

Texte de la 16^{ème} conférence de l'Université de tous les savoirs réalisée le 16 janvier 2000 par Jean Gayon

La théorie de l'Évolution : Que signifie “ darwinisme ” aujourd'hui ?

L'idée d'une transformation des espèces dans le cours des temps géologiques remonte à la fin du dix-huitième siècle. Le nom de Lamarck est à juste titre souvent mentionné comme une étape capitale dans la maturation de cette idée. Toutefois il n'est guère possible de parler d'une théorie de l'évolution avant Darwin. Si le livre publié en 1859 par Darwin sous le titre *L'Origine des espèces* a tant marqué les esprits, c'est entre autres parce que ce livre était entièrement consacré à présenter, en 490 pages, une théorie consistant à justifier l'idée que les espèces descendent les unes des autres en se modifiant, et à expliquer le processus indéfiniment continué de modification des espèces par une hypothèse que Darwin appelait “ sélection naturelle ”.

Après Darwin, de nombreuses théories concurrentes ont été proposées. Mais il est clair que le sort de la théorie de l'évolution est demeuré associé au nom de Darwin plus qu'à tout autre. En témoigne l'importance exceptionnelle, dans tous les débats sur l'évolution de la fin du dix-neuvième siècle et de la totalité du vingtième siècle, du mot “ darwinisme ”. Les spécialistes de l'évolution pourraient sans doute aujourd'hui se dispenser de toute référence à Darwin. Cependant ils ne le font pas, ni dans leurs discussions savantes, ni face au public. L'on ne peut être qu'impressionné par l'insistance avec laquelle les débats généraux les plus récents sur l'évolution ont été formulés et appréciés dans un langage qui fait explicitement référence à l'auteur de *L'Origine des espèces*. En particulier, depuis le milieu des années 1970, l'on a vu fleurir une littérature considérable sur des alternatives possibles au “ néodarwinisme ” et, corrélativement une littérature non moins abondante sur la vitalité de celui-ci.

Cette référence persistante d'une discipline scientifique bien établie à un individu constitue une situation assez exceptionnelle dans l'histoire de la science contemporaine. Je me propose de clarifier le sens de cette référence. Que signifie, aujourd'hui, pour un(e) biologiste de l'évolution de se dire “ darwinien ” ou “ non-darwinien ? En répondant avec précision à cette question, j'espère contribuer, en tant que philosophe, à une meilleure compréhension de l'état actuel de la théorie de l'évolution, et de ce que cela signifie, précisément, que ce soit une “ théorie ”. Je montrerai en particulier que les critiques modernes du darwinisme peuvent se ranger en deux grandes catégories, que je forge à partir des réflexions philosophiques spontanées de Darwin lui-même sur le statut du principe de sélection naturelle.

1. Critères d'évaluation

Le darwinisme est une tradition de recherche qui, en tant que telle, ne peut être identifiée avec la pensée de Darwin prise en bloc. Nombreuses sont les idées de Darwin qui n'ont pas grand rapport avec ce que l'on entend aujourd'hui par “ darwinisme ”. Par exemple la théorie darwinienne de l'hérédité, ou théorie de la “ pangenèse ” implique la forme la plus radicale d'hérédité des caractères acquis qui ait jamais été proposée. Elle n'est “ darwinienne ” qu'au sens où elle a été soutenue par Darwin. Mais elle n'a rien à faire aujourd'hui avec les débats sur la validité de ce qu'on appelle communément le “ darwinisme ” en théorie de l'évolution.

