent mène à l'adaptation de la population. Il ne s'agit pas d'une tautologie parce que nous changeons de niveau de complexité et d'observation. Mais Imanishi est rétif à appréhender l'échelle populationnelle. Autre accusation typique à l'encontre de Darwin, c'est de ne pas avoir expliqué l'origine de chaque variation (p. 65). Mais justement, Darwin y renonce et se préoccupe des conséquences de variations individuelles spontanées (et manifestes) à l'échelle de la population, niveau

d'appréhension que refuse d'accepter Imanishi. Enfin, faille de perception classique, elle aussi, l'oubli de la profusion du vivant. Page 99, l'auteur ne comprend pas que la mort sélective est inéluctable si l'on veut bien prendre en compte le nombre de petits faits à chaque génération. Ce nombre est gigantesque : les téléostéens marins⁴ peuvent féconder plusieurs millions d'œufs lors de la ponte d'une seule femelle, le record étant détenu par le poisson-lune avec 300 millions d'œufs pour la ponte d'une seule femelle. Les taux de reproduction sont bien supérieurs à ce que les milieux peuvent supporter, ce qui rend l'élagage de la population inévitable. Le chapitre s'intitule « Il est arrivé au darwinisme d'être ébranlé » (p. 69), mais l'auteur, même en 1980, est partial : il ne se demande pas s'il est arrivé au darwinisme d'être expérimentalement corroboré !

Une épistémologie décalée...

L'auteur exprime des divergences épistémologiques profondes quant à la manière dont la science s'élabore. Page 43, l'expérience est récuse pour trancher l'hypothèse de l'hérédité des caractères acquis... Mais quoi d'autre en science biologique que l'expérience pour trancher une question ? Page 56, ce serait une faiblesse de l'évolution darwinienne que de faire des inférences. Quelle science n'en fait pas ? (voir à ce sujet Lecointre 1997 ; 2021). À propos du Darwinisme (p. 127) : « [...] échafauder une théorie de l'évolution qui néglige les réalités universelles, c'est bâtir une tour sur le sable. » Mais qui statue sur ce qu'est une « réalité universelle » ? Le soleil qui se lève à l'Est et se couche à l'Ouest est une réalité universelle... Aux yeux de tous les humains, le soleil tourne autour de la Terre. Imanishi met sur pied d'égalité l'intuition et le raisonnement (p. 170) :

« Comme c'est une intuition, je me trompe peut-être. On peut certainement se tromper ; mais se tromper aussi quand on raisonne, ce n'est jamais exclu [...] Je pense pour ma part que l'analogie à laquelle m'a conduit l'intuition révèle mieux la réalité des choses qu'un raisonnement tordu. »

Nous avons une nette impression qu'il n'existe pas pour lui de critères épistémologiques bien établis : au motif qu'aux États-Unis l'évolution et la création sont enseignées dans les écoles (le fameux *Balanced Treatment*, voir Baudouin et Brosseau, 2013 ; Lecointre, 2018), il demande à ce que sa théorie de l'évolution soit enseignée également (p. 180). Dans sa note finale, nous comprenons que pour l'auteur, plusieurs théories peuvent être vraies en même temps. Si nous nous opposons à cela, il ne s'agirait alors plus de science mais de foi. La

⁴ Poissons osseux d'anatomie moderne, et qui concerne 31 000 espèces, à savoir 94 % des espèces de poissons connus.

vocation unificatrice des théories en science n'est pas de mise. Il nous reste à nous demander ce qui peut rester de l'apport de Kinji Imanishi en science de l'évolution.

... Mais une résistance aux abus de l'époque

L'auteur voit juste quand il pose que la véritable différence entre J.-B. Lamarck et C. Darwin, c'est que la variation se produit au bénéfice de son porteur chez Lamarck, et indépendamment des besoins du porteur chez Darwin. En outre, Imanishi s'exprime à une époque où la biologie étant géocentrée, il était très difficile de penser une transmission d'une génération à l'autre qui ne soit pas génétique. D'où sa crispation visionnaire contre le réductionnisme génétique (qui d'ailleurs ne provient nullement de Darwin, puisque celui-ci ignorait l'existence des gènes).

