

La Synthèse Moderne fut-elle vraiment une Synthèse, et que devrait donc être une synthèse évolutionnaire ?

On reconnaît en général que la Théorie Synthétique de l'Evolution ou *Modern Synthesis* (MS) a constitué le cadre de la biologie évolutive moderne en combinant l'approche darwinienne de l'évolution par sélection naturelle avec la génétique mendélienne, et en unifiant les différentes disciplines impliquées dans l'étude de l'évolution. De nombreux débats théoriques actuels en biologie prennent cette Synthèse comme un point de référence, en se demandant si on doit l'étendre (« extend »), l'agrandir (« expand ») ou la dépasser (e.g. Gould 2002, Pigliucci and Muller 2011, Gerhardt and Kirschner 2005, West-Eberhard 2003, Jablonka & Lamb 2005, Odling-Smee, Laland & Feldman 2003), ou bien simplement continuer avec (e.g. Lynch 2007). Les critiques ont proposé de nombreuses manières de compléter, réviser ou rejeter la MS. Néanmoins, les conceptions de la MS varient grandement, et sont souvent liées à l'agenda précis du philosophe ou du biologiste qui propose une perspective alternative. De plus, ses frontières temporelles et géographiques aussi bien que disciplinaires ne sont pas univoquement déterminées. Il n'y a pas à ce jour de vision de MS indépendante des usages qui en sont faits au sein des controverses scientifiques concernées. Certes, *The Evolutionary Synthesis* (Mayr and Provine (Eds.) (1980)) a servi de jalon pour les études de la MS mais cette vision rétrospective de la Synthèse repose grandement sur les convictions de l'un des principaux acteurs historiques. Il est notable, et en partie signifiant, que les premières conceptions de la MS, délivrées par Mayr ou Simpson dans les années 50 aient été élaborés pendant que celle-ci était elle-même en cours d'élaboration, ce qui bien sûr impliquait un certain biais quant à la conception de la nature de cette Synthèse. A partir de là, les perspectives ultérieures sur MS ont reposé à bien des égards sur leurs interprétations, tout en se référant à des horizons théoriques différents; il n'est donc pas surprenant que les résultats aient été partiels ou mêmes contradictoires entre eux.

La Synthèse Moderne a ainsi acquis un statut double: elle compte comme un épisode historique mais qui n'a pas été objectivement défini, et aussi comme un point de référence obligé pour toute élaboration théorique d'une synthèse évolutionnaire nouvelle ou révisée. Ceci soulève d'intéressantes questions pour le philosophe des sciences. Pour celui-ci, la manière ordinaire d'aborder la MS consiste à demander dans quelle mesure, à la lumière des récentes avancées en biologie développementale, moléculaire ou en écologie, on devrait aller au-delà de celle-ci, ou bien si l'on n'a besoin de rien d'autre que d'améliorations partielles. Dans ce symposium nous voudrions plutôt nous demander: qu'est ce que cela signifie de se référer à la Synthèse aujourd'hui ? Pourquoi devrions nous nous efforcer à la Synthèse, et - si nous voulons prendre parti vis-à-vis de la Synthèse Moderne - sur quoi portait, ou devait porter, cette Synthèse ? Que devrait accomplir une Synthèse ? Comment se rapporte-t-elle

aux standards de l'explication scientifique ? De fait, si on considère que, à côté de la coexistence bien attestée de méthodologies distinctes, de nombreux thèmes cruciaux (rôle des organismes, niveaux de sélection, légitimité de la modélisation par l'optimisation, etc.) étaient vivement débattus et sont restés controverses même parmi les fondateurs de la Synthèse, de quelle manière et dans quel sens la Synthèse moderne était-elle elle-même une authentique Synthèse ? L'une des difficultés ici est que le problème philosophique de la nature d'une synthèse est affecté par les options prises quant à ce qui compte comme une explication scientifique – un problème sur lequel les différentes disciplines impliquées dans la MS étaient en désaccord. Conséquemment, interroger la signification de la référence obligée à la MS nous force à considérer ce qui compte comme explicatif dans chaque discipline et chaque tradition de la biologie évolutive, et à examiner jusqu'à quel point les présuppositions concernant les explications correctes contraignent les possibilités et la portée de toute synthèse.