Pour comprendre le sens de la référence des évolutionnistes à Darwin, il convient de construire une hypothèse sur la nature de la relation entre le modèle (Darwin) et la copie (darwinisme). C'est ce que fait plus ou moins intuitivement tout évolutionniste qui fait usage

des qualificatifs “ darwinien ” et non-darwinienne ”. Je crois cependant que l’on peut introduire un peu plus de rigueur en la matière qu’on ne le fait d’ordinaire, et qu’il n’est pas aberrant d’explorer l’hypothèse selon laquelle il y a une réelle continuité entre certains éléments de la pensée évolutionniste de Darwin, et le darwinisme d’hier et d’aujourd’hui. À la différence de la plupart des savants de la fin du dix-neuvième siècle que plus aucun savant ne lit sauf s’il s’intéresse à l’histoire des sciences, Darwin n’a cessé d’être republié et lu tout au long du vingtième siècle par de nombreux biologistes. Il n’est donc pas aberrant de penser qu’il existe un rapport causal objectif entre le texte darwinien et le “ darwinisme ”.

Les réflexions spontanées de Darwin sur le statut philosophique du principe de sélection naturelle peuvent nous aider à cerner la nature de ce rapport. Darwin a utilisé trois termes pour qualifier le statut philosophique de la sélection naturelle: “hypothèse”, “théorie”, et “pouvoir”. Les deux premiers se rapportent à la justification de la sélection naturelle. Le troisième intervient dans des contextes différents, et concerne la signification causale de la sélection naturelle.

La distinction entre “ hypothèse ” et “ théorie ” de la sélection naturelle est exprimée dans *La Variation des animaux et des plantes sous l’action de la domestication* (1868), où le naturaliste s’efforce de répondre aux savants et philosophes qui avaient mis en doute la scientificité de la démarche darwinienne dans *L’Origine des espèces* :

“ Dans les recherches scientifiques, il est licite d’inventer une *hypothèse* quelconque; si celle-ci explique de grandes classes de faits indépendants, on l’élève au rang de *théorie bien établie*.

On peut envisager le *principe* de sélection naturelle comme une *simple hypothèse, rendue cependant probable* par ce que nous savons positivement de la variabilité des êtres organiques à l’état de nature, de la lutte pour l’existence, de la préservation quasiment inévitable des variations qui s’ensuit, et de la formation analogique des races domestiques.

Or cette hypothèse peut être testée – et c’est là à mon sens la seule manière honnête et légitime d’aborder la question dans son ensemble – *en examinant si elle explique plusieurs grandes classes de faits indépendants*, tels que la succession géologique des êtres organiques, leur distribution dans les temps passés et présents, leurs affinités mutuelles et leurs homologies. Si le principe de sélection naturelle *explique bien* ces grands ensembles de faits, elle doit être acceptée ”. (Darwin [1868] 1972, vol. 7, p. 9 ; nous soulignons).

La précision philosophique de ces propos doit être soulignée. Darwin était bien informé sur le vocabulaire technique de ce que l’on commençait à appeler à l’époque la “ philosophie des sciences ”, tout particulièrement la philosophie des “ sciences inductives ”. Ce vocabulaire lui permet de présenter la structure argumentative de *L’origine des espèces* avec une remarquable clarté, ce qu’il n’avait pas fait de manière explicite dans l’ouvrage de 1859.

Lorsque Darwin parle de la sélection naturelle comme une “simple hypothèse” rendue probable par certaines classes de faits, il pense aux cinq premiers chapitres de *L’origine*, où la sélection naturelle est donnée comme la conclusion d’un raisonnement fondé sur une série de prémisses ayant valeur de généralisations empiriques (taux de reproduction des organismes, limitation des ressources, faits de variation et d’hérédité). Il faut aussi noter l’allusion à la “formation analogique des races domestiques”. Celle-ci n’est pas à proprement parler une prémisses de l’argument que nous venons d’évoquer ; la sélection artificielle a valeur de

modèle expérimental analogique, destiné à convaincre le lecteur de l'efficacité du processus de sélection dans la modification des espèces.

La "théorie bien établie" de la sélection naturelle fait référence à la seconde moitié de *L'origine des espèces* (Chap. 7-12), où la sélection joue le rôle d'un principe qui explique diverses classes de faits indépendants (extinction, divergence, distribution géographique des espèces, affinités morphologiques, embryologie comparée). De là résulte une seconde stratégie de justification de la sélection naturelle, une justification par les conséquences de l'hypothèse, autrement dit par sa capacité explicative.