Qu'est-ce qui a changé depuis 1980 ?

De son vivant, Imanishi fait face à une biologie très centrée sur le gène, régisseur de tout ce qui se passe dans un organisme, architecte du développement embryonnaire et détenant quasiment le monopole de ce qui se transmet à la génération suivante. En 1976, Richard Dawkins exprimait cette prééminence du gène en nous décentrant de nous-mêmes par sa célèbre formule selon laquelle notre phénotype était ce que les gènes avaient trouvé de mieux pour se perpétuer dans l'espace et dans le temps. Il n'est pas exclu que ce réductionnisme ait joué un grand rôle dans l'aversion de Kinji Imanishi pour le néodarwinisme de son époque, lui qui plaidait pour une vision plus intégrative de l'évolution. Cependant, les contours de la théorie de l'évolution ont bien changé. Voyons comment, dans les grandes lignes. Examinons d'abord sous quelles conditions générales nous pensons aujourd'hui qu'une population d'entités puisse être soumise à la sélection naturelle.

Premièrement, il faut qu'il y ait variation, c'est-à-dire une production de variants, de versions d'un même trait chacune représentée par plusieurs individus.

Deuxièmement, il faut qu'il y ait transmission, c'est-à-dire que le variant puisse, d'une manière ou d'une autre, être représenté par d'autres entités ultérieures. Nous sommes obnubilés par la reproduction sexuée, mais celle-ci n'est pas la seule façon de transmettre des propriétés à d'autres entités individuelles : la division cellulaire d'une cellule mère à deux cellules filles est un mode de transmission, l'adoption d'une conformation macromoléculaire tridimensionnelle par contact ou bien l'apprentissage de pratiques techniques en sont d'autres.

Troisièmement, il faut qu'il y ait des contraintes. En effet, sans contraintes les variants verront leur fréquence

osciller aléatoirement au cours du temps dans une population devenue infinie puisque sans contraintes. C'est ce que nous appelons la dérive. Cependant, aucune population, d'aucune entité quelle qu'elle soit (même seulement moléculaire) n'est infinie. Nous vivons dans un monde fini, et pas seulement car il est aussi hétérogène et complexe. Les entités rencontrent forcément, tôt ou tard, des différences de situation, des contraintes qui font que leur accroissement numérique rencontre des limites de toutes sortes. Ces limites sont telles que seuls les variants momentanément capables de se transmettre le plus efficacement se maintiendront ou verront leur fréquence augmenter, nous retrouvons là le succès reproductif différentiel, que nous pouvons généraliser à un succès différentiel de transmission.

Deux de ces trois conditions ont beaucoup changé dans la biologie des vingt dernières années : la variation et la transmission.

Aujourd'hui, la variation génétique n'est plus la seule variation possible et la transmission sexuée n'est plus la seule transmission. Ce n'est pas la théorie de l'évolution par le moyen de la sélection naturelle qui change mais, en réalité, le statut du gène. Au-delà des variations génétiques, d'autres variations se produisent aux échelles cellulaires, tissulaires, comportementales sans que celles-ci soient facilement descriptibles du point de vue du déterminisme génétique simple. En réalité, les gènes ne sont plus des régisseurs ou des contrôleurs absolus, mais seulement des partenaires. Chaque niveau d'intégration de l'organisme peut manifester des variations non inscrites au niveau des gènes. Ainsi, les langues varient et sont transmises elles aussi. Chez les humains, elles conditionnent même assez lourdement le choix des partenaires sexuels. Pour autant, personne n'irait inventer le gène du français ou le gène du chinois. Cela est vrai à d'autres échelles d'observation : nous savons aujourd'hui que des cellules somatiques (les cellules d'un même corps) présentent entre elles de la variation génétique. Comme ces cellules se divisent par mitoses, ces variations sont transmises, et sont donc susceptibles de subir au sein même du corps des effets sélectifs. Ces constats sont courants aujourd'hui dans les neurosciences, en immunologie, en cancérologie (Thomas, 2019) par exemple.

