

L'ÉVOLUTION THÉORIQUE  
D'UN ÉVOLUTIONNISTE :  
LUCIEN CUÉNOT

CÉDRIC GRIMOULT

**ABSTRACT.** This paper portrays the theoretical path followed by Lucien Cuénot, from the earlier 1890s to the years after the Second World War, concerning the question of evolutionary mechanisms. Once he precociously adopted Transformism, he became one of the first French Neodarwinists in his rejection of the transmission of acquired characters. Adherent to Weismann's ideas on the continuity of germinative plasma, Cuénot was concerned all his life with the experiments supposed to prove Neolamarckism, current he contributed to bury once and for all. Since 1910, he seized the immense scope of Hugo de Vries' work in the genetic field. Experimenting himself with mice, he validated Mendel's laws for the Animal Kingdom and he did not hesitate to advance the theoretical consequences for Evolutionism. As the leading representative of the transformist school in France, he was involved with understanding the complex phenomenon of adaptation. Objector to the explanation provided by natural selection, he is the author of the concept of 'preadaptation', which he developed through all his life, and so he will relate to the synthetic theory of evolution. From the decade of 1920, distressed with the problems posed by coadaptation and orthogenesis, Cuénot will adhere to an extrascientific finalism. Changing drastically his views about nature, he missed the scientific revolution of the 1940s. However, his vast production and his exceptional theoretical lucidity during nearly fifty years, confer him a place in the history of Evolutionism. He notably remarks the pertinence of most of his theoretical choices within the framework of a selection of ideas founded in the experimental best, without considering the numerous social pressures of his time.

**KEY WORDS.** Lucien Cuénot, Evolutionism in France, Neolamarckism, adaptation, preadaptation, coadaptation, orthogenesis, evolutionary experimentation.

Cofondateur, avec William Bateson, de la génétique animale dès 1902, Lucien Cuénot (1866-1951) joua un rôle essentiel dans le développement de cette nouvelle science. Ayant participé à l'introduction du mendélisme en France, son œuvre expérimentale est bien connue des historiens des sciences, tout comme sa critique des théories des mécanismes de l'évolution<sup>1</sup>. Si son adhésion au mutationnisme, ainsi que son passage ultérieur vers un finalisme extrascientifique, ne sont plus ignorés, ses premiers pas théoriques en faveur du transformisme ainsi que ses hésitations face à la

théorie synthétique de l'évolution sont restés généralement incompris. Cet article a donc pour but de mettre en lumière l'évolution des idées de Cuénot, dans la mesure où cet auteur attentif aux découvertes de son temps les a progressivement intégrées en une conception théorique personnelle cohérente, avant de proposer finalement une solution toute différente au problème de l'évolution.

#### UN TRANSFORMISTE PRÉCOCE

Les brillants débuts de la carrière universitaire de Cuénot contrastent fortement avec les difficultés qu'il eut, dans la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle, à faire reconnaître la génétique en tant que discipline à part entière et à imposer les lois de Mendel au sein de la communauté scientifique française. Licencié en sciences naturelles à 19 ans, il devient, deux ans plus tard, le plus jeune docteur ès-sciences du pays. De même, à 31 ans, Cuénot est nommé le plus jeune professeur titulaire de France, à la chaire de zoologie de l'Université de Nancy, où il devait effectuer toute sa carrière.

La première partie de son œuvre scientifique n'est pas restée très célèbre, car elle fut éclipsée par ses résultats décisifs en génétique juste après la redécouverte des lois de Mendel, en 1900. Sa thèse en zoologie fut patronnée par Henri de Lacaze-Duthiers (1821-1901), l'un des zoologistes les plus connus de sa génération, spécialiste des invertébrés marins. Élève d'Henri Milne-Edwards, Lacaze-Duthiers était un représentant de l'école de Cuvier, dans le sens où il privilégiait le fait brut sur les généralisations théoriques. Fondateur de la zoologie expérimentale, Lacaze-Duthiers est toujours resté extrêmement prudent à l'égard des grandes théories biologiques, et Cuénot dut apprécier cet attachement aux observations concrètes, lui qui demeura toute sa vie scrupuleux dans l'établissement des faits. Mais, tandis que Lacaze-Duthiers appartenait au courant positiviste, Cuénot sut faire les choix théoriques qui s'imposaient à son époque. Ainsi, dès ses premières publications biologiques, Cuénot prit position en faveur de la théorie de l'évolution. Ce ne fut jamais le cas de Lacaze-Duthiers. G. Pruvost rapporte ainsi ses propos, tenus lors d'une leçon en Sorbonne, le 10 avril 1869 : « Je ne suis pas antagoniste du darwinisme [c'est-à-dire, ici, du transformisme]; seulement je trouve des faits tout aussi difficiles à expliquer en l'admettant que j'en trouve d'inexplicables en ne l'admettant pas. [...] Être antagoniste et n'être pas convaincu sont deux choses. Je ne demande pas mieux que de me rendre à l'évidence des preuves, jusqu'ici je les trouve insuffisantes. D'ailleurs, remonter à l'origine des choses me paraît un problème dont la solution s'éloigne de plus en plus, et qui, du reste, me tourmente peu <sup>2</sup> ». Cette dernière assertion s'avère pourtant peu vraisemblable. En effet, la correspondance de Lacaze-Duthiers avec Alexandre Agassiz prouve malgré

tout un certain intérêt pour la question, comme l'a montré l'historien Jean Théodoridès : « Le 9/7/1872, Lacaze-Duthiers lui écrit pour lui demander son avis sur le darwinisme et la "théorie des descendants" et il ajoute ceci : "Des assertions qui ne me semblent pas justifiées sur l'extension du darwinisme parmi les zoologistes me rendent très précieuses l'opinion d'un homme qui ainsi que vous a tant voyagé et étudié d'espèces" ». Et J. Théodoridès conclut : « Malheureusement, nous n'avons pas la réponse d'A. Agassiz à cette question, qui aurait été intéressante car c'est précisément cette même année, 1872, que rendant visite aux savants du *Challenger*, alors à Halifax, il avait, selon sir John Murray, exprimé des vues très différentes de celles de son père, hostile au darwinisme<sup>3</sup> ».

Quoi qu'il en soit, G. Pruvost témoigne aussi du fait que Lacaze-Duthiers refusait tout dogmatisme, laissant ainsi la voie ouverte pour ses successeurs : « En tout cas, quelles que fussent ses opinions personnelles sur ce sujet, aussi bien que sur toute autre question scientifique, il n'a jamais songé à les imposer à son entourage. La liberté de tous fut toujours entière dans son laboratoire<sup>4</sup> ». De fait, Cuénot adopta précocement les vues de Darwin, témoignant d'ailleurs du rôle de ce dernier dans le passage de la communauté scientifique au transformisme (ce dont quelques historiens ont récemment douté<sup>5</sup>) : « [...] la loi de l'évolution est aujourd'hui presque universellement adoptée, grâce au grand courant d'opinion créé surtout par Darwin [...]<sup>6</sup> ». Pendant les vingt ans qui suivent la publication de *L'Origine des espèces* de Darwin, il ne fait guère de doute que les élèves de Lacaze-Duthiers devaient débattre de la validité du transformisme. Cuénot a commencé sa carrière durant cette période de controverses, suivant l'enseignement de Lacaze-Duthiers dans la chaire d'anatomie qu'avait précédemment occupée Lamarck, le premier évolutionniste moderne.

