

Le principe de Baldwin ou l'effet Baldwin en biologie. Une bonne explication ou un échappatoire des darwinistes ?

Pierre JOLIVET

67 boulevard Soult, F-75012 Paris
timarcha@club-internet.fr

Résumé. – En 1896, J. Mark Baldwin proposa une théorie, qu'il appela, « un nouveau facteur de l'évolution », qui devint plus tard le principe ou plutôt l'effet Baldwin. C'était une façon de concilier l'inconciliable, le lamarckisme et le darwinisme. La plasticité phénotypique permettrait à un individu de s'adapter partiellement à une mutation positive, qui, en d'autres cas, pourrait se montrer inutile. L'effet Baldwin c'est quand un trait biologique devient inné et héritable à la suite d'un apprentissage. Exprimé d'une autre façon, l'effet Baldwin est un processus séquentiel dans lequel des caractères acquis sous l'effet de l'environnement sont remplacés par des caractères génétiques, c'est-à-dire transmissibles. Exemple : les callosités des Oiseaux ou des Mammifères, les épines stipulaires à Fourmis des *Acacia*, la coaptation des Phasmes, les boutons-pression et beaucoup d'autres traits biologiques difficiles à interpréter autrement.

Summary. – In 1896, J. Mark Baldwin proposed a theory, which he described « a new factor in evolution », and which has been called later on as the Baldwin principle, now better known as the Baldwin effect. It was a sort of an effort to reconcile the otherwise irreconcilable, Lamarckism and Darwinism. According to the Baldwin principle, phenotypic plasticity could allow an individual to adapt to a partially successful mutation, which might otherwise be useless to the individual. The Baldwin effect further says that a biological trait becomes innate as a result of first being learned [PAPINEAU, 2007, on line]. In fact, the Baldwin effect is a sequential process in which acquired characters are replaced by genetic characters. Examples : Bird and Mammal callosities; stipular spines of the ant *Acacia*; coaptation among the Phasmids, press studs, and some other debatable biological traits.

Mots-clés. – Baldwin, évolution, coaptations, callosités, stipules.

Introduction

Je n'ai pas l'intention de retracer ici l'histoire ou le contenu du darwinisme, ni du lamarckisme. D'autres l'ont fait beaucoup mieux que moi et dans des livres classiques, anciens ou récents. Je voudrais seulement repenser l'effet Baldwin, sur lequel on a tant écrit, et qui, pour certains, reste une acrobatie intellectuelle pour expliquer l'inexplicable, ce que Gould qualifiait si bien de « shades of Lamarck » [JOLIVET, 1996a].

James Mark Baldwin (1861 – 1934) était un professeur de psychologie expérimentale, éminemment connu en son temps comme spécialiste de la conscience et du développement mental, qui s'est intéressé progressivement à ce qu'il appelle l'évolution organique, « un nouveau facteur », comme il l'appelle, intervenu dans sa quête d'interprétation de l'hérédité. L'effet Baldwin se produit quand un élément biologique devient inné comme résultat d'un apprentissage [PAPINEAU, 2007, en ligne]. Supposons qu'un élément soit absent d'une population d'organismes, ensuite un certain nombre d'individus réussissent à acquérir cet élément. Ce sera un effet Baldwin, si à la suite d'une période d'apprentissage, l'élément devient inné chez une certaine population.

Discussion

En gros, pour Baldwin, les facteurs épigénétiques modifieraient le génome, autant ou plus que la sélection naturelle. L'évolution baldwinienne devrait ainsi pouvoir renforcer ou affaiblir un trait génétique. Cela semble être du pur lamarckisme, mais ce n'est pas l'idée de Baldwin ou de ceux qui le suivirent, comme Julian Huxley, qui cherchèrent tous un acceptable mécanisme darwinien pour expliquer le phénomène en quelque sorte des caractères acquis. HUXLEY [1942] inclut cette hypothèse dans sa théorie synthétique de l'évolution, comme un facteur subsidiaire, plus tard reconnu par Ernst Mayr. Pour Huxley, la distinction entre le soma et le germe n'est jamais aussi stricte que Weisman le supposait, et le principe de Baldwin et de Lloyd MORGAN [1896], appelé l'évolution organique, montre comment le lamarckisme peut être simulé par le remplacement postérieur de modifications adaptatives. MAYR [1951] admet même que le chant des Oiseaux puisse devenir héréditaire, via l'effet Baldwin, et cette hypothèse est accréditée par HUXLEY [1942]. Cet effet Baldwin a été utilisé pour expliquer des phénomènes comme l'hérédité des callosités chez les Vertébrés, la morphologie des myrmécophytes pour héberger les Fourmis, l'utilisation par les Pinsons des Galápagos de