De même, le concept de transmission a changé. Si les gènes ne sont plus des notaires qui régiraient à eux seuls le patrimoine transmis à la génération suivante, il a été démontré depuis longtemps qu'un individu d'une espèce sexuée transmet à sa descendance beaucoup plus que les gènes de ses cellules sexuelles. L'individu transmet des facteurs chimiques, des symbiotes, des comportements, des habitudes alimentaires, des capacités techniques acquises par voie d'apprentissage, et même des environnements. L'ensemble de ce qui est transmis se

désigne sous le terme d'hérédité inclusive, ou encore d'hérédité étendue. Examinons de quoi celle-ci est faite.

Une mère transmet à son enfant, après sa naissance, son microbiote intestinal. Et nous savons aujourd'hui à quel point celui-ci est important pour la santé et le phénotype de l'individu. Il en va de même pour la flore cutanée. Par exemple, une phylogénie des acariens du microbiote cutané résidente du genre *Demodex*⁵ a été faite, elle correspond parfaitement à la généalogie des familles humaines qui les portent et se les transmettent... par voie cutanée (Palopoli *et al.*, 2015). Cela signifie que cette transmission de génération en génération est assez fidèle et pérenne. Aujourd'hui, la santé et la performance du phénotype s'appréhendent à travers la notion d'holobionte, c'est-à-dire l'ensemble des espèces qui composent un organisme et ses microbiotes. Il est donc important d'intégrer le fait que les êtres vivants, humains compris, ne sont jamais seuls (Sélosse, 2017) mais fonctionnent comme des *consortia* d'espèces dont les partenaires se transmettent à leur manière (bactéries, champignons, acariens, etc.) aux holobiontes de la génération suivante.

On parle aujourd'hui beaucoup d'épigénétique : l'individu a vécu des expériences qui, pour certaines, laissent des marques moléculaires associées à la séquence d'ADN (acide désoxyribonucléique) sans changer la séquence elle-même, mais qui changent les conditions de son expression. Ces marques sont transmises à la descendance. Il s'agit d'une hérédité de court terme, quelques générations tout au plus, suite à quoi ces marques s'effacent ou sont remplacées par d'autres. Par ailleurs, chez beaucoup d'espèces, le soin parental est une condition de survie pour la descendance. Le soin parental contribue donc aussi à la transmission des traits, et pas seulement les gènes. Voilà qui aurait certainement plu à Kinji Imanishi.

Mais il y a plus important encore. Le développement embryonnaire participe aux conditions de transmission. C'est logique : si le gène ne régit pas tout, ni ne transmet pas tout, si les entités de l'organisme ont leur degré de liberté dans l'expression d'une variabilité et que la transmission se fait à plusieurs étages, le développement est forcément appelé à expliquer comment un trait phénotypique est transmis d'une génération à l'autre. Il n'est plus le déploiement d'un programme, mais une construction (Laland *et al.*, 2015). Un « trait phénotypique » correspond à une caractéristique d'un individu, physique ou comportementale. Le développement embryonnaire participe à la reproductibilité de ce trait à la génération suivante par effet de construction. Ce qui change surtout dans notre conception de la transmission,

c'est que l'environnement influence plus ou moins la capacité de ce trait à se déployer lors du développement de la génération suivante. L'influence de l'environnement sur le développement explique la plasticité phénotypique : le phénotype qui en ressort peut varier en fonction des conditions locales du milieu. C'est par exemple le cas chez le papillon *Precis octavia* sortant de sa chrysalide avec des couleurs différentes selon si la saison a été sèche ou humide. L'hérédité, elle aussi, est quelque peu soumise à l'environnement : les marques épigénétiques sont des traces chimiques laissées sur les séquences d'ADN en fonction de ce qu'a vécu un individu dans un environnement donné, et qui sont transmises à la génération suivante. Ces traces ne modifient pas la séquence des gènes, mais seulement les conditions de leur expression.