Les précisions historiques manquent, mais il est probable qu'à l'instar des autres transformistes français jusque vers 1890, Cuénot devait aussi admettre la théorie darwiniste des mécanismes de l'évolution. Cela signifie qu'outre le fait même de l'évolution, il souscrivait probablement aux principes de la variabilité individuelle, de la sélection naturelle et de l'hérédité des caractères acquis. La sélection, découverte par Darwin, consiste en la propagation des variations avantageuses et l'élimination reproductive des moins adaptés. L'hérédité de l'acquis, hypothèse formulée au début du XIXe siècle par Lamarck et admise par Darwin, postule que les modifications subies par les individus au cours de leur vie peuvent se transmettre à la descendance sous certaines conditions, notamment, pour les animaux, si elles résultent d'habitudes maintenues pendant de nombreuses générations. Dès 1883 cependant, August Weismann avait réfuté l'hérédité des mutilations, très généralement admise jusqu'alors. En coupant la queue de ses souris de laboratoire pendant plusieurs

générations, le naturaliste allemand n'avait, en effet, obtenu aucun raccourcissement de la longueur de cet organe. Au plan théorique, ce dernier remit donc en cause toute l'hérédité des caractères acquis. Pour lui, l'évolution s'expliquait seulement grâce à la sélection des variations indéfinies, c'est-à-dire accidentelles, sans rapport préalable avec l'adaptation de l'espèce au milieu. Conservant ainsi le noyau dur du darwinisme, tout en rejetant l'hérédité de l'acquis, Weismann inaugurerait une nouvelle théorie des mécanismes de l'évolution : le néodarwinisme. C'est peu de temps après la publication de ces idées, dans un contexte de débats animés, que Cuénot publia son opinion théorique.

#### UN NÉODARWINISTE FRANÇAIS

La première position connue de Cuénot en faveur du néodarwinisme date de 1891, et non de 1894, comme le soutient Jean Gayon<sup>7</sup>, à partir des écrits de Camille Limoges<sup>8</sup>. En 1891, Cuénot est chargé par la *Revue générale des sciences pures et appliquées*, organe de diffusion de l'innovation dans tous les domaines de la recherche expérimentale, de la recension du livre d'Alfred Russel Wallace, *Le darwinisme*, qui vient d'être traduit en français. Cet ouvrage constitue un bilan des progrès et des transformations que la théorie sélectionniste a connus depuis l'époque de sa première publication, en 1858. Wallace, en effet, n'a cessé de défendre l'idée de sélection naturelle, à l'exclusion de l'hypothèse fautive de l'hérédité de l'acquis, au point d'être généralement considéré comme un « ultradarwiniste » par une majorité de naturalistes qui n'adhèrent pas à la réfutation opérée par Weismann. Cuénot, dont la sympathie va clairement aux néodarwinistes, commence par souligner dans son compte-rendu qu'il n'adhère pas au point de vue majoritaire : « [...] dans ces derniers temps, il a paru que le darwinisme était un peu en défaveur<sup>9</sup> ». Cette « éclipse du darwinisme », comme l'a nommée l'historien Peter Bowler<sup>10</sup>, n'est pas propre à la France, car de nombreux évolutionnistes continuaient à croire en l'hérédité de l'acquis. Cuénot estime pourtant que « Certainement le beau livre de M. Wallace va ramener beaucoup de biologistes hésitants aux pures idées de Darwin et donner un regain de vie à la théorie de la sélection naturelle ; dans toutes les bibliothèques, sa place est marquée à côté des ouvrages du Maître, qu'il complète si heureusement<sup>11</sup> ». La communauté scientifique devait cependant rester durablement divisée selon les lignes de clivage clairement perçus par Cuénot : « [...] il n'y a en somme que deux ou trois écoles différentes : la première, celle des darwinistes, qui admettent, à l'exemple de Darwin, Wallace, Haeckel [*sic*<sup>12</sup>, Cuénot oublie Weismann], que les facteurs principaux de l'évolution sont la lutte pour l'existence et la sélection du plus apte ; la seconde, celle des néo-lamarckistes, qui attribuent un effet prépondérant à l'action directe du milieu et à l'in-

fluence de l'usage et du non-usage (Lamarck, Spencer, Cope, Semper, etc...). Il y a encore une troisième manière de voir, celle de M. Gaudry<sup>13</sup>, qui, tout en repoussant les explications mécaniques précédentes, attribue le développement sérié des espèces à une tendance modificatrice interne, effet direct de la volonté divine<sup>14</sup>.

En 1894, dans la *Revue générale des sciences pures et appliquées*, Cuénot publie un nouvel article consacré au néodarwinisme, auquel il adhère sans restriction : « Darwin, et c'est là sa gloire immortelle, a le premier compris le problème dans toute sa portée ; il a posé les trois bases indestructibles de la doctrine : 1. la *variation individuelle* dans une même espèce ; 2. la *lutte pour la vie*, qui élimine impitoyablement les individus ou les espèces mal douées ; 3. la *sélection naturelle* des variations favorables, qui amène peu à peu à la constitution de nouvelles espèces.

« Tous les travaux modernes n'ont fait que confirmer les idées de Darwin et de Wallace sur ces trois points<sup>15</sup> [...] ». Parallèlement, il signale que l'hérédité de l'acquis est une hypothèse dépassée : « Maintenant on ne croit plus, depuis Galton et Weismann, que les caractères acquis par l'usage, la désuétude et les mutilations, soient transmissibles à un degré quelconque aux descendants ; c'est un fait d'une importance considérable et gros de conséquences, qui paraît définitivement démontré<sup>16</sup> ».

Cuénot oppose plusieurs autres arguments importants au néolamarckisme : « Remarquons d'ailleurs, avec Wallace, que les partisans de l'hérédité des caractères acquis par l'usage, comme Lamarck, Darwin, Spencer et Cope, n'ont jamais pu donner une preuve directe de cette transmission. Le fait même de l'usage, chez les animaux sauvages, implique l'*utilité*, et la sélection naturelle doit entrer forcément en jeu, puisqu'elle tend toujours à conserver les variations les plus favorables, les plus utiles à la vie de l'individu. Par exemple, Darwin et Spencer citent à l'appui de leur manière de voir, le grand développement du pis des vaches et des chèvres laitières, qu'ils supposent dû à l'accumulation des effets de l'usage ; or, il est très évident que ce développement provient bien plutôt d'une sélection artificielle, l'homme, dès le début de la domestication, ayant dû conserver les individus qui lui donnaient une production très abondante de lait, et éliminer les autres. Chez les animaux sauvages, il n'y a pas un seul cas de prétendue hérédité des effets de l'usage qui ne puisse s'expliquer bien plus facilement par la sélection naturelle des variations favorables<sup>17</sup> ». Puisque l'on peut désormais rendre compte de tous les faits connus sans faire référence à l'hérédité de l'acquis, le naturaliste adhère à la théorie de la continuité du plasma germinatif, proposée par Weismann.

Selon cette conception, qui reste, pour l'essentiel, encore valable aujourd'hui, les plantes et les animaux sont composés de deux types de cellules : celles qui donnent naissance aux cellules sexuelles (germen) seraient séparées des autres peu après la fécondation, et ne subiraient donc pas les

altérations éventuelles des diverses parties du corps (soma). Cuénot considère ainsi que « La théorie de Weismann n'est pas une simple conception métaphysique [...]; elle est confirmée par des faits matériels ; en effet, dans quelques cas très remarquables, on a pu constater, tout au début du développement, la séparation des cellules sexuelles du reste des cellules du corps <sup>18</sup> [...] ». Dans ces conditions, l'hérédité de l'acquis s'avère impossible. Mais les cellules sexuelles éprouvent malgré tout certaines modifications du milieu, qui provoquent leur changement, base de l'évolution : « Chez un être vivant quelconque, le plasma germinatif, caché soit dans les cellules sexuelles lorsque leur séparation est précoce, soit dans des cellules en apparence banales comme chez les plantes, participe évidemment à la vie générale de l'organisme ; il se nourrit, il respire et il croît. On conçoit donc que les influences extérieures qui agissent puissamment sur l'être entier, pourront aussi agir sur le plasma germinatif, modifier l'arrangement de ses molécules, altérer sa constitution primitive, de sorte que, lorsqu'il se séparera du corps pour aller fonder un nouvel organisme, sous la forme d'œuf ou de spermatozoïde, il ne sera plus exactement ce qu'il était à l'origine ; le descendant, par suite, ne sera pas exactement semblable à son progéniteur, mais constituera par rapport à lui ce qu'on appelle une *variation*<sup>19</sup> ». Les naturalistes doivent dès lors s'employer à identifier les variations héréditaires, qui sont les seules à compter pour l'évolution.