Il y a ainsi pour Darwin deux niveaux de justification de la sélection naturelle. Le premier consiste en arguments qui rendent plausible l'existence du processus de sélection naturelle. Ceci est d'autant plus important que *L'Origine des espèces* ne fournit aucune preuve directe d'un quelconque cas de sélection naturelle ; il n'a d'ailleurs été possible de construire de manière satisfaisante une telle preuve directe avant la fin des années 1940, soit près d'un siècle après la parution de *L'Origine*. Le second niveau de justification est fondé sur le pouvoir explicatif et unificateur de l'hypothèse. Le diagramme représenté sur la figure 1 récapitule la double stratégie de justification de l'hypothèse de sélection naturelle.

Cette méthodologie est conforme à la stratégie newtonienne traditionnelle de confirmation des hypothèses. Celle-ci repose sur l'idéal de la *vera causa*, la cause "vraie et non fictive", suggérée par des données empiriques, et confirmée par les phénomènes indépendants qu'elle explique. Darwin était conscient d'avoir composé *L'Origine des espèces* en référence à cette conception de la science, très en vogue chez les physiciens du milieu du dix-neuvième siècle. Il en avait pris connaissance dans lesquels Herschel et Whewell l'avaient exposée. Cette période correspond à celle dans laquelle Darwin a formé l'hypothèse de sélection naturelle (Hull 1973, Kavaloski 1974, Ruse, 1975).

Le troisième terme philosophique employé par Darwin pour qualifier le statut de la sélection naturelle est celui de *pouvoir*. Il utilise fréquemment ce terme, synonyme traditionnel de ceux de "cause" ou d'"agent", pour signifier la capacité quasi illimitée de la sélection naturelle à améliorer l'adaptation des organismes à leur environnement. Voici deux extraits illustrant l'idée que la sélection a un pouvoir transformateur illimité :

" On peut dire que la sélection naturelle scrute à chaque instant et dans le monde entier, les variations les plus légères ; elle repousse celles qui sont nuisibles, elle conserve et accumule celles qui sont utiles ; elle travaille en silence, insensiblement, partout et toujours, dès que l'occasion s'en présente, pour améliorer tous les êtres organisés relativement à leurs conditions d'existence organiques et inorganiques " (Darwin 1859 : 84).