tiges ou d'épines de cactus pour extraire les larves des cavités des branches, les coaptations chez les insectes, etc. HOVASSE [1950] va même plus loin et entrevoit la fixation des caractères mimétiques du papillon *Kallima* comme étant fixés génétiquement par l'effet Baldwin. HOVASSE [1943] qualifie de parallélisme le mélange de variations somatiques (phénocopies) et germinales, en un mot l'effet Baldwin, ce qui est loin d'être clair. Il est évident que la cécité des cavernes, chère à Jeannel, s'interprète autrement d'une façon darwinienne : la vue n'est plus nécessaire sous terre et les mutations qui produisent la cécité ne s'élimineront plus, si bien qu'un jour les aveugles domineront. En réalité, il semble que la perte de la vue soit un phénomène très complexe car quelques rares animaux épigés sont aveugles et quelques cavernicoles ont conservé leurs yeux [CUÉNOT, 1932]. Il est évident aussi que la perte de la vue n'est pas un avantage et ne relève pas de l'effet Baldwin. Je renvoie à SIMPSON [1953] pour un historique de ces faits durant l'après-guerre. JEANNEL [1950] évidemment, héraut inconditionnel du lamarckisme, ne parle pas de Baldwin et reste bien embarrassé pour expliquer d'une façon lamarckienne acceptable le mimétisme et l'homochromie des insectes. Des darwinistes, comme Michel DELSOL [1991] citent bien Baldwin, mais seulement à propos de l'adaptation de formes, acquises et fixées ou non ; ils y attachent peu d'importance.

La pensée cachée derrière l'effet Baldwin, c'est qu'on a affaire ici à un mécanisme darwinien, qui mime le lamarckisme, et permet à l'apprentissage ou à l'usage d'influencer l'évolution génétique, sans pourtant requérir l'hypothèse discréditée de Lamarck selon laquelle l'apprentissage affecte directement le génome. On voit la subtilité de l'hypothèse. SIMPSON [1953] résume fort bien l'effet Baldwin : des caractères acquis individuellement par un groupe d'organismes peuvent éventuellement, sous l'influence de la sélection naturelle, être renforcés ou remplacés par des caractères héréditaires semblables. En un mot, l'assimilation génétique d'un caractère acquis. L'effet Baldwin tendait à son époque à réconcilier le néo-darwinisme et le néo-lamarckisme. N'oublions pas que lorsque l'idée fut évoquée, les lois de Mendel étaient seulement sur le point d'être redécouvertes.

L'effet Baldwin est un processus séquentiel dans lequel des caractères acquis sous l'effet de l'environnement sont remplacés par des caractères génétiques, c'est-à-dire transmissibles.