La pratique s'avère cependant beaucoup plus délicate que la théorie. Cuénot reprend en effet l'examen de plusieurs exemples issus des recherches de Weismann, et ces cas semblent réintroduire l'hérédité de l'acquis réfutée quelques lignes plus haut. Cuénot écrit ainsi : « [...] on sait que nos Chiens et nos Moutons européens, transportés dans les pays chauds, perdent leurs poils au bout de quelques générations ; il est donc probable que les races nues de Chiens tropicaux, tels que le Chien de Guinée, doivent leur caractère à la pure influence de la chaleur. Cependant, quand on transporte ces Chiens nus dans nos climats tempérés, ils ne recouvrent pas leur revêtement pileux, au moins dans les premières générations. La variation individuelle est donc devenue héréditaire <sup>20</sup> ». En fait, ce cas peut tout à fait se comprendre en termes sélectifs. Il apparaît spontanément des chiens glabres à chaque génération, en Europe comme en Afrique. Dans nos contrées, de tels mutants sont généralement désavantagés à cause de la rigueur des hivers, tandis qu'ils sont avantagés en Afrique, où les animaux au poil long souffrent de la chaleur. Les mutants se reproduisent davantage et leurs descendants survivent mieux, ce qui explique la prolifération des races glabres. On peut s'étonner du fait que Cuénot ne propose pas une telle interprétation sélectionniste, alors qu'il adhère aux principes de la théorie, et qu'il rejette l'hérédité de l'acquis.

Cela prouve sans doute à quel point il était difficile de se débarrasser d'une conception encore majoritairement défendue par les naturalistes.

Il est vrai que la transmission des mutilations était alors la seule forme d'hérédité de l'acquis absolument réfutée. Pour l'hérédité de l'usage et du non-usage, des résultats contradictoires semaient le doute dans la communauté scientifique. Cuénot cite ainsi différentes expériences à propos de l'hérédité de l'acquis. La suivante l'intrigue tout particulièrement : « Paul Bert a essayé d'acclimater des Daphnies à l'eau salée, en ajoutant tous les jours un peu de sel à l'eau de l'aquarium ; au bout de 45 jours, lorsque celle-ci renfermait 1.5 % de sels, toutes les Daphnies ont succombé, mais les *oeufs renfermés dans leur sac incubateur ont survécu*, et la nouvelle génération de Daphnies à laquelle ils donnèrent naissance vécut parfaitement dans ce même milieu. Cette expérience montre avec une admirable clarté que le plasma germinatif a dû se modifier, s'habituer au sel pour donner une génération aussi différente que la précédente <sup>21</sup> ». Contrairement à ce que croit Cuénot, il s'agit sans doute ici d'un cas d'accommodation phénotypique, laquelle ne prouve nullement l'hérédité des caractères acquis. En revanche, ce naturaliste n'interprète pas les célèbres expériences de Brown-Séquard sur le cochon d'Inde en termes néolamarckistes : « La transmission de troubles nerveux ne peut donc faire l'ombre d'un doute, bien que, dans aucun cas, *la mutilation qui en a été la cause chez les parents ne se soit reproduite chez les descendants* ; nous sommes encore en présence d'une infection du plasma germinatif, due peut-être à des bactéries, comme dans le cas de la syphilis (option soutenue avec beaucoup de force par Weismann), peut-être aussi à des toxines sécrétées par les parents épileptiques <sup>22</sup> [...] ». Au total, même s'il demeure prudent quand aux conclusions à tirer de tout ce qui précède, et s'il devait à nouveau expérimenter sur ce sujet dans les années 1920, Cuénot ne revint jamais sur cet abandon de l'hérédité des caractères acquis : « La variation spécifique héréditaire est donc toujours une variation du plasma germinatif, née sous l'action des agents extérieurs, au sens le plus large du mot. Cette conception n'a qu'une lointaine et superficielle ressemblance avec les idées de Lamarck, et il me paraît très légitime de lui attacher le nom de *weismannisme*, en l'honneur de son promoteur, le digne continuateur de Darwin <sup>23</sup> ».

#### LE PASSAGE AU MUTATIONNISME

En 1901, Cuénot revient sur la question des théories des mécanismes de l'évolution, dans un article au titre évocateur « L'évolution des théories transformistes ». Avant de présenter sa conception personnelle, qui a quelque peu changé depuis son adhésion au néodarwinisme, il examine les différentes doctrines en présence sous un angle critique. À cette occasion, Cuénot insiste à la fois sur l'abandon de l'hypothèse réfutée de

l'hérédité des caractères acquis par les néodarwinistes, ou « sélectionnistes purs », et sur certains problèmes posés par les idées de ces naturalistes. Le premier point discuté concerne le pouvoir biologique réel de la sélection naturelle. Sans doute impressionné par les écrits de nombreux naturalistes qui ne croient pas au rôle majeur de ce phénomène, Cuénot pose la question suivante, qui révèle son scepticisme : « Quelle différence peut-il y avoir, au point de vue du succès dans la vie, entre une Taupé qui a des yeux parfaits et une autre qui a des yeux médiocres <sup>24</sup> ? ». D'ailleurs, Cuénot relève avec justesse : « Enfin Weismann lui-même sent que la sélection de variations accidentelles ne rend pas très bien compte de la direction définie et adaptative de l'évolution ; il cherche à la compléter par sa théorie de la *sélection intra-germinale*. [...] La conception de Weismann est un peu nuageuse, comme celle d'Eimer, d'ailleurs ; mais il n'y a pas lieu de chercher à la critiquer à fond, puisqu'elle repose sur une théorie de l'hérédité qui, malgré son ingéniosité, s'est écroulée sous le poids de sa complication et de son invraisemblance <sup>25</sup> ». A partir de cette date, Cuénot resta toujours sceptique quand au pouvoir évolutif de la sélection.

Citant de nombreux auteurs très divers, tels que Mivart, Nägeli, Osborn, Emery, ou Delage, Cuénot se range à l'avis de ceux pour lesquels des variations minimales sont trop peu avantageuses pour donner prise à la sélection naturelle : « [...] en temps de disette, les Girafes adultes ne meurent pas : elles souffrent et maigrissent ; celles qui meurent, ce sont les jeunes Girafes à peine sortie du sevrage, peut-être aussi les animaux âgés, et il n'y a aucune chance pour qu'un cou plus long de quelques centimètres assure la survie de son possesseur <sup>26</sup> ». En conséquence, Cuénot refuse de reconnaître la sélection naturelle comme principal facteur évolutif : « Ces arguments, dont on ne saurait nier la valeur, ont convaincu la majorité des biologistes que la sélection est un processus purement conservateur et non édificateur ; elle se borne à supprimer les individus mal venus et les monstres, et ceux qui présentent des variations par trop défavorables, les albinos, par exemple ; elle maintient les espèces dans leur état moyen, mais est incapable d'en créer de nouvelles <sup>27</sup> ». Cela constitue le principal changement de Cuénot, qui, sans croire au néolamarckisme, abandonne néanmoins le néodarwinisme, comme il le rappelle dans sa conclusion du volet critique de son article : « Nous avons vu que [...] la sélection des petites variations favorables n'existe pas, que la sélection intragerminale, ayant comme point de départ la sélection d'individus porteurs de variations favorables, n'existe pas ; que la panmixie explique mal la régression des organes inutiles ; en revanche, nous avons acquis des idées plus justes, puisque expérimentales, sur la variation, sur la nécessité et la possibilité de l'isolement physiologique <sup>28</sup> ».

Dans le même article, Cuénot montre en effet qu'il connaît déjà les travaux de William Bateson et Hugo de Vries au sujet des variations



brusques, qui correspondent aux mutations génétiques : « A mon avis, la variation brusque ou forte, comme on voudra, a une très grande importance ; elle nous dispense d'expliquer la direction définie des petites variations cumulatives, et, bien plus que ces dernières, elle dispense de tout recours à la sélection naturelle <sup>29</sup>». Jusqu'aux années vingt, en effet, les mutationnistes négligent généralement le rôle de la sélection naturelle dans la fixation des mutations. Toujours comme les premiers généticiens, qui soutiennent l'idée que les variations héréditaires sont indéfinies, c'est-à-dire indépendantes des pressions exercées par le milieu, Cuénot révèle leur caractère accidentel : « [...] jusqu'ici, faute sans doute d'expériences assez nombreuses, il est à peu près impossible de prévoir quelle sera la variation présentée par le descendant dont le germe a été modifié, ni même de dire si tel agent externe sera capable de produire une modification germinale <sup>30</sup>».