En outre, les organismes façonnent leur niche en modifiant l'environnement, en construisant des conditions de vie spécifiques qui modifient les paramètres physiques et chimiques auxquels seront soumis les phénotypes de la génération suivante. Les termites en sont un exemple typique, où les individus se développent dans des conditions de température et d'humidité qui ne sont pas celles qui règnent à l'extérieur de la termitière, et qui ont été stabilisés ou bien modifiés par le travail des générations précédentes. Les individus construisent donc les conditions de la sélection qui s'opère sur les générations suivantes, et transmettent aussi, d'une certaine manière, cet environnement. Il en va de même pour la construction de nids collectifs complexes chez certains oiseaux comme le *Philetairus socius*, ou de terriers chez de nombreux animaux du sol. Ce phénomène a reçu le nom de construction de niche. Elle peut changer les conditions de sélection de générations suivantes. En outre, un parasite qui est à la recherche d'un hôte pour y pondre ses œufs lègue un environnement à sa descendance, pour laquelle sa survie dépendra du choix du « bon » hôte. Ce choix participe ainsi à la transmission, en tant qu'environnement non pas construit, mais légué. Il y a donc bien aussi transmission d'environnements. Enfin, nous avons vu que, le gène ne faisant qu'impulser une cascade d'événements, le développement de l'individu participait de la transmission du phénotype, et que cette construction (et non programmation) de l'individu dépendait aussi de facteurs environnementaux. Or, il arrive que cet environnement soit construit par les générations précédentes, nous venons de le voir. Nous appelons alors hérédité écologique l'influence de l'environnement construit par leurs générations antérieures sur le développement des individus. En somme, nous pouvons considérer que chez la plupart des insectes eusociaux l'hérédité écologique est forte, car les individus bénéficient pour leur développement d'un environnement physique, chimique et nutritif construit sans lequel ils se développeraient autrement. Par exemple la caste à

⁵ *Demodex folliculorum*, acarien naturellement présent dans notre épiderme.

Tab. 1. Synthèse néo-darwinienne classique *versus* synthèse évolutionnaire étendue (d'après Laland *et al.*, 2015, modifié).

Synthèse néo-darwinienne classique (1975)	Synthèse évolutionnaire étendue (2015)
Le développement est le déploiement d'un programme.	Le développement est une construction dans laquelle interviennent des influences de plusieurs niveaux, y compris parfois des influences de l'environnement.
Les gènes contrôlent.	Les gènes impulsent, participent.
Hérédité génétique stricte.	Hérédité inclusive, incluant l'hérédité génétique, l'hérédité épigénétique, l'hérédité physiologique, l'hérédité comportementale par apprentissage, l'hérédité culturelle et l'hérédité écologique.
Les organismes sont la résultante de la sélection naturelle.	Les organismes sont la résultante <i>et les acteurs</i> de la sélection naturelle (<i>causalité réciproque</i>). Le développement peut être influencé par la construction de niche et le comportement parental, et donc le sont aussi la transmission du phénotype, et donc la sélection.
La survenue de la variation phénotypique est complètement aléatoire.	La variation phénotypique peut être orientée par la génération parentale.
Approche génocentrée. L'évolution y est fréquemment décrite comme des variations de fréquences de gènes dans une population dues à la dérive génétique ou bien la sélection naturelle, le taux de mutation, les flux populationnels.	Approche centrée sur l'organisme. Les organismes, par leurs actions, sont capables d'influer sur celles des variations qui verront le jour chez les adultes de la génération suivante et de modifier les environnements où ils seront sélectionnés. L'évolution y est énoncée en termes de traits plutôt qu'en termes de gènes : ce serait alors des changements de la distribution des traits héréditaires entre générations.

laquelle va appartenir une abeille en développement dépend de la nourriture qu'elle reçoit de la génération antérieure. Et chez beaucoup d'insectes eusociaux ces castes sont marquées par des caractères physiques bien contrastés. Il a été démontré chez les guêpes du genre *Megalopta*, à eusocialité facultative, que la plasticité développementale et la propension à l'eusocialité ont le même substrat génétique. Nous pourrions dire que, dans une certaine mesure, l'espèce s'empare en partie des conditions sélectives qui s'appliquent à elle-même. Ici encore, nous pourrions superficiellement penser qu'Imanishi eût été un précurseur comblé.