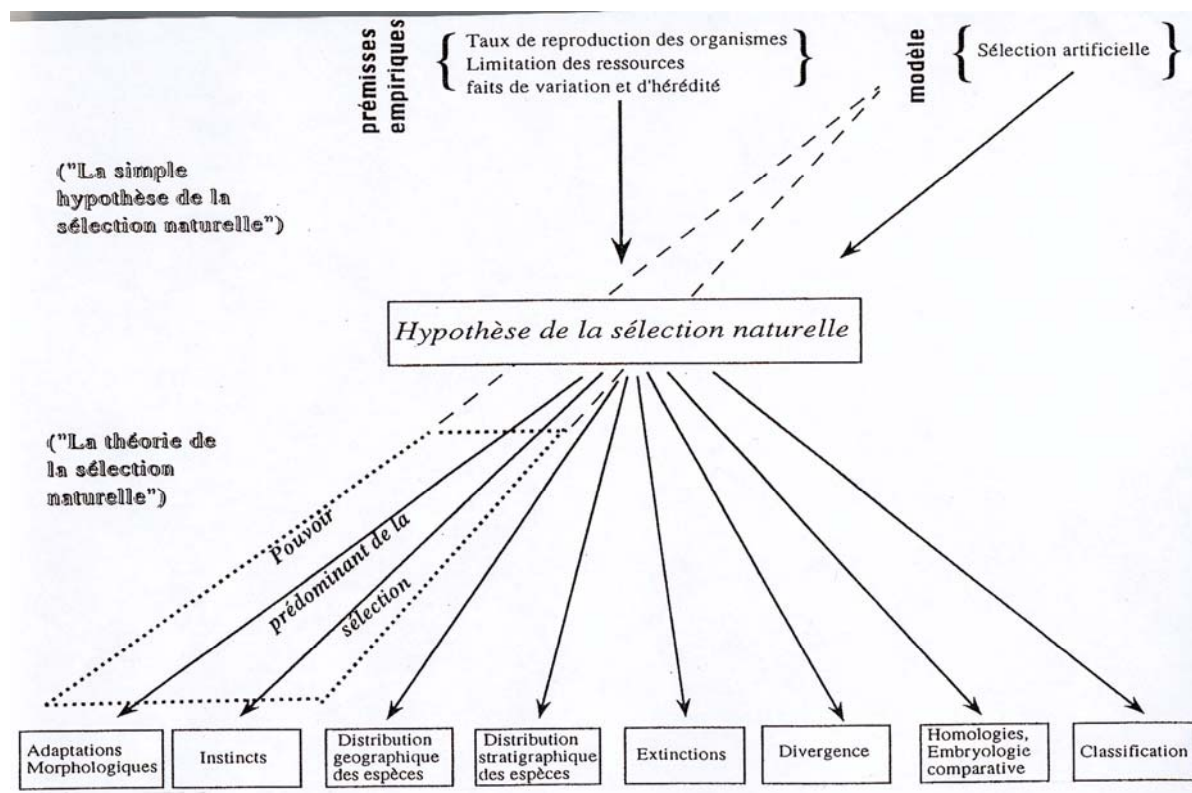
Dans le chapitre conclusif de *L'Origine*, l'on trouve une formule encore plus forte, qui renforce donne prise à la critique, souvent adressée à Darwin par ses contemporains, selon laquelle il aurait remplacé le Dieu providentiel de la théologie naturelle par la sélection :

" Quelle limite pourrait-on fixer à ce pouvoir agissant continuellement à travers les temps, et scrutant rigoureusement la constitution, la conformation et les habitudes de chaque créature, pour favoriser ce qui est bon et rejeter ce qui est mauvais ? Je ne peux concevoir aucune limite à ce pouvoir qui adapte lentement et admirablement chaque forme aux relations les plus complexes de la vie. Même si l'on ne regardait pas au delà, la théorie de la sélection naturelle me paraît en elle-même probable " (Darwin 1859 : 236).

Au delà de l'effet rhétorique, quel est le sens précis des déclarations de Darwin sur le "pouvoir prédominant" (*paramount power*) de la sélection ? L'ouvrage de 1868 sur *Variation* fournit les formules les plus précises :

" J'ai parlé de la sélection comme d'un pouvoir prédominant, quoique son action dépende absolument de ce que nous appelons par ignorance la variabilité spontanée ou accidentelle... Les variations de chaque créature sont déterminées par des lois fixes et immuables. Mais ces lois n'ont aucun rapport avec la créature vivante qui résulte graduellement du pouvoir de la sélection, que ce pouvoir soit naturel ou artificiel... Bien que la variabilité soit absolument nécessaire, il nous suffit d'observer des organismes complexes et remarquablement adaptés pour comprendre que la variabilité est dans une position subordonnée par rapport à la sélection ". (Darwin [1875] 1972, vol. 8 : 426).

La thèse du " pouvoir prédominant " de la sélection consiste à dire que celle-ci est la force principale qui oriente le changement des espèces. Darwin ne dit jamais d'ailleurs que la sélection naturelle est la seule force qui accomplit le changement évolutif. Il y en a d'autres, comme la variation spontanée, les corrélations de croissance, l'effet d'usage et de non-usage. Mais la sélection naturelle intervient donc comme un facteur régulateur *a posteriori*, capable par là même de l'emporter sur les autres facteurs de variation, sur lesquels il s'appuie. La thèse du " pouvoir prédominant " de la sélection, en dépit de sa formulation emphatique, ne porte que sur un aspect particulier de la théorie, l'explication du changement adaptatif. Bien que cette thèse soit essentielle à Darwin, elle ne doit pas être confondue avec la représentation de la sélection comme principe unificateur et explicatif de l'histoire naturelle de la vie dans son ensemble. La modification adaptative est une chose; l'extinction, la distribution géographique des espèces, leur diversité, les rapports entre embryologie et évolution en sont une autre (Cf fig. 1).