Cuénot propose ainsi un nouveau scénario évolutif, et, à l'instar de Lamarck et Darwin, il prend, pour l'exposer, l'exemple de la proto-girafe, espèce qui « [...] a été soumise à des conditions de milieu différentes des conditions habituelles ; ce changement a modifié peut-être le soma, mais aussi les cellules sexuelles, et il en est résulté que tous les descendants du groupe considéré ont présenté une variation par rapport à la forme type, variation consistant en un allongement corrélatif des pattes, du cou, de la langue, etc. [...] Cette variation, naturellement héréditaire puisque d'origine germinale, a continué dans le même sens pendant un nombre inconnu de générations, nombre qui a pu être très petit <sup>31</sup>». Plusieurs suppositions de cette assertion n'ont pas été retenues par l'évolutionnisme contemporain. C'est notamment le cas de l'idée que la variation peut se poursuivre pendant plusieurs générations dans le même sens, ce que Cuénot ne pouvait d'ailleurs guère expliquer. De même, il ne possédait alors aucune preuve de cas de variations d'emblée corrélées. À la base du phénomène évolutif résident donc les mutations génétiques, à l'origine incertaine et au maintien difficilement explicable, puisque Cuénot minimise le rôle évolutif de la sélection naturelle. On reconnaît d'ailleurs, dans le passage suivant, l'une des premières formulations du principe de la « préadaptation », largement développé par Cuénot dans les années suivantes : « Or, il s'est trouvé que ces Ongulés modifiés dans le sens du gigantisme ont trouvé dans la région qu'ils habitaient des conditions telles que la vie leur était possible ; au lieu de brouter des arbustes, ils ont brouté des arbres. Ils ne se sont pas mélangés à l'espèce souche, soit à cause de l'isolement géographique, soit à cause de l'impossibilité d'accouplement, soit pour une autre raison <sup>32</sup>». Et il résume ainsi sa conception éclectique, mais impartiale : « Les conditions nécessaires pour la création d'un type nouveau sont donc : 1. *nouvelles conditions de milieu*, agissant sur un *groupe d'individus*, et produisant une *modification germinale*, qui se traduit par

une *variation héréditaire, absolument quelconque* ; 2. *isolement physiologique* des individus variés ; 3. *place vacante* dans la Nature, que ces individus variés puissent occuper et où ils puissent vivre tant bien que mal <sup>33</sup>».

Il s'agit sans doute d'une conception possible étant donné les connaissances de l'époque, réalisée sans parti-pris, comme l'auteur le reconnaît d'ailleurs lui-même, révélant les pièges qu'il a su éviter : « Cette explication a une conséquence capitale, touchant l'illusion de l'adaptation : il y avait jadis une tendance, vieux reste du finalisme, à considérer les espèces comme très bien adaptées aux milieux où elles vivent, et l'on se demandait comment une forme nouvelle, transportée dans un nouveau milieu, pouvait s'adapter si merveilleusement aux conditions de celui-ci [...]. À mon avis, *l'adaptation de l'espèce n'est qu'une illusion* [...]. Rien d'étonnant à ce que, dans les innombrables directions de variation, il s'en trouve de temps en temps quelque une qui *par hasard* soit adéquate aux conditions d'une place vide, et on se récrie alors sur la merveille de l'adaptation <sup>34</sup> ! ». Les formes vivantes, selon Cuénot, sont donc essentiellement "préadaptées" à leur niche écologique. Ce nouveau concept, essentiel pour l'évolutionnisme contemporain, allait être développé (et atténué, car Cuénot souscrit ensuite à la conception traditionnelle de l'adaptation) dans les années qui suivent. Ainsi, dès avant de pratiquer les expériences de génétique animale qui allaient le rendre célèbre, Cuénot s'était donc rallié à la théorie des mécanismes évolutifs la plus conforme aux faits, quelles que soient, dans ses détails, les inexactitudes qui font de cette conception une étape dépassée de l'évolutionnisme.

#### LE RÔLE ESSENTIEL DES MUTATIONS GÉNÉTIQUES

Entre 1902 et 1905, Cuénot réalise une série d'expériences cruciales sur l'hérédité de la pigmentation chez la souris, qui lui permettent d'acquérir une solide réputation internationale. De 1905 à 1908, il se consacre aux rapports entre l'hérédité et la sensibilité aux greffes cancéreuses. D'abord extrêmement prudent à l'égard des conséquences théoriques que l'on peut tirer de ses travaux, Cuénot se rallie complètement au mendélisme et au mutationnisme d'Hugo de Vries, étant donné que de nombreuses confirmations factuelles lui permettent de valider objectivement ces idées générales. En 1908, Cuénot estime qu'il est temps de présenter au grand public les renouvellements récents de la théorie de l'évolution, dans un article qui montre une importante documentation.

Par rapport à sa position de 1901, Cuénot insiste davantage sur le débat qui vient de s'ouvrir entre gradualistes et saltationnistes au sein de la communauté scientifique internationale. Les premiers, qui suivent en cela Lamarck et Darwin, estiment que l'évolution se fait surtout à partir de variétés de faible ampleur (« insensibles » écrit Darwin) et continues. Les

biométriciens, souvent néodarwinistes, ont ainsi montré que de nombreux caractères biologiques quantitatifs, comme la taille des êtres humains, ou le nombre de bras de l'étoile de mer, se répartissent sur une courbe de Gauss, caractérisée par un maximum de répartition autour de la moyenne. Les saltationnistes misent au contraire sur l'importance des variétés fortes ou discontinues, déjà connues de Darwin (qui les nommait « sports »). À la différence de sa position de 1901, Cuénot prend en considération les travaux des biométriciens, tout en montrant cependant que la « variabilité fluctuante » des caractères quantitatifs ne suffit pas pour transformer les espèces en profondeur, étant donné que celle-ci est temporaire : « On désignera sous le nom de *variabilité fluctuante* ou de *fluctuation* ce phénomène universel qui peut atteindre chaque individu ou chaque organe ; c'est une variabilité linéaire, limitée à un accroissement ou à une diminution du caractère, exprimable par un polygone de fréquence monomodal. Les fluctuations sont fortement influencées par les conditions du milieu [...]. En sélectionnant le caractère dans un sens déterminé, on provoque une marche du caractère dans ce sens ; il y a déplacement progressif du niveau moyen autour duquel oscillent les fluctuations de l'organe [...]. Par une sélection sévère, on arrive très rapidement au maximum de la fluctuation, mais ce niveau élevé ne se maintient qu'autant que la sélection est continuée, et s'abaisse aussitôt, dès qu'on l'interrompt, pour revenir à peu près au niveau originel de l'espèce <sup>35</sup>». On sait aujourd'hui que les caractères quantitatifs sont guidés par des mécanismes mettant en cause plusieurs gènes, ou des gènes de régulation. Leur expression phénotypique est beaucoup plus complexe, et très liée au milieu dans lequel l'individu se développe, que celle des gènes de structure dont Cuénot connaissait les effets.

Le naturaliste ne pouvait évidemment aller au-delà des faits rassemblés par les naturalistes de son temps. Il était déjà très perspicace de montrer que l'évolution utilise les variations héréditaires quelles que soient leur importance phénotypique, ce que Cuénot accepte en des termes que ne désavouerait pas le généticien contemporain : « La mutation est une variation, forte ou faible, qui apparaît brusquement dans l'espèce jusqu'à uniforme : elle possède la propriété d'être transmissible dans son entier, sans atténuation. Lorsque la variation est forte et singulière, aucun intermédiaire ne relie le mutant au type normal ; lorsque la mutation n'est pas extraordinaire, elle peut être noyée au milieu des variations fluctuantes, et ce sera seulement sa puissance héréditaire qui permettra de la déceler. Enfin, la mutation une fois produite, est absolument indépendante des conditions de milieu et reste identique à elle-même <sup>36</sup>». Les mutations sont ainsi des changements héréditaires, donc inscrits dans le plasma germinatif, dont la base matérielle est constituée par les déterminants (que l'on nomme aujourd'hui les gènes). La variation, estime Cuénot, doit être due

à un changement chimique de la nature du déterminant. Pour de Vries, les mutations seraient dues à l'acquisition de nouveaux déterminants (pangènes) ou à la perte de déterminants existant, ce qui a été confirmé par la biologie moléculaire, mais seulement dans des cas minoritaires.