Dans le but de préciser l'angle de notre approche de la question, ce que devrait être une synthèse évolutionnaire, nous nous concentrerons d'abord sur ce que la MS, telle qu'elle s'est faite dans la période 1937-50, a été, et sur le problème de la manière dont aujourd'hui sont conçus révision et remplacement. Ce dont nous avons besoin aujourd'hui est de mieux comprendre (1) comment le cadre théorique qui a émergé dans les années 1940 aux USA était vraiment unique, ou était une version de ce qui était en l'air en plusieurs lieux (UK, mais pas seulement); et (2) comment cette version particulière est devenue la version standard après 1950. Sur ces deux problèmes nous avons besoin d'une vision plus compréhensive plus attentive aux disciplines particulières et aux contextes géographiques. Sous cette lumière nous voudrions alors contribuer à deux problèmes généraux : (3) la nature d'une synthèse évolutionnaire (si elle doit être principalement pensée en termes de théorie, comme un programme de recherche, comme un cadre métaphysique, etc.) et (4) clarifier la différence entre ce que serait une expansion de cette synthèse (en tant qu'addition de processus supplémentaires à la théorie, e.g. sélection multi niveau, construction de niche, décimation, etc.) et ce que pourrait être une authentique alternative à cette Synthèse (laquelle par exemple ne viserait pas à améliorer la théorie en prégnant en compte d'autres processus.).

The Evolutionary Synthesis and the "Creativity" of Natural Selection.

Among the many interesting contributions to our understanding of the evolutionary synthesis is the idea that the synthesis narrowed considerably over time. For example, we have the much-discussed theses of the "hardening" (Gould) and the "constriction" (Provine) of the synthesis. On both theses, the synthesis narrowed in such a way as to favor the importance of natural selection. But what does it mean exactly to favor the importance of selection? In my presentation I will focus on the claim of many contributors to the evolutionary synthesis that natural selection is the only creative agent of evolutionary change. This goes back to Darwin, but had been widely criticized in his wake. What does it mean to say that evolution is "creative?" And why would contributors to the synthesis have considered selection to be the only creative agent of evolutionary change?

Integration Rather Than Synthesis? On Rethinking the Unity of Evolutionary Biology

Over the last few years studies of the impact of molecularization on various biological disciplines have led me to change my views about what the Modern Synthesis accomplished and what should be expected of evolutionary biology as an integrated (?) interdisciplinary field. The recognition of ever more complex nesting of regulatory controls, nested in novel ways in complex hierarchical systems, interrelated and iterated in various ways, yet built from components that are amazingly stable across evolutionary time has radically altered our view of what organisms are and how they evolve. The relations between biological disciplines and the sorts of theories that we can plausibly expect in evolutionary biology have been altered by the recognition that the information extracted from DNA depends on the organization of the cells in which it is embedded and that the historicity of those cells alters what they and their 'daughters' can 'read out' of the DNA. These considerations provide a retrospective perspective on what was (and was not) accomplished in the Modern Synthesis and alter how we ought to think about an Evolutionary Synthesis. Add to this the entirely different modes of evolution that genomics and metagenomics has revealed in the microbial and sub-microbial worlds, never dreamt of in the synthesis and the need for a new form of integrated evolutionary thinking becomes yet more pressing. My presentation will amplify on these points and will outline some of the ways that (I believe) our thinking about the Modern Synthesis should be reshaped and how we need to reconceive what can be expected of a synthesis in post-genomic evolutionary biology.