En quoi les catégories philosophiques spontanées de Darwin nous aident-elles à comprendre les querelles sur la vitalité ou l'obsolescence du darwinisme dans l'évolutionnisme

contemporain ? Nous pouvons nous autoriser à durcir une distinction qui, sans être pleinement claire chez Darwin, n'y est pas moins présente. Il convient en effet de distinguer la capacité explicative de la sélection naturelle, et ce que Darwin appelait le “ pouvoir ” de la sélection. La thèse du “ pouvoir prédominant ” de la sélection concerne les adaptations : les adaptations sont l'effet causal immédiat du processus de sélection. En revanche, les extinctions, la divergence, la distribution stratigraphique fossiles, l'allure générale de la classification des êtres vivants, sont des effets indirects, et plus ou moins lointains, de la sélection naturelle. Ces phénomènes illustrent pour Darwin la capacité explicative de l'hypothèse de sélection naturelle, sa capacité à rendre intelligibles et unifier tous les aspects de l'histoire de la vie, l'adaptation des organismes n'étant que l'aspect le plus immédiat de cette histoire.

Cette distinction entre capacité explicative du principe de sélection et pouvoir causal immédiat de la sélection suggère un classement des défis contemporains au darwinisme, que nous allons maintenant examiner.

2. Classification des critiques du darwinisme

Depuis les années 1970, deux catégories majeures de critiques ont été formulées à la théorie synthétique de l'évolution, c'est-à-dire à la forme moderne du darwinisme. La première consiste à contester que la sélection naturelle ait la capacité d'expliquer toutes les classes de faits invoquées par Darwin. L'on dénie par exemple que la sélection naturelle suffise à expliquer les extinctions, ou l'allure de la documentation fossile (en particulier ses lacunes), ou encore les rapports entre embryologie et évolution. Ce genre de critique a été particulièrement développé dans le contexte de la paléobiologie. Mais les critiques émanant de la biologie du développement et de la morphologie relèvent souvent du même esprit. Il s'agit fondamentalement de récuser des modèles explicatifs qui demandent trop au principe de sélection naturelle. Ces critiques visent la structure globale de ce que Darwin appelait la “théorie” de la sélection naturelle, sa prétention explicative, et son pouvoir d'unification de l'histoire naturelle de la vie.

L'autre genre de critique consiste à contester que la sélection naturelle ait un pouvoir illimité et permanent d'amélioration des adaptations. Est alors visé ce que Darwin appelait le “ pouvoir prédominant ” de la sélection.

2.1 Critiques portant sur la capacité explicative de la sélection naturelle

La plupart des critiques depuis les années admettent que la sélection naturelle est une explication satisfaisante des adaptations, mais n'est pas un principe suffisant, ni même parfois pertinent pour expliquer telle ou telle autre grande classe de phénomènes évolutifs. Les débats des trente dernières années sur la macroévolution ont été un lieu privilégié de ce genre de critique. Le cas le plus simple est sans doute celui des extinctions. Les travaux de David Raup, résumés dans un livre de synthèse paru en 1991, nous serviront ici de cas exemplaire.