Adeptes du mutationnisme, Cuénot explique d'abord pourquoi les naturalistes sont longtemps restés sceptiques au sujet du rôle évolutif de telles variations fortes, tandis que la sélection des variations continues prônée par Darwin, semblait un processus pleinement satisfaisant : « [...] ces sports sont toujours rares, exceptionnels, très souvent mal doués pour l'existence ; et tout le monde pensait que ces variations singulières, même en admettant que les animaux qui les présentent fussent viables, ne pouvant manquer de s'atténuer et de s'éteindre par les croisements répétés et inévitables avec la souche normale, prépondérante à la fois par sa vigueur et par le nombre de ses individus <sup>37</sup> ». Mais le naturaliste accumule aussi un grand nombre d'exemples de monstruosité analogues à des variétés fixées dans une espèce évolutivement proche : « Le Cheval est solipède comme une race roumaine de Porcs ; une Antilope [...] de l'Inde a deux paires de cornes comme une race algérienne de Moutons, née d'une variation brusque ; la Physe est un mollusque sénestre d'une façon constante, exactement comme les anomalies d'espèces dextres d'*Helix*, *Buccinum*, *Fusu*, etc. <sup>38</sup> »

En synthèse, Cuénot reformule ainsi les hypothèses centrales du mutationnisme tel qu'il peut être déduit des connaissances en génétique : « [...] pour les tenants de cette théorie, parmi lesquels on voudra bien me compter, les modifications imprévues du plasma germinatif (qu'on les appelle mutations ou bien variations brusques ou discontinues), produites en dernière analyse par un changement dans les conditions de vie, sont la source des différences morphologiques et physiologiques qui séparent l'une de l'autre les espèces définitives ; ce n'est, comme on le voit, ni du lamarckisme ni du darwinisme. La sélection naturelle guide bien le développement des règnes animal et végétal, mais par la destruction des individus et des espèces inaptes à se maintenir dans un milieu donné, choix qui ne laisse subsister que les espèces aptes ; enfin, les adaptations indispensables à la vie dans un milieu donné doivent être chronologiquement antérieures à la vie dans ce milieu ; elles ne sont pas déterminées par les conditions auxquelles elles paraissent si bien répondre. C'est là le point le plus original de la théorie et celui qu'on admettra sans doute le plus difficilement ; aussi je préfère ne pas insister et en remettre la démonstration à un travail futur <sup>39</sup> ». Tout en insistant sur le phénomène de la « préadaptation », que Cuénot allait désormais réaffirmer dans tous ses écrits sur l'évolution, le biologiste présente ici une théorie compatible avec les connaissances actuelles. À partir de ce moment, Cuénot se démarque

du mutationnisme classique et joue un rôle essentiel dans l'évolution des idées transformistes.

PRÉADAPTATION ET THÉORIE  
SYNTHÉTIQUE DE L'ÉVOLUTION

Cuénot revient sur la question de la préadaptation dans plusieurs articles publiés dans les années suivantes. Il l'a défini ainsi : « J'ai appelé *caractères préadaptatifs* ou *prophétiques*, ou plus brièvement *préadaptations*, les caractères indifférents ou semi-utiles qui se montrent chez une espèce, et qui sont susceptibles de devenir des adaptations évidentes si cette dernière adopte un nouvel habitat ou acquière de nouvelles murs, changement rendu possible grâce précisément à l'existence de ces préadaptations <sup>40</sup>». La forme mutante part à la conquête d'une nouvelle niche écologique et se trouve ainsi isolée de l'espèce originelle. Cuénot a élaboré ce scénario en observant le peuplement de certaines « places vides », comme les mares salées de Lorraine, occupées par des épinoches : « Cette propriété de vivre continuellement dans l'eau salée à salure très variable, cette adaptation à ce milieu très spécial, a-t-elle été acquise par un phénomène lent d'acclimatation et de sélection ? Pas du tout. L'Épinoche est douée d'une faculté qui est restée ignorée jusqu'au jour où on l'a mise en évidence d'une façon expérimentale, celle de supporter des changements instantanés de salinité <sup>41</sup> [...]». Ce mécanisme évolutif, reposant sur l'adéquation accidentelle entre une forme vivante et un milieu donné, n'appartient pas en propre à Cuénot. Il fut parallèlement soutenu par d'autres mutationnistes, comme Cuénot l'a d'ailleurs reconnu. Il constitue encore aujourd'hui un processus évolutif accepté par les spécialistes.

Avant de poursuivre, il convient de dissiper une confusion commise par Jean Gayon dans l'explication du phénomène de la préadaptation : « Il s'agissait, écrit ce dernier, d'une explication nouvelle de la formation (mais non de la modification) des espèces, qui mettait au premier plan un processus de compétition opérant à un niveau différenciant de la sélection naturelle, et consistant dans la substitution de faunes (ou de flore) au sein de communautés biotiques <sup>42</sup>». Pour Cuénot, au contraire, la préadaptation concerne la conquête des niches écologiques vacantes, au sein desquelles ne se produit donc aucune « substitution de faunes » : «[...] lorsqu'une place vide est créée dans la Nature actuelle, elle est peuplée plus ou moins rapidement par les animaux ou les plantes du milieu analogue le plus voisin, mais seulement par les espèces capables de gagner la place vide par leurs moyens de migration, capables de s'habituer à ses conditions spéciales et d'y prospérer : il y a *filtrage* de la faune avoisinante <sup>43</sup>».

Là où Cuénot va plus loin que ses contemporains, et préfigure l'évolutionnisme contemporain, c'est quand il s'aperçoit qu'il ne peut expliquer l'origine d'espèces nouvelles par la seule préadaptation. En effet, pour que les préadaptés forment une nouvelle espèce, il faut qu'un isolement

physiologique les sépare de la souche originelle. Autrement dit, il faut qu'au moins une « mutation d'isolement » se produise, et surtout, qu'elle se répande au sein de la population. De plus, écrit-il, « Si j'admets que les espèces ont eu, au début de leur immigration, les adaptations nécessaires et suffisantes, je pense aussi que ces adaptations ont pu se raffiner, se perfectionner au cours des âges <sup>44</sup> ». Cela est possible si les mutations en question apportent un avantage sélectif aux individus qui s'en trouvent dotés. Cuénot admet donc l'essentiel de la théorie néodarwiniste : « [...] si celles-ci [les mutations] ne sont pas adéquates aux conditions de milieu, elles sont immédiatement supprimées [...]. Si la mutation est indifférente, elle coexiste [...]. Enfin, si la mutation est très avantageuse et constitue une meilleure adaptation, elle peut supplanter l'espèce A'', et ainsi se forme un nouveau type B, assez éloigné de l'espèce originelle A pour que les taxinomistes n'hésitent pas à le considérer comme une bonne espèce. C'est la phase de différenciation spécifique <sup>45</sup> ».

Dès lors, toujours sous le nom de mutationnisme, Cuénot réconcilie désormais le néodarwinisme avec le mendélisme, préfigurant ainsi la théorie synthétique de l'évolution. Celle-ci, élaborée dans les pays anglosaxons entre 1937 et 1945, explique surtout l'évolution par la sélection des mutations génétiques. Cuénot finit d'ailleurs par se rallier implicitement à cette théorie, comme en témoigne son dernier livre, *L'évolution biologique*, publié en 1951. Mais, bien qu'ayant accepté tous les mécanismes évolutifs constituant le néodarwinisme réactualisé, Cuénot n'a jamais reconnu explicitement adhérer à la théorie synthétique. Il écrit ainsi en 1941 : « Aujourd'hui, le darwinisme n'est plus admissible en tant que théorie générale de l'évolution et théorie particulière de la finalité organique ; sans vouloir en faire une critique détaillée, qu'il me suffise de dire que sa chaîne logique a été définitivement brisée lorsqu'on reconnut que la mort n'avait pas cette fonction de triage qui est la clé de voûte du système <sup>46</sup> [...] ». Non sans ambiguïté, Cuénot reconnaissait cependant que « La sélection intraspécifique existe ; c'est un fait incontestable. [...] Elle favorise toutes les variations qui, par une voie quelconque, aboutissent à augmenter le nombre des œufs viables ou à protéger les jeunes stades qui paient à la mort la plus lourde contribution. Les lignés les plus fécondes remplacent plus ou moins rapidement celles qui le sont moins (*fécondité différentielle* aboutissant à une *substitution* <sup>47</sup>) ». De telles concessions ressemblent vraiment à une totale adhésion. Le problème, pour Cuénot, vient du fait que de nouveaux problèmes avaient déjà attiré son attention.