C'est HOVASSE [1950] qui a baptisé le concept « principe de Baldwin » auquel on a préféré l'effet Baldwin. En un mot, comme je le mentionnais il y a quelques années [JOLIVET, 1996b], la sélection serait basée sur l'aptitude à acquérir des caractères nouveaux en conformité avec les phénocopies, c'est-à-dire les somations produites par l'environnement. L'effet Baldwin, ou l'assimilation génétique d'un caractère acquis [WADDINGTON, 1953], a été la cause de la remise en question de la théorie darwinienne à diverses reprises notamment dans les écrits de CUÉNOT [1925, 1932, 1936, 1951]. Cuénot qui mettait pourtant son point d'honneur à s'efforcer d'être neutre et qui penchait pour Darwin, tout en restant sur les bords crypto-lamarckiste, était cependant qualifié de « finaliste » par les Américains [SIMPSON, 1953 ; GOULD, 1977]. Pourtant dans leur livre, publié en 1998, STEELE *et al.* prétendent qu'il existe une forte évidence en génétique moléculaire que des aspects d'immunités acquises développées par les parents durant leur vie puisse être repassées à leur descendance : c'est du néo-lamarckisme pur et dur et d'autant plus surprenant qu'il provient d'Australiens. WINTREBERT [1962] ne se préoccupa guère de l'effet Baldwin, car pour lui le vivant crée sa propre évolution. C'est un lamarckisme chimique que nous propose cet auteur et Jean ROSTAND [1958, 1962], en son temps, n'y semblait pas y être du tout opposé. Cela représente peut-être, le fruit de soixante années d'études et de réflexions pour Wintrebert, mais toutefois cela reste un raisonnement difficile à suivre et à interpréter. Il est bon parfois de ressortir les vieilles rengaines, même s'il s'agit surtout de philosophie pure et qu'elles puissent de nos jours sembler fort désuètes. Durant les années de guerre, il était encore de bon ton de croire en Lamarck. C'est pourquoi beaucoup de nos scientifiques français d'alors se sont raccrochés à Baldwin comme à une bouée de sauvetage qui les reliait tout de même à Darwin. Les lamarckiens ont toujours misé sur le facteur temps et jusqu'à présent, malgré des expériences douteuses sur des Protozoaires ou des Bactéries ou des cas aberrants d'immunologie [LWOFF, 1990 ; BRENT *et al.*, 1981 ; GORCZYNSKI & STEELE, 1981], la théorie n'a jamais pu être prouvée expérimentalement. Des cas farfelus comme celui des Gerboises de Mongolie [CLARK *et al.*, 1993], où des modifications du phénotype seraient transmissibles, restent encore à prouver.

Une excellente définition de l'effet Baldwin est donnée par MAYR [1942] : « La situation où, en raison d'une modification appropriée du

phénotype, un organisme peut demeurer dans un environnement favorable jusqu'à ce que la sélection ait parachevé la fixation génétique de son phénotype ». En réalité, MAYR [1963] hésitait encore à propos de l'effet Baldwin : « l'originale version de Baldwin n'a aucune validité, écrivait-il. En assumant que la sélection organique est une alternative à la sélection naturelle, Baldwin implique non une réconciliation du darwinisme avec le lamarckisme, mais une forme cryptique et déguisée de lamarckisme ». En réalité, la pensée de Mayr a évolué par la suite. HUXLEY [1942], lui-même ardent darwinien, croyait à l'effet Baldwin, auquel il attribuait la formation des races. Le moins que l'on puisse dire c'est que SIMPSON [1952] n'était guère enthousiaste envers l'effet Baldwin. Pour lui, l'effet comporterait trois volets plus ou moins simultanés :

- 1) Les organismes en question réagissent avec l'environnement de façon à produire des modifications comportementales, physiologiques ou structurales (les épines des *Acacia* africains sous l'influence des Fourmis, par exemple, la coaptation des pattes antérieures des Mantes, torsion de l'humérus chez les Primates, patte retournée de la Taupe et des Phoques, etc.), qui ne sont pas héréditaires (somations) telles quelles mais sont avantageuses pour la survie, c'est-à-dire adaptatives, pour les individus.
- 2) Il se produit dans la population des facteurs génétiques qui produisent des caractères héréditaires similaires à ceux mentionnés plus haut en ayant les mêmes avantages adaptatifs (mutations). Ce serait ainsi que se seraient fixées les callosités des Autruches, des Phacochères, des Dromadaires et même, pourquoi pas, les callosités plantaires des Primates, l'Homme compris.
- 3) Les facteurs génétiques de 2) sont sélectionnés par la sélection naturelle et ont tendance à se répandre dans la population au cours des générations. Le résultat est que ces adaptations individuelles et non héréditaires, simple réactions somatiques à l'origine, deviennent héréditaires.

GODFREY-SMITH [2003] résume d'une autre façon le processus :

- 1) l'environnement change de telle façon à rendre le phénotype P adaptatif;
- 2) quelques organismes apprennent P et prospèrent de cette façon,
- 3) il y a sélection de gènes qui rendent P inné.