L'interprétation darwinienne classique des extinctions dit schématiquement ceci : à mesure que la sélection naturelle transforme les espèces en vertu d'une concurrence entre individus, certaines espèces se révèlent être moins efficaces que d'autres dans cette course à l'adaptation ; ces espèces voient leurs effectifs se réduire, tandis que d'autres envahissent leur niche écologique. L'extinction résulte donc principalement de facteurs biotiques (concurrence inter-spécifique). Raup ne conteste pas que l'extinction des espèces ne soit explicable de cette

manière dans beaucoup de cas. Mais il refuse que toutes les extinctions, en particulier les extinctions de masse, s'expliquent ainsi. Avec d'autres paléontologues et physiciens, il a proposé d'expliquer les extinctions de masse par des perturbations brutales de l'environnement physique – par exemple la collision de la Terre avec des météorites de grande taille – donc par des facteurs non biotiques. Le phénomène de l'extinction est alors expliqué par des causes qui ne tiennent pas d'abord à la concurrence entre les espèces, ou plus généralement à leurs interactions écologiques.

Cette interprétation a défrayé la chronique. Je ne la mentionne que pour bien situer la nature du défi adressé au darwinisme. Raup déclare qu'il ne conteste pas "la sélection naturelle de Darwin". Celle-ci, dit-il, demeure la seule explication possible des adaptations. Mais la sélection ne saurait à elle seule produire les extinctions de masse, ni la diversification des formes qui a en a résulté, du fait de la libération de niches écologiques qui en résulte. Dans le schéma de la fig. 1, Raup refuserait donc de faire figurer deux des "boîtes" figurant en bas du diagramme (extinction et divergence).

À partir de cet exemple, il est facile de comprendre le sens d'autres proclamations non darwiniennes. La divergence des espèces, et les patrons phylogénétiques ont été des cibles préférées des paléobiologistes ouvertement "non-darwiniens". La théorie des équilibres ponctués (Eldredge & Gould 1972) est fondamentalement dirigée contre une vision de l'histoire de la vie qui dérive la cladogenèse et l'allure générale de l'arbre de la vie de la seule sélection naturelle. Des critiques semblables sont souvent formulées par des spécialistes de la mécanique du développement et de la morphologie. L'on fait alors valoir des contraintes de développement, voire des lois de l'organisation, qui rendraient intrinsèquement insuffisante toute théorie de l'évolution qui chercherait à subordonner l'ensemble des phénomènes à l'action graduelle de la sélection naturelle (cf. par ex. Goodwin 1984). La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire relève aussi d'un même esprit. Elle ne conteste pas que la sélection naturelle explique la genèse des adaptations, mais soutient qu'au niveau moléculaire (en particulier au niveau de l'ADN), la majorité des mutations sont neutres, et se trouvent éliminées ou fixées par la dérive génétique aléatoire (Kimura 1968).

2.2. Critiques portant sur le pouvoir adaptatif de la sélection

Les critiques du pouvoir adaptatif de la sélection naturelle sont relativement plus rares dans la littérature évolutionniste moderne. Elles étaient en revanche les plus fréquentes au début du siècle, lorsque par exemple les néo-lamarckiens proposaient une autre explication de la genèse des adaptations, ou lorsque les mutationnistes déniaient que la sélection naturelle eût le pouvoir de modifier graduellement les espèces. À l'heure actuelle, c'est surtout dans le domaine de la biologie théorique que l'on trouve une critique organisée de l'idée du pouvoir adaptatif de la sélection naturelle.

L'un des exemples les plus spectaculaires d'un discours sur les limites de ce pouvoir adaptatif s'observe dans l'œuvre de Stuart Kauffman. Dans son livre *The Origins of Order* (1993), Kauffman développe deux grands arguments visant à montrer que la complexité impose de sérieuses limites au pouvoir adaptatif de la sélection naturelle. D'une part certaines propriétés des systèmes vivants, qu'il nomme génériques, apparaissent spontanément en vertu de leur complexité intrinsèque, quelles que soient les contraintes, et en particulier les pressions sélectives qu'on leur applique. Ainsi, le rapport entre le nombre de types cellulaires dans un organisme et le nombre de gènes présents dans un organisme semble se conformer à une loi de même forme algébrique dans tous les organismes (le nombre de types cellulaires croît