#### CUÉNOT ET L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS

Lorsqu'il étudie la question de l'adaptation, dans les années 1900-1920, Cuénot rencontre, dans ses lectures, de nombreux auteurs néolamar-

ckistes. Cuénot consacre même à ce problème plusieurs articles où il commente notamment les curieux résultats expérimentaux obtenus par Guyer et Smith, dont la publication l'a visiblement ébranlé<sup>48</sup>. Cuénot effectue alors, avec ses collaborateurs, une série d'expériences sur le lapin, visant à vérifier les travaux de ses collègues. Mais ses résultats infirmèrent une fois de plus l'hérédité de l'acquis. Cela ne le conduisit cependant pas au triomphalisme, car l'évolution reste très difficile à comprendre sans l'hérédité des caractères acquis.

Ainsi, en 1931, lorsqu'il publie la recension du livre de Maurice Caullery intitulé *Le problème de l'évolution*, Cuénot reste ouvert à un néolamarckisme modéré, auquel il n'adhère pas, mais qu'il n'exclut pas totalement non plus : « Pour le lamarckisme, on est en face du fait formel de la correspondance étroite entre les conditions ambiantes et les particularités de l'organisation ; on est contraint d'admettre, mais sans accepter le mécanisme simpliste auquel croyait Lamarck, que l'ensemble des facteurs externes exerce une action modelante qui aboutit à une modification adaptative du patrimoine héréditaire<sup>49</sup> ». Il conclut d'ailleurs son compte-rendu sur ces mots : « À coup sûr, l'Évolution a dû consister dans les transformations successives de la cellule spécifique, l'uf, qui contient en puissance toutes les propriétés de l'espèce ; on ne peut les comprendre qu'en admettant qu'il y a eu une époque où les facteurs extrinsèques du milieu ont eu une influence adaptative qui s'est inscrite dans le génome. [...] M. Caullery, favorable à un lamarckisme modernisé et assagi, essaie, en faisant appel au facteur "Temps", de le concilier avec les faits solidement acquis du mutationnisme. C'est une tentative intéressante, et qui ne saurait trouver un meilleur avocat<sup>50</sup> ».

Mais, depuis le début du siècle, Cuénot est le principal représentant du mutationnisme en France, et cette théorie demeure totalement incompatible avec l'hérédité des caractères acquis.

Les années 1914-1945 représentent une période de « crise » de la pensée évolutionniste, dans la mesure où, avant l'émergence de la théorie synthétique, aucune doctrine des mécanismes évolutifs n'est encore jugée satisfaisante par les membres de la communauté scientifique. Cuénot démontre ainsi que la prétendue « crise » du transformisme, selon l'expression de Félix Le Dantec — un ennemi acharné de la génétique — qui fit florès à partir de 1910, correspond seulement à l'échec de son explication personnelle de l'évolution. En France, la situation se complique par la « guerre » que se livrent néolamarckistes et généticiens<sup>51</sup>. Dans ce climat hostile à l'innovation théorique, on observe aussi un important retour du dogme créationniste. La remise en cause de certains acquis scientifiques parmi les mieux ancrés est en effet une caractéristique de cette période d'incertitude en biologie. En 1930, Cuénot prit nettement parti contre les créationnistes, et notamment, contre les idées à proprement parler non

scientifiques émises par l'anatomiste Vialleton l'année précédente. Si les mécanismes de l'évolution des espèces restent encore discutés, le fait même du transformisme n'était plus en cause depuis longtemps. Cuénot devait d'ailleurs se prémunir de toute attaque contre une position aussi catégorique, en faisant preuve, une fois de plus, de son refus de tout dogmatisme : « J'ai étudié et professé pendant toute ma vie la doctrine évolutionniste sans que jamais le doute m'ait effleuré, parce que les faits me contraignent d'être transformiste ; mais si l'on me donnait des arguments probants contre l'évolution biologique, c'est avec une pleine allégresse que je participerai à l'élaboration de la théorie nouvelle <sup>52</sup>».

Cela ne devait pas l'empêcher de reconnaître que, « En somme, aucun des systèmes examinés ne fournit une solution générale absolument satisfaisante du problème de l'évolution <sup>53</sup> [...] ». Car, dès les années 1920, à l'occasion de ses recherches sur l'hérédité de l'acquis, Cuénot a rencontré dans ses lectures de nouveaux problèmes biologiques. Il en vint à étudier précisément l'ontogenèse de différents insectes, afin de comprendre la mise en place des organes complexes. Parallèlement, il se trouve confronté, au cours de ses lectures, à une conception finaliste de l'évolution extrêmement répandue chez les auteurs intéressés par la macroévolution, c'est-à-dire l'évolution considérée dans son entier, du point de vue de l'émergence des grands groupes de la classification. Son point de vue originel très antifinaliste s'atténue dès lors sensiblement.

#### MUTATIONNISTE ET FINALISTE

Comme un grand nombre de ses contemporains, Cuénot ne comprend pas l'apparente perfection des dispositifs anatomiques tels que la fermeture hermétique des élytres d'insectes ou la disposition précise des éléments constituant les yeux, par exemple. Cuénot est ainsi à l'origine du concept de "coaptation", qu'il définit ainsi : « J'appelle *coaptation* [...] un ajustement réciproque de deux parties indépendantes d'un organisme animal, qui réalisent par leur union un appareil à fonction définie ; c'est comparable, dans le domaine humain, à un couteau dont la lame se rabat dans la rainure du manche, à un bouton avec sa boutonnière, à un violon et son archet. L'une des parties n'aurait pas de sens si elle était séparée de l'autre <sup>54</sup> ». Afin de rendre compte de la mise en place de tels dispositifs anatomiques très précis, Cuénot ne peut pas faire appel au seul hasard des mutations génétiques : « Par quel processus ont donc apparu ces coaptations si parfaites, si ingénieuses, mais dont la fonction, somme toute, n'apparaît pas avec le caractère d'une impérieuse nécessité, puisque l'ancêtre lointain des Bourdons volait sans hamules, l'ancêtre des Taupins se retournait avec ses pattes, l'ancêtre des Nèpes prenait des proies sans pattes ravisseuses ? Ces appareils n'ont pu surgir d'un coup avec les



raffinements mécaniques que nous avons esquissés ; ils ont dû évoluer petit à petit, par étapes <sup>55</sup>».

La sélection naturelle constitue le seul mécanisme connu qui pourrait diriger la réalisation des coaptations. Mais Cuénot a une conception trop restreinte de ce mécanisme évolutif. Oubliant ses propres idées concernant le processus de spéciation, il écrit : « [...] quand on pense que les pattes ravisseuses, que l'appareil saltatoire, que les pattes déformées du Phasme, même à leur état parfait, n'apparaissent pas comme des conformations indispensables à la vie, il en est de même, *a fortiori*, pour les étapes antérieures ; alors disparaît le motif même de la sélection ». Il admet cependant n'avoir pas d'autre explication à proposer : « Mais si les biologistes modernes ont détruit ou à peu près l'admirable, imposant édifice du darwinisme, ils n'ont pas su construire à la place ; aujourd'hui, on n'aperçoit clairement aucune cause naturelle qui puisse expliquer le développement dirigé des coaptations, depuis un début rudimentaire jusqu'à leur extraordinaire perfection actuelle, et cependant personne ne doute qu'il y ait une cause directrice <sup>56</sup>». Il naît alors un doute dans l'esprit de Cuénot, quand à la validité de la théorie de l'évolution qu'il a lui-même contribué à élaborer. Ce doute allait l'amener à chercher hors du domaine scientifique une réponse qu'il avait déjà trouvée. Dès lors, en effet, il souscrit à l'idée d'une finalité transcendant la nature : « Le déterminisme physico-chimique suffit-il pour comprendre les phénomènes vitaux, ou est-il nécessaire pour l'entendement de le compénétrer par une autre action, rendant compte de la différence profonde qui *paraît*, exister entre la Nature inerte et la Nature vivante interprétant ce qui, dans cette dernière, rappelle l'invention humaine et suggère le dessein <sup>57</sup> ? »