En réalité, le plus difficile est de prouver quand et comment se produit la fixation du caractère dans le génome. WATKINS [1999] a souligné que survivre par l'apprentissage peut difficilement contribuer à l'assimilation de ces gènes. Cependant ces gènes présentent un certain avantage s'ils apparaissent fortuitement dans le génome. En plus, on peut admettre que certaines populations puissent être menacées d'extinction si elles ne peuvent s'adapter rapidement à des impondérables telles que la destruction d'une forêt, l'immigration d'un nouveau prédateur, etc. La présumée chute d'un astéroïde aurait-elle déclenché des effets Baldwin ? En tout cas, pas chez les Dinosaures. L'effet Baldwin se produit lorsqu'une nouvelle activité d'une certaine population crée une nouvelle pression sélective sur ses gènes. Il est évident que, comme le citent CUÉNOT [1925] et HOVASSE [1950], la structure des feuilles des plantes vivant au bord de la mer est plus épaisse, plus pileuse, que celle des plantes continentales. L'aspect maritime disparaît généralement à l'intérieur des terres, mais cette disparition n'est souvent que partielle; somations et mutations semblent se mélanger. De là, à voir l'effet Baldwin en action, il n'y a qu'un pas. Hovasse parle même de l'effet stabilisant de cette mutation hypothétique. Remarquons aussi que certains insectes, comme les Coléoptères Chrysomélides, ont des formes littorales (*Timarcha maritima* sur la côte atlantique, *T. normanna* sur la côte de Basse-Normandie, *T. cerdo* sur la côte pacifique) vivant souvent sur des formes botaniques halophytes. Cela semble plus apparenté cependant à du darwinisme classique qu'à un fortuit effet Baldwin.

Le cas classique des callosités des Autruches, Nandous, Émeus, Casoars, Dromadaires qui apparaissent déjà dans les embryons [CUÉNOT, 1925, 1951] est trop classique pour s'y attarder. « Je ne connais pas d'exemple plus clair et en même temps plus favorable à la thèse lamarckienne que l'épaississement des soles plantaires et des callosités des Mammifères » écrivait Cuénot, qui pourtant ne concluait pas trop vite aux thèses de l'hérédité de l'acquis. En réalité, si ces adaptations sont flagrantes, elles ne sont guère plus surprenantes que les autres adaptations. Une longue sélection naturelle peut, sans doute, expliquer les callosités au lieu d'une fixation des caractères acquis. Évidemment quelques points d'interrogation subsistent. Rien n'est parfaitement limpide dans ce domaine. Il est évident que les coaptations chez les Insectes (pattes antérieures des Mantes,

bouton-pression de la Nèpe, imbrication des élytres de Coléoptères, soudées chez les aptères comme les *Timarcha* [CUÉNOT, 1941; CORSET, 1931], accrochage des ailes des Lépidoptères, présents au cours de l'embryogenèse), posent des problèmes et sont susceptibles de relever de l'effet Baldwin. DARWIN [1871], lamarckiste à ses heures, regardait la sole plantaire épaissie des enfants comme étant due « aux effets hérités de la pression durant une longue série de générations ». On pourrait aussi considérer que le bronzage de la peau humaine a répondu à l'effet Baldwin, mais on peut aussi interpréter cela comme étant un simple cas de sélection naturelle. Le cas des Phacochères, en Afrique, et de ses callosités carpiennes, existant déjà chez l'embryon (*Figure 1h*), est un fait bien connu depuis longue date. On pourrait même considérer que les cornes des Coléoptères [MOCZEK *et al.*, 2007], la crête des Casoars, le crête épaissie de certains Dinosaures, comme *Pachycephalosaurus*, qui leur servait probablement à s'affronter, ont débuté à la suite de frottements, puis se sont fixés génétiquement par la suite. Mais, n'est-ce pas trop extrapoler sur une pente dangereuse ?

Un exemple classique parmi les végétaux associés aux Fourmis est celui des adaptations multiples des myrmécophytes : soit un logement dans les tiges elles-mêmes avec adaptations en conformité comme les prostomata ou ouvertures préformées, soit des domatia ou logements multiformes préformés, comme ceux des feuilles ou des tiges de nombreuses plantes, soit les épines ou stipules modifiées des *Acacia*, etc. Beaucoup de ces plantes, non seulement logent les Fourmis, mais aussi leur fournissent de la nourriture sous forme de trophosomes et de sucres [JOLIVET, 1986, 1996a]. Les *Acacia* à cornes de l'Afrique Orientale abritent des Fourmis, mais aussi des Coléoptères symbiontes. Ces cornes sont des épines stipulaires parfois très importantes et très variables d'une espèce à l'autre. Les explications fournies sur leur origine ont varié : lamarckienne (Beccari), galles (Jeannel), préadaptation (Schnell), coévolution (Janzen). Quant à HOCKING [1970 et 1975], disparu trop tôt pour approfondir ses recherches, il a donné une explication inédite de ces formations, une explication « baldwinienne » assez surprenante.