comme la racine carrée du nombre de gènes). Toutefois la plupart des “propriétés génériques” ou “universaux biologiques” sont caractérisées de manière plus formelles. D’autre part, Kauffman soutient que, passé un certain degré de complexité, il y a de sérieuses limites à la capacité de systèmes soumis à sélection d’évoluer vers un plus haut niveau de *fitness* (ou “valeur sélective”), ou même de se maintenir à un certain niveau. L’idée de base est que certains degrés de connectivité dans le génome (boucles de rétroaction entre gènes de régulation) sont plus favorables que d’autres à l’action de la sélection.

Il existe d’autres voies ouvertes à la critique du pouvoir adaptatif de la sélection naturelle. Les généticiens des populations ont développé un certain nombre de modèles visant à montrer la naïveté de l’idée selon laquelle la sélection naturelle a un pouvoir d’accroissement quasi automatique de la valeur adaptative des populations. Même en l’absence de facteurs susceptibles de contrecarrer l’action de la sélection (par ex. dérive aléatoire), un processus de sélection naturelle peut avoir pour effet de diminuer la *fitness* d’une population. C’est le cas par exemple dans des modèles décrivant l’évolution d’une population dans laquelle sont mis en concurrence des gènes déterminant un comportement égoïste et un comportement altruiste : dans les plus simples de ces modèles, la sélection conduit à la diffusion des gènes égoïstes, et simultanément à la diminution de la *fitness* globale de la population. Par delà ce cas légendaire, qui rappelle un mode de raisonnement familier aux économistes, la génétique des populations a développé de nombreux modèles théoriques dans lesquels la sélection a pour effet non d’accroître, mais de diminuer la valeur adaptative globale d’une population.

3. Conclusion

Depuis près de trente ans, un débat récurrent sur la validité du “ Darwinisme ” s’est développé, qui a engendré beaucoup de confusion. Parfois la théorie synthétique de l’évolution, autrement dit la version moderne du “ néodarwinisme ” est visée. D’autres fois, la critique porte sur une strate plus ancienne, ou plus récente de l’évolutionnisme d’inspiration darwinienne.

Le darwinisme, en vertu de sa désignation même, est un processus historique. Rien n’implique *a priori* que ce terme ait recouvert des engagements théoriques homogènes. L’on peut néanmoins faire le pari que la référence obsessionnelle des biologistes de l’évolution à Darwin a une certaine cohérence conceptuelle. C’est dans cet esprit que j’ai proposé un critère simple pour évaluer les proclamations darwiniennes et anti-darwiniennes. Il y a deux manières d’être non darwinien. L’une est de contester le schéma de reconstruction de l’histoire naturelle proposé par Darwin, et de refuser la position hiérarchique que celui-ci confère au principe de sélection dans l’interprétation de l’ensemble des faits qui constituent ensemble l’histoire de la vie. C’est ce genre de critique qui a été le plus commun depuis les années 1970. En général, il ne conduit pas les auteurs à contester que la sélection naturelle soit une explication valide de la genèse des adaptations. L’autre manière d’être non-darwinien est de contester l’universalité du pouvoir adaptatif de la sélection. Dans les décennies qui ont suivi Darwin, ce fut la ligne d’attaque la plus commune contre Darwin ; l’on opposait alors à la sélection naturelle d’autres explications de la genèse des adaptations, comme l’hérédité des caractères acquis. Une telle contestation de l’hypothèse de sélection entraînait évidemment, par ricochet, la contestation de la sélection naturelle comme principe unificateur de l’histoire naturelle de la vie dans son ensemble. Aujourd’hui, la critique du pouvoir adaptatif de la sélection est devenue rare dans la communauté des biologistes, en particulier chez les naturalistes de terrain. Elle est l’affaire de théoriciens soucieux de dissoudre l’évidence apparente du concept de sélection, mais pas forcément de contester la place qui lui est

reconnue par les naturalistes de terrain. **[Cette communication résume quelques arguments développés dans Gayon 1990, 1994, 1995, 1997a, 1998.]**