Ce n'est donc plus un unique tuyau à ADN qui transmet des phénotypes à la génération suivante, mais de multiples transmissions à différents niveaux d'organisation (des gènes aux comportements, y compris alimentaires, puis dans une certaine mesure un environnement construit) dans laquelle le développement et l'environnement interviennent. Les phénotypes ne sont pas hérités, ils sont construits au cours du développement. Et les populations d'organismes ne sont pas seulement le fruit, mais aussi la cause de l'évolution – on parle d'ailleurs à ce sujet de causalité réciproque. Les gènes, qui étaient dans la biologie d'hier un principe d'ordre, ne sont plus aujourd'hui que des impulsions, certes importantes pour lancer des cascades – des *starters*

en quelque sorte – mais en tout cas des acteurs parmi d'autres. La conséquence de cela est que la sélection naturelle s'est étendue à d'autres entités que les seuls gènes, et on parle d'ailleurs de sélection étendue dans le cadre d'une synthèse évolutionnaire étendue. Nous résumons dans le tableau (Tab. 1) les principaux changements opérés depuis le début du présent siècle, en contraste avec la synthèse néo-darwinienne classique telle qu'Imanishi l'a connue.

Peut-on y voir une réconciliation entre la vision d'Imanishi et celle du darwinisme moderne ? Oui et non. Oui parce que la théorie évolutionnaire étendue voit à sa manière les populations s'emparer de leur propre évolution : les individus sont sujets d'évolution en même temps qu'ils en sont les objets. Mais c'est bien là le seul point commun. La théorie d'Imanishi reste insoluble dans la théorie de l'évolution la plus moderne, parce que cette vision moderne ne renonce ni à la variation infinie du vivant, ni à une approche populationnelle, ni au concept d'adaptation, notions qu'Imanishi refuse dès le départ. Parce que cette vision moderne ne tisse pas de liens avec le réalisme de l'espèce cher à notre auteur japonais. Ce qui montre qu'on peut admettre le vivant comme sujet sans orthogénèse, sans réalisme taxonomique, dans un cadre darwinien modernisé. Enfin, la théorie de l'évolution en 1980, la théorie d'Imanishi et la

théorie évolutionnaire étendue ont chacune trois points focaux différents. Le point focal de la théorie de l'évolution en 1980 était le gène, celui d'Imanishi était l'espèce. Cependant, comme on le voit dans le tableau (Tab. 1), le point focal de la théorie d'aujourd'hui est l'organisme. Entre organismes, la variation continue de survenir et d'être appréhendée avec des raisonnements populationnels qu'Imanishi refusait. Cette vision moderne plus intégrative, parce que centrée sur l'organisme et ses actions, est la façon dont une approche darwinienne de l'évolution a répondu à certaines questions qu'Imanishi posait aux sciences de son époque. Pour autant, il n'en aura pas été le précurseur.

Nous ne sauverons pas le monde avec une théorie fautive

Que dire de la préface de Frans de Waal ? Qu'il a été généreux en mettant l'accent sur l'apport de Kinji Imanishi en primatologie, ce qui lui permet de laisser sous silence les lacunes ou les incompréhensions de cet auteur en matière d'évolution. Que dire de la postface d'Augustin Berque ? Qu'une théorie scientifique n'est pas recevable par compassion, au motif qu'elle n'aurait pas été entendue de la communauté scientifique internationale en son temps, ou au motif qu'elle émanerait d'une culture autre qu'occidentale. La postface nous invite à lire Imanishi avec sérieux pour étayer une écologie moderne à l'heure où la planète fait face à des défis environnementaux sans précédent. Cependant, ces urgences n'ont rien à voir avec la rigueur épistémologique et ne sauraient donc justifier que nous acceptions une théorie fautive. Fautive parce qu'aveugle à la variation intraspécifique. D'autant qu'il existe un darwinisme non réductionniste, celui de la théorie évolutionnaire étendue, qui répond aux plus pertinentes des questions que posait Kinji Imanishi. C'est la théorie dont l'écologie moderne a besoin, d'autant qu'elle est plus intégrative que le néodarwinisme du XX^e siècle ne l'a jamais été.