L'autre voie qui conduit Cuénot vers le finalisme trouve son origine dans les travaux paléontologiques de l'époque. La plupart des chercheurs de fossiles de l'entre-deux-guerres souscrivent en effet à un finalisme extrascientifique motivé par le phénomène de l'orthogénèse. Il s'agit de l'apparente évolution de nombreuses lignées « en ligne droite » vers leur extinction. On croyait par exemple qu'un facteur évolutif inconnu conduisait nécessairement à l'augmentation de la taille de la ramure chez les cerfs, causant la mort finale des espèces où celle-ci était devenue gigantesque. Cuénot souscrit à ces informations partielles : « Si le rapport qui existe entre la conformation et la physiologie d'un biote et les conditions physico-chimiques de l'habitat est *au début* la résultante d'une rencontre de hasard, une évolution subséquente, procédant par étapes toujours dans le même sens (c'est l'orthogénèse), a souvent comme terminus une différenciation telle que l'animal ne peut plus sortir de son milieu sous peine de mort [...]. Tout se passe comme si, après le phénomène de hasard, l'évolution irréversible était dirigée vers une fin <sup>58</sup>». En fait, comme George Gaylord Simpson l'expliqua au Congrès de Paris en 1947, le

maintien de pressions de sélection pendant un long laps de temps permet de rendre compte d'un grand nombre de tels cas. Mais Cuénot préfère croire qu'il n'existe pas de solution rationnelle à ces questions : « En biologie, je suis acculé à avoir une opinion finaliste parce que je ne peux pas concevoir la genèse d'un organe sans un plan et une direction <sup>59</sup>». Cuénot finit ainsi par souscrire lui-même au dogme finaliste. À la fin de sa vie, reconnaissant l'intérêt de la théorie synthétique pour rendre compte de la microévolution, il conclut cependant que « [...] beaucoup de biologistes ont [...] le sentiment, difficile à exprimer [...] qu'à côté des phénomènes de hasard, se place quelque chose d'autre, qui donne un sens profond à la Vie, à l'Évolution continue, à la naissance de l'Esprit, en somme une *finalité*. Ce n'est qu'une croyance, bien entendu, mais je la préfère pour mon compte au positivisme étroit des philosophies matérialistes <sup>60</sup>».

Le début des années 1920 marque donc un tournant important dans la pensée biologique de Cuénot, comme le remarque l'auteur du compte-rendu de *L'adaptation* dès 1925 : « On aurait pu croire que Cuénot, mutationniste de la première heure, se tenait dans l'agnosticisme. Il penche visiblement pour le spiritualisme, qui "peut prendre une position inexpugnable" s'il ne s'encombre pas du *principe vital*, de l'*élan vital* ou de l'*entéléchie* <sup>61</sup>». Son élève Andrée Tétry rapporte ces propos tenus en 1943 qui montrent bien que Cuénot, l'ancien élève de Lacaze-Duthiers, est demeuré, jusqu'à la fin de sa vie, un chercheur insatisfait : « J'ai un tempérament très positiviste et c'est contre mon sentiment intime que j'ai été amené à prendre une position finaliste (très mitigée du reste)<sup>62</sup> ». Pourtant, dans son livre *Invention et finalité en biologie*, publié en 1941, Cuénot écrit : « Nous en arrivons donc à une conception que l'on qualifiera probablement de mythique [*sic*], en attribuant à la cellule germinale une sorte d'*intelligence combinatrice*, un pouvoir immanent équivalent à l'*intentionnalité* qui se trouve à la base de l'*outil humain*, répondant au besoin par une création non pas parfaite, mais fonctionnelle du premier coup <sup>63</sup> [...] ». En quittant ainsi toute position scientifique, Cuénot ne pouvait plus rien apporter à la compréhension du phénomène évolutif. Le naturaliste pose alors une simple question, qui révèle son désarroi : « On lui reprochera, évidemment, d'être extra-scientifique ; et quand cela serait ? La science est-elle si sûre de ses limites du côté nouménal <sup>64</sup> ? »

D'autres raisons plus personnelles semblent avoir guidé cette dernière étape dans l'évolution des idées de Cuénot. Comme il apparaît lors d'une conférence au Palais de la Découverte en 1947, Cuénot conteste le "postulat d'objectivité" (J. Monod), forcément agnostique, de la science contemporaine : « La théorie mécaniciste exclut totalement toute métaphysique, et par conséquent toute inquiétude spirituelle. Nul Sphinx ne pose à l'homme de problème inquiétant ». Et le naturaliste devenu philosophe

révèle aussi ses propres angoisses : « Je suis toujours étonné que ceux qui acceptent cette sinistre conception aient le courage de vivre et de travailler. À quoi bon ? [...] Que signifie l'éternelle création, si tout ce qui est créé doit retourner au néant <sup>65</sup> ? » Au moins, Cuénot reconnaît que sa propre position relève du domaine de la foi : « Je crois qu'il y a dans les vivants, même les plus humbles, même dans les végétaux, un élément spirituel, une faculté d'invention tout à fait inexplicable, sinon par une propriété métaphysique inhérente à la vie <sup>66</sup> ». Si cette croyance apporte une solution toute faite à un problème difficile, du moins semble-t-elle atténuer les craintes du savant à l'approche de la mort : « L'homme, assuré au moins de la réalité d'un Inconnaissable qui le domine, comprend mieux son inapaisable désir de savoir et d'expliquer. Persuadé de l'éternité du spirituel, il peut attendre avec sérénité le jour prochain où, son corps éphémère étant rentré dans le sein de la Terre, l'esprit libéré connaîtra enfin la totale vérité <sup>67</sup> ».

#### CONCLUSION

L'itinéraire complexe suivi par Lucien Cuénot révèle clairement une évolution profonde dans l'attitude du chercheur face à la nature. Très précocement, Cuénot fut capable de choix théoriques importants et audacieux, tout en demeurant prudent, attentif aux faits et aux idées de ses collègues. Scrupuleux, Cuénot réalise une sélection des idées extrêmement pertinente depuis le début de sa carrière, par exemple lorsqu'il adhère au transformisme alors que son directeur de laboratoire reste sceptique quand à la nouvelle théorie. Dans les années 1890, il se range aux arguments de Weismann et adhère au néodarwinisme, la meilleure théorie du moment. Il ne craint pas d'être isolé dans la communauté scientifique, largement acquise à la théorie néolamarckiste concurrente. Jusqu'en 1901, il n'eut de cesse de confronter les nouvelles preuves aux idées admises.

Plus étonnant encore, et c'est ce qui lui valut surtout de rester dans l'histoire des sciences, il sentit immédiatement la portée des lois de Mendel et entreprit d'en confirmer la validité dans le règne animal. Tirant les conséquences théoriques des nouvelles connaissances enregistrées par la génétique naissante, il devint mutationniste. Cuénot défendit toute sa vie cette théorie très généralement rejetée par les évolutionnistes français, admettant les nouveautés au fur et à mesure de leur validation expérimentale, comme ce fut le cas pour la théorie chromosomique de l'hérédité. Il s'approcha même tout près de la théorie synthétique de l'évolution. S'il résista toute sa vie aux pressions exercées par ses collègues contre ses idées, ce fut toujours en tenant compte des faits. Refusant tout dogmatisme, il expérimenta sur l'hérédité des caractères acquis dans les années qui suivirent la première guerre mondiale, et vérifia qu'il s'agissait d'une

hypothèse fautive. Toutefois, dès cette époque, Cuénot se montre plus circonspect, restant parfois indécis lorsque les preuves directes manquent.

C'est précisément à partir des années vingt que Cuénot fit un choix décisif en faveur du finalisme. Malgré l'importance de cette option extrascientifique, Cuénot la présenta parallèlement au néodarwinisme réactualisé, dont il était un sympathisant. Mais il interpréta ses expériences embryologiques dans les mêmes termes que de nombreux auteurs peu dignes de confiance, et fut impressionné par les conclusions peu scientifiques des paléontologues de son époque. Bien que son sens critique demeurât très aiguisé, le naturaliste choisit de ne pas respecter les postulats mécanicistes de la recherche scientifique, et se laissa tenter par une métaphysique finaliste, et donc extrascientifique. L'historien des sciences peut se sentir déçu en observant que Cuénot aurait facilement pu devenir le porte-parole de la théorie synthétique en France, comme il avait été celui des lois de Mendel. Mais on peut insister aussi sur le fait qu'il fut pratiquement le seul néodarwiniste français à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle et l'un des très rares mendélistes et mutationnistes dans notre pays avant 1945. Son œuvre expérimentale fut aussi décisive, tant en ce qui concerne la redécouverte des lois de Mendel que la réfutation de l'hérédité des caractères acquis. Un tel bilan demeure exceptionnel, et l'itinéraire de Cuénot constitue, dans sa plus grande partie, un modèle de sélection des théories transformistes, conformément aux faits les mieux établis et indépendamment des pressions extrascientifiques d'un milieu très hostile aux idées aujourd'hui admises au sujet de l'évolution biologique.

## NOTES

- 1 Cf., en bibliographie, les travaux de Denis Buican.
- 2 G. Pruvost, « Henri de Lacaze-Duthiers », *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3<sup>e</sup> série, 1902, t. 10, p. 36.
- 3 J. Théodoridès, « La correspondance scientifique entre Alexandre Agassiz (1835-1910) et Henri de Lacaze-Duthiers (1821-1901), *Histoire et nature*, 1977, n 11, p. 60.
- 4 G. Pruvost, « Henri de Lacaze-Duthiers », *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3<sup>e</sup> série, 1902, t. 10, p. 37.
- 5 Notamment Goulven Laurent, cf. *Paléontologie et évolutionnisme en France (1800-1860) : de Cuvier-Lamarck à Darwin*, Paris, éditions du CTHS, 1987, p. 488.
- 6 L. Cuénot, « A. R. Wallace, *Le darwinisme*, de Varigny, 1891 », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1891, p. 487.
- 7 J. Gayon, « La préadaptation selon Cuénot (1866-1951) », *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1995, 120 (4), p. 339.
- 8 C. Limoges, « Natural selection phagocytis and préadaptation: Lucien Cuénot, 1866-1951 », *Journal of the History of Medicine and Allied Sciences*, 31, p. 176-214.
- 9 *id.*, p. 487.
- 10 P.J. Bowler, *Evolution. The History of an Idea*, Berkeley and Los Angeles, California University Press, 1989 (1983).
- 11 L. Cuénot, « A. R. Wallace, *Le darwinisme*, de Varigny, 1891 », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1891, p. 488.
- 12 Haeckel était néolamarckiste.
- 13 Cf. Cédric Grimoult, *Le développement de la paléontologie contemporaine*, Genève, Droz, 2000.
- 14 L. Cuénot, « Les ancêtres et le développement de l'individu », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1892, p. 326.
- 15 L. Cuénot, « La nouvelle théorie transformiste de Jäger, Galton, Nussbaum et Weissmann [sic] », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1894, p. 74.
- 16 *id.*, p. 75.
- 17 *id.*, p. 75.
- 18 *id.*, p. 77.
- 19 *id.*, p. 78.
- 20 *id.*, p. 78.
- 21 *id.*, p. 78-79.
- 22 *id.*, p. 79.
- 23 *id.*, p. 79.
- 24 L. Cuénot, « L'évolution des théories transformistes », *La Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1901, p. 265.
- 25 *id.*, p. 266.
- 26 *id.*, p. 266.
- 27 *id.*, p. 267.
- 28 *id.*, p. 268.
- 29 *id.*, p. 267.
- 30 *id.*, p. 267-268.
- 31 *id.*, p. 268.
- 32 *id.*, p. 268.
- 33 *id.*, p. 269.

- 34 *id.*, p. 269.
- 35 L. Cuénot, « Les idées nouvelles sur l'origine des espèces par mutation », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1908, t. 19, p. 864.
- 36 *id.*, p. 865.
- 37 *id.*, p. 862.
- 38 *id.*, p. 862.
- 39 *id.*, p. 871.
- 40 L. Cuénot, « Théorie de la préadaptation », *Scientia*, 1914, t. 16, p. 67.
- 41 *Id.*, p. 68.
- 42 J. Gayon, « La préadaptation selon Cuénot (1866-1951) », *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1995, 120 (4), p.335.
- 43 L. Cuénot, « Le peuplement des places vides dans la nature et l'origine des adaptations », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1909, t. 20, p. 11.
- 44 *Id.*, p. 12-13.
- 45 *Id.*, p. 14.
- 46 L. Cuénot, *Invention et finalité en biologie*, Flammarion, Paris, 1941, p. 100-101.
- 47 L. Cuénot, « Le mutationnisme II.– Concurrence pour vivre et sélection », *La Science moderne*, 1928, t. 5, p. 489.
- 48 Cf. Denis Buican, *Histoire de la génétique et de l'évolutionnisme en France*, Paris, PUF, 1984, p. 95.
- 49 L. Cuénot, « Maurice Caullery, "Le problème de l'évolution" », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1931, t. 42, p. 524.
- 50 *id.*, p. 525.
- 51 D. Buican, *op. cit.*, 1984.
- 52 Cité par D. Buican, « Lucien Cuénot et la redécouverte de la génétique », *Pour la Science*, juillet 1981, n 45, p. 27.
- 53 L. Cuénot, « Yves Delage et M<sup>lle</sup> Goldsmith, "Les Théories de l'Evolution" », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1910, t. 211, p. 309.
- 54 L. Cuénot, « Les coaptations », *La Science moderne*, 1926, t. 3, p. 39.
- 55 *Id.*, p. 45.
- 56 *Id.*, p. 47.
- 57 L. Cuénot, *Invention et finalité en biologie*, Paris, Flammarion, 1941, p. 5.
- 58 *Id.*, p. 110.
- 59 L. Cuénot, in *Problèmes de philosophie des sciences* (1er symposium, Bruxelles, 1947), Paris, Hermann, 1948, t. 5, p. 51.
- 60 L. Cuénot, « L'évolution », *Paléontologie et transformisme*, (Actes du Congrès de Paris, 1947), Paris, Albin Michel, 1950, p. 252.
- 61 O. Duboscq, « Lucien Cuénot, "L'adaptation" », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1925, t. 36, p. 651.
- 62 A. Tétry, « Lucien Cuénot, mon Maître », *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 1951, t. 68, p. 195.
- 63 L. Cuénot, *Invention et finalité en biologie*, Paris, Flammarion, 1941, p. 222.
- 64 *Id.*, p. 233.
- 65 L. Cuénot, « Le sens de la vie et de l'évolution », *Les conférences du Palais de la Découverte*, 26 avril 1947, p. 17.
- 66 *Id.*, p. 22.
- 67 *Id.*, p. 23 et dernière.

## BIBLIOGRAPHIE

- Buican, Denis (1973), « Sur le développement de la génétique classique en France », *Revue de synthèse*, 3<sup>e</sup> série, 70-72: 231-241.
- Buican, Denis (1981), « Lucien Cuénot et la redécouverte de la génétique », *Pour la Science* 45: 21-29.
- Buican, Denis (1981), « Le mendélisme en France et l'œuvre de Lucien Cuénot », *Scientia* 117: 105-117.
- Buican, Denis (1984), *Histoire de la génétique et de l'évolutionnisme en France*. Paris: Presses Universitaires de France.
- Cuénot Lucien (1911), *La genèse des espèces animales*. Paris: Félix Alcan.
- Cuénot Lucien (1925), *L'adaptation*. Paris: G. Doin.
- Cuénot Lucien (1936), *L'espèce*. Paris: G. Doin.
- Cuénot Lucien (1941), *Invention et finalité en biologie*. Paris: Flammarion.
- Cuénot Lucien (1951), Lucien Cuénot et Andrée Tétry, *L'évolution biologique. Les faits. Les incertitudes*, Paris, Masson.
- Grimoult Cédric (2000), *Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France (1945-1995)*. Genève-Paris: Droz.
- Mayr Ernest (1982), *Histoire de la biologie*. Paris: Fayard, (1989).