Il y aurait une autre manière d'envisager les querelles récurrentes pour et contre Darwin. Le mot "darwinisme" ne renvoie pas seulement, en effet, à des débats internes à l'histoire de la biologie. Depuis ses origines, il a été associé à de larges ans de la culture contemporaine (en particulier : économie, politique, philosophie, religion). C'est là, assurément, un facteur majeur de la popularité du mot. Je n'ai pas traité de cet aspect important de la question. Il est vraisemblable, en réalité, que chez les biologistes eux-mêmes, les débats pour et contre Darwin sont en partie canalisés et entretenus par des controverses qui vont au delà de leurs querelles théoriques spécialisées. Cet aspect familier de la question ne doit pas faire oublier cependant la dimension proprement théorique des querelles sur le darwinisme. Dans le contexte d'un développement sans précédent des biotechnologies, les débats théoriques sur l'évolution, avec leur charge passionnelle propre, sont là pour nous rappeler qu'aujourd'hui comme hier, la science n'est pas seulement un ensemble de recettes pratiques, mais une tentative pour rendre intelligible la nature, tentative indéfiniment ouverte, et légitimement polémique.

Références

- 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: Murray. (Facsimile : Cambridge: Harvard University Press, 1964).
- Darwin, C. [1875] (1972). *The Works of Charles Darwin, vol. 7-8, The Variation of Animals and Plants under Domestication* [2nd ed.]. New York, AMS Press.
- Gayon J., 1990. Critics and Criticisms of the Modern Synthesis : the Viewpoint of a Philosopher". *Evolutionary Biology*, **24**: 1-49.
- Gayon J., 1994. What does "Darwinism" mean ? *Ludus vitalis* , **2**: 105-118.
- Gayon J., 1995. Neo-Darwinism, in *Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences, The Second Pittsburgh-Konstanz Colloquium in the Philosophy of Science*, G. Wolters, J.G. Lennox, P. McLaughlin (eds.), Universitätsverlag Konstanz & University of Pittsburgh Press, pp. 1-25.
- Gayon J., 1997. The paramount power of selection: From Darwin to Kauffman, in *Structures and Norms in Science, Xth International Congress of Logic, Methodology and Philosophy of Science—Florence, August 1995*, M. L. Dalla Chiara, K. Doets, D. Mundici, J. van Benthem (eds.), Dordrecht, Kluwer, pp. 265-282.
- Gayon J., 1998. *Darwinism's Struggle for Survival—Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*. Cambridge, Cambridge University Press. [éd. angl. révisée de Darwin et l'après-Darwin, Paris, Kimé, 1992].
- Goodwin B., 1984. Changing from an evolutionary to a generative paradigm in *Biology, in Evolutionary Theory: Paths into the Future*, J.W. Pollard, New York (ed.), New York, Wiley, pp. 99-120.
- Hull, D., 1973. *Darwin and his Critics*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- Kauffman S.A., 1993. *The Origins of Order: Self-Organization and Selection*. New York and Oxford, Oxford University Press.
- Kavaloski, V.C., 1974. The vera causa principle: a historico-philosophical study of a metatheoretical concept from Newton through Darwin. University of Chicago: Ph. dissertation.
- Kimura, M., Evolutionary Rate at the Molecular Level. *Nature*, **217** : 624-626.

Raup, D. 1991 *Extinction. Bad Genes or Bad Luck?*. New York, Norton and Company). Trad. fr : *De l'extinction des espèces — Sur la disparition des dinosaures et de quelques milliards d'autres*, trad. par M. Blanc, Paris, Gallimard, 1993.

Ruse, M., 1975. Darwin's debt to philosophy: an examination of the influence of the philosophical ideas of John F.W. Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin's theory of evolution. *Studies in History and Philosophy of Science*, **6**: 159-181.