Le développement de la synthèse moderne: enquête sur les revues scientifiques dédiées à l'évolution (1947-2011)

Dès ses origines explicites (J. Huxley, *Evolution, the Modern Synthesis*, 1942), et sa consolidation autour de 1950, la "synthèse moderne" s'est donné sous un double jour: un aspect disciplinaire (programme de collaboration entre diverses disciplines étudiant l'évolution), et un aspect théorique, à savoir une conception explicative générale, que le même Julian Huxley a bien résumée en 1951, tandis que le terme "théorie synthétique" venait juste d'apparaître: "Natural selection, acting on the heritable variation provided by the mutations and recombination of a Mendelian genetic constitution, is the main agency of biological evolution (Lettre de Huxley à Mayr, 1951). Si l'on observe une variabilité des noms de la "synthèse" dans la période originelle de diffusion (1950), et une variabilité significative des listes de disciplines admissibles mentionnées par les premiers synthétistes, le noyau théorique semble avoir été dès le départ extrêmement monotone chez les auteurs qui se sont réclamés du mouvement de la synthèse. Il est par ailleurs notoire que l'établissement de la synthèse moderne a est inséparable de la professionnalisation du champ de l'évolution. La création du journal *Evolution* en 1947 a constitué à cet égard un événement institutionnel majeur. Ma communication envisagera la question du développement de la synthèse (après 1950) et celle de son éclatement éventuel (après 1970) en examinant en masse la multiplication de périodiques spécifiquement consacrés à l'évolution entre 1947 et aujourd'hui. Il y en n'a longtemps eu qu'un seul; il en existait quatre ou cinq à la fin des années 1970. Il en existe aujourd'hui 32 selon la base Thompson. L'examen de ces journaux sur une soixantaine d'années devrait permettre de répondre à plusieurs questions: 1) dans quelle mesure la référence à la synthèse moderne a-t-elle explicitement structuré le domaine des études sur l'évolution biologique? 2) Comment le spectre des disciplines admissibles, et le souci de leur "synthèse" ont-ils pesé sur la structuration du domaine? 3) Dans quelle mesure le noyau théorique central défini plus haut a-t-il constitué un attracteur ou un diviseur? En examinant ces trois questions sous le prisme des revues évolutionnistes qui se sont accumulées au cours des six dernières décennies, on espère contribuer à la question apparemment inépuisable du sort de la synthèse moderne, indéfiniment présentée depuis le début des années 1970 comme tantôt "en déclin, tantôt "en expansion", tantôt comme "défunte et remplacée".

If the Synthesis Ended How Would We Know It?

Scientific research programs do not arise in a discursive or a social vacuum. They come into being discount a prior consensus, and end when a consideration, usually empirical, that they can no longer conceptually finesse gets the better of them. Bearing this uncontroversial model in mind, I will argue that the Modern Evolutionary Synthesis arose not to rebut saltationist mutationism of Bateson's or De Vries's sort, but more specifically to displace prior Darwinian theories that, in responding to mutation theory, assigned too causal a role to mutations and not enough to natural selection, treating the latter merely as eliminating mutations that happen not to be fit and retaining those that, no less accidentally, are fit. The Synthesis used mathematical population genetics to show how adaptation, speciation, and phylogenetic diversification are a lot more "creative" than that. By the very nature of its mode of representation the Synthesis rules out treating specifically ontogenetic processes as *explanantia* of evolutionary change: Organisms qua organisms do develop, of course, but they don't evolve; populations evolve, but don't develop, as Hull said during the late history of the Synthesis. This paper aims at : 1. finding statements in the primary literature that are aware of these conceptual boundaries of the Modern Synthesis; 2. asking whether the "return of the organism" brings with it eliminative conceptions of natural selection that are more than trivially like those that the Modern Synthesis displaced. Actually, the recent rise of evolutionary developmentalism is conceptually, and not just empirically, at odds with population genetics' way of representing the objects and processes of evolutionary theory, as illustrated recently by Walsh, Ariew, Matthen's 2003-2009 papers on the individual rather than populational locus of variation and retention. If so, I suspect that evo-devo, rather than modifying, extending, or expanding the Modern Synthesis, might well mean its demise as organizing evolutionary inquiry.