Références

- Barrett R.D.H., Laurent S., Mallarino R., Pfeifer S.P., Xu C.C. Y., Foll M., Wakamatsu K., Duke-Cohan J.S., Jensen J.D., Hoekstra H.E., 2019. Linking a mutation to survival in wild mice, *Science*, 363, 6426, 499-504, <https://doi.org/10.1126/science.aav3824>.
- Baudouin C., Brosseau O., 2013. *Enquête sur les créationnismes. Réseaux, stratégies, objectifs*, Paris, Belin.
- Darwin C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, London, John Murray. Trad. fr. : *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*, Paris, La Découverte, 1989.
- Darwin C., 1871. *The descent of Man, and selection in relation to sex*. Trad. Fr. : *La filiation de l'Homme et la sélection liée au sexe*, Paris, Éditions Honoré Champion, 2013.
- Donihue C.M., Kowaleski A.M., Losos J.B., Algar A.C., Baeckens S., Buchkowski R.W., Fabre A.-C., Frank H.K., Geneva A.J., Reynolds R.G. et al. 2020. Hurricane effects on Neotropical lizards span geographic and phylogenetic scales, *PNAS*, 117, 19, 10429-10434, <https://doi.org/10.1073/pnas.2000801117>.
- Gayon J., 2019 [2^e éd.]. *Darwin et l'après-Darwin*, Paris, Éditions Matériologiques.
- Gould S. J., Lewontin R., 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 205, 1161, <https://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>.
- Imanishi K., 2022 [1^{re} éd., en français, 2015]. *La liberté dans l'évolution : le vivant comme sujet*, Marseille, Wildproject. Traduit de : *Shutaisei no shinkaron (主体性の進化論)*, Tokyo, Chuō Kōronsha, 1980 [traduction de Augustin Berque].
- Laland K.N., Uller T., Feldman M.W., Sterelny K., Müller G. B., Moczek A., Jablonka E., Odling-Smee J., 2015. The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 282, 20151019, <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>.
- Lecointre G., 1997. Évolution et molécules : Denton en crise, in Tort P. (Ed.), *Pour Darwin*, Paris, Presses universitaires de France, 693-729, https://glecointre.mnhn.fr/docs/011_PUB11.pdf.
- Lecointre G., 2018. *Les sciences face aux créationnismes. Ré-expliciter le contrat méthodologique des chercheurs*, Versailles, Quae.
- Lecointre G. (Ed.), 2021 [2^e édition]. *Guide critique de l'évolution*, Paris, Belin Éducation.
- Palopoli M.F., Fergus D.J., Minot S., Pei D.T., Simison W.B., Fernandez-Silva I., Thoemmes M.S., Dunn R.R., Trautwein M., 2015. Global divergence of the human follicle mit Demodex folliculorum: Persistent associations between host ancestry and mite lineages, *PNAS*, 112, 52, 15958-15963, <https://doi.org/10.1073/pnas.1512609112>.
- Sélosse M.-A., 2017. *Jamais seul. Ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations*, Arles, Actes Sud.
- Thomas F. 2019. *L'abominable secret du cancer*, Paris, HumenSciences.
- Villa S.M., Altuna J.C., Ruff J.S., Beach A.B., Mulvey L.I., Poole E.J., Campbell H.E., Johnson K.P., Shapiro M.D., Bush S.E., Clayton D.H., 2019. Rapid experimental evolution of reproductive isolation from a single natural population, *PNAS*, 116, 27, 13440-13445, <https://doi.org/10.1073/pnas.1901247116>.