Seuls les *Acacia* centre-américains (*Figure 2a*) et est-africains (*Figure 2c*) possèdent ces énormes épines enflées et habitées régulièrement par les fourmis (*Pseudomyrmex* au Mexique et *Crematogaster* en Afrique). Chez les *Acacia*

américains, la nourriture protéinique est fournie par les corps de Belt et les sucres grâce à des nectaires extra-floraux. Les *Acacia* d'Afrique orientale ne possèdent pas de corps nourriciers définis, mais fournissent un peu de nectar. Les *Acacia* australiens, les plus nombreux et les plus diversifiés, n'ont jamais offert rien de tel aux Fourmis, sauf éventuellement des sucres, probablement parce que les gros Mammifères brouteurs faisaient défaut à ce continent. Comment donc peut-on expliquer l'apparition de ces grosses épines stipulaires, en deux endroits différents de la planète, avec l'adaptation à certaines Fourmis, et même la fourniture de nourriture ?

La première explication qui vient à l'esprit, après le rejet de la solution lamarckienne, la plus facile, c'est la préadaptation de ces structures occupées par la suite par les Fourmis ; c'est la thèse de Schnell. La seconde est la coévolution plante-fourmi, chère à Janzen, qui expliquerait ainsi l'étroite adaptation des *Acacia* américains et de leurs hôtes. En réalité, la thèse de la coévolution, qui fit fureur un certain temps, n'emballa plus personne. On parle maintenant de coévolution diffuse, ce qui ne veut absolument rien dire. Comme me le disait un jour P.-P. Grassé, l'idée d'évolution est parfois difficile à admettre, alors la coévolution ! C'est ce qu'il écrivit dans la préface de mes livres sur les Fourmis [JOLIVET, 1986, 1996a].

HOCKING [1975] invoqua l'effet Baldwin. Voici comment il explique cette évolution. Les épines des *Acacia* africains à l'origine étaient des galles d'Homoptères, probablement de Pucerons. Certaines épines auraient parfois un ressemblance grossière avec les galles de certains Peupliers et montreraient même des ressemblances histologiques (*Figure 2b*). La sensibilité de la plante à ce stimulus initial aurait ainsi été sélectionnée en vertu des grands avantages qu'elle confère aux Fourmis : un logement protégé contre les herbivores. Si le seuil de la réponse de la plante s'abaisse, alors la galle peut se produire avec la seule présence d'un Homoptère ou d'un Arthropode quelconque. La diversité de forme des stipules entre les *Acacia* devient ainsi compréhensible du fait de la diversité des espèces d'Homoptères associés à l'origine avec les *Acacia* et les Fourmis. Cette explication, dit Hocking, est comparable à l'effet Baldwin où l'assimilation génétique utilisée pour expliquer les callosités des Autruches nouveaux-nés (*Figure 2c*).

Cette explication, à mon avis, est bien difficile à accepter. Pour d'autres, ou bien il y

Le principe de Baldwin ou l'effet Baldwin en biologie.
 Une bonne explication ou un échappatoire des darwinistes ?

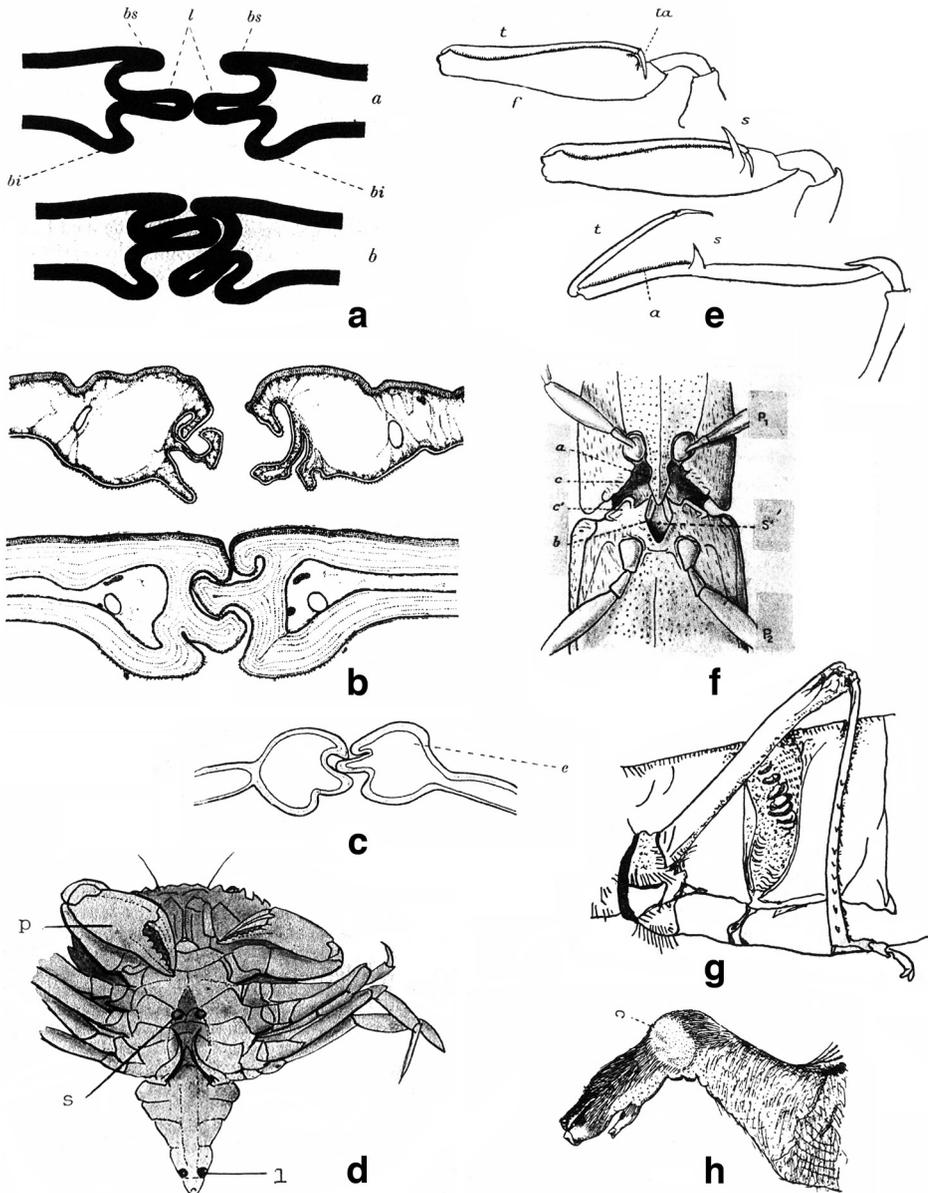


Planche 1. – a) Coaptation du bord sutural des élytres chez la plupart des Coléoptères. a) partie constituante avec les languettes (l). bs : bords supérieurs; bi : bords inférieurs. b : les deux parties coaptées. b) Coaptation du bord sutural des élytres de *Timarcha tenebricosa* F. (Coleoptera Chrysomelidae). Au dessus, avant coaptation; en dessous, après coaptation. c) Coaptation du bord externe des élytres chez *Cassida viridis* L. (Coleoptera Chrysomelidae). d) Face ventrale du crabe *Carcinus maenas* Pennant. Montrant les pinces et les boutons-pression accrochant l'abdomen. e) Pattes antérieures ravisseuses d'Hémiptères aquatiques. De haut en bas, *Nepa cinerea* L., *Laccotrephes* sp. et *Ranatra linearis* L. (Nepidae). f) Organe de saut d'un Coléoptère Elateridae : *Agriotus pilosus* Panzer. g) Appareil stridulatoire abdominal de *Pneumora* sp. (Orthoptera Acrididae) d'Afrique du Sud. h) Patte antérieure gauche d'un foetus de *Potamocheirus africanus* L., le Phacochère africain, avec callosité carpienne. (a, b, c, d'après CORSET, 1931; d et g, d'après TÉTRY, 1948; e, f, h, d'après CUÉNOT & TÉTRY, 1951).

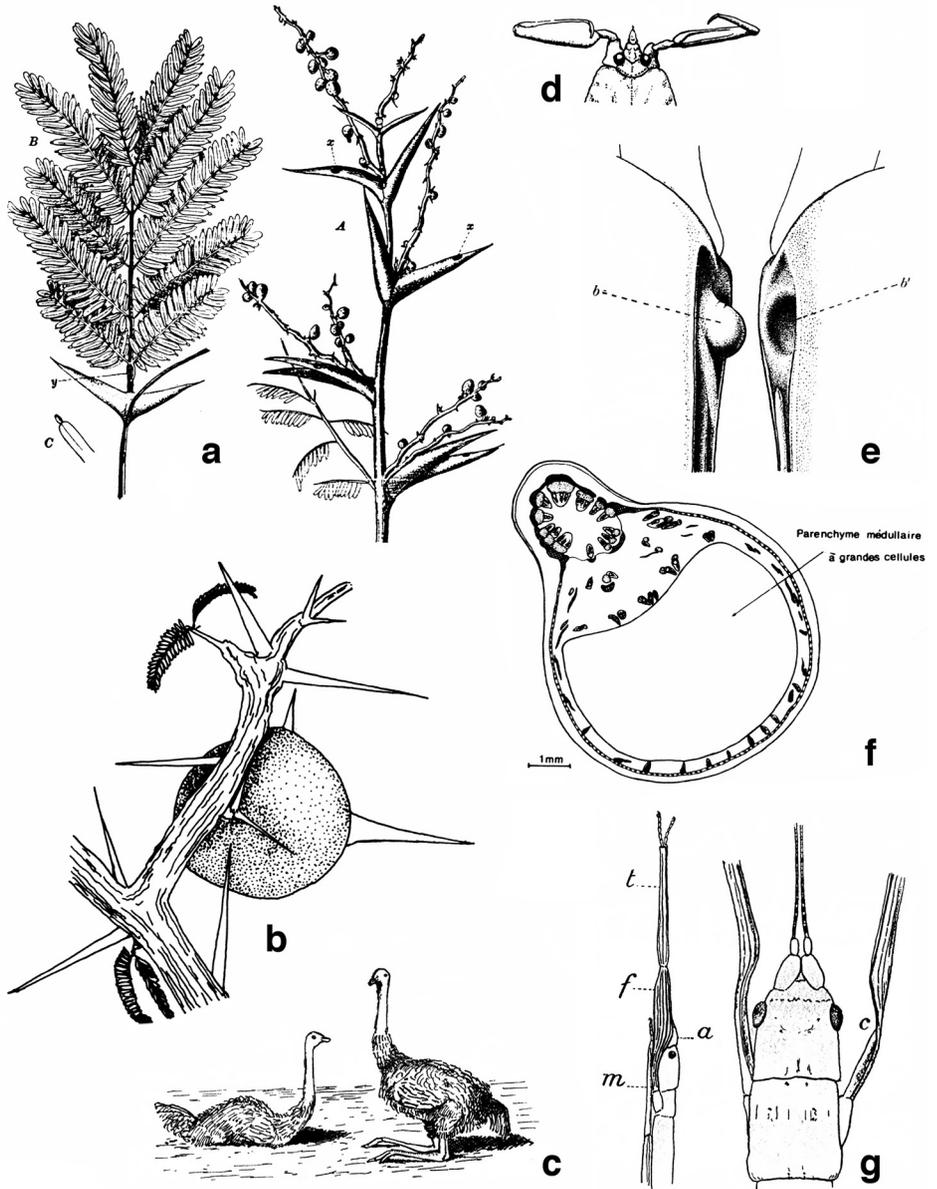


Planche 2. — a) *Acacia sphaerocephala* Schldtl. & Cham. (Mimosées), Mexique, montrant les épines stipulaires occupées par les Fourmis. b) *Acacia drepanolobium* (Harms) Sjöstedt (Mimosées), Kénya, et une épine stipulaire enflée. c) Jeunes Atruches, *Struthio camelus* L., d'environ 6 mois. Les callosités sternales et publiennes reposent sur le sol. d) Pattes antérieures de *