La génétique des populations et la nature de l'évolution: définir l'évolution selon la Synthèse Moderne.

La plupart des critiques de la théorie synthétique de l'évolution (MS) concernent son géocentrisme. La définition classique due à Dobzhansky, "l'évolution est le changement des fréquences alléliques dans la population" a été souvent contestée, du point de vue de l'Evo-Devo ou de l'écologie. Elle exprime l'idée que la génétique des populations (PG) est la science du processus de l'évolution par sélection naturelle, et la contestation de ce rôle va de pair avec la suggestion d'autres définitions de l'évolution, par ex. « evolution is the change of developmental pathways. » (Caroll 2005). Le noyau de la controverse est donc le rôle de la dynamique des allèles dans l'évolution – si elle est causale, faisant de la PG une explication causale, ou si elle y est simplement corrélée. La MS a substitué à la vision de Darwin selon laquelle l'évolution est la transformation des formes des organismes une vision de génétique des populations où l'évolution est la dynamique populationnelle des gènes, ce processus sous-tendant le précédent. Plusieurs dimensions sont en jeu ici: le rôle des populations (vs. les traits typiques aux espèces), les organismes vs. les gènes, la réductibilité de la macro à la microévolution, etc.

Néanmoins au sein de la MS elle-même des définitions rivales de l'évolution ont été proposées, de sorte que la définition géocentrique de l'évolution actuellement contestée n'était pas un dogme consensuel: par ex. Mayr écrit: ““Evolution is not a change in gene frequencies, as is claimed so often, but the maintenance (or improvement) of adaptedness and the origin of diversity. Changes in gene frequency are a result of such evolution, not its cause.” (Mayr 1997, 2093). En un mot, les auteurs de MS soutenaient en bloc que le changement de fréquence allélique allait de pair avec l'évolution, mais pas qu'il constituait, ou causait l'évolution.

Cette communication examine les différentes définitions de l'évolution dans la MS par Mayr, Dobzhanski's, Wright et Fisher, afin de déterminer, concernant les relations entre changement de fréquence de gènes et evolution, quelles ont été les positions théoriques soutenues et ainsi construire l'espace des options théoriques propres à la MS pour ce qui est du rôle de la PG dans la compréhension de l'évolution.

The 'Modern Synthesis' and Competing Concepts of Intraspecific Difference

The 'modern synthesis', especially the rise of population genetics, is generally credited with having pushed racist biology to the pseudo-scientific perimeters of the discipline. However, as historical work on controversies surrounding the first two Unesco Statements on Race makes clear, there was a lack of consensus about the scientific status of race, even among scientists whose efforts were central to the 'synthesis'. Less attention has been paid to controversies surrounding intraspecific concepts generally. The 'new systematics' brought renewed attention to the 'species problem' and hence to concepts of difference below the level of species: population, gene pool, race, ecotype, cline, subspecies, etc. Once again, scientists central to the project of the 'modern synthesis' disagreed about the status of these concepts, with their disagreements often obscured by efforts to promote the 'modern synthesis' as providing a unifying framework for biology founded in evolutionary theory. Given that scientists central to the 'synthesis' disagreed about these key concepts, the historical question emerges, in what sense was the 'modern synthesis' a genuine synthesis? More specifically, what elements were synthesized, what elements were excluded, and what elements were contentious? This paper asks these questions about intraspecific concepts of difference and considers ways in which Mayr's and Dobzhansky's promotion of the distinction between 'typological' and 'population' thinking served to obscure the lack of consensus. Philosophical questions about theoretical pluralism also arise concerning the status of intraspecific concepts of difference. Attention is paid to whether this pluralism is properly regarded as theoretical or instead reflects competing research priorities, methodologies, metaphysical beliefs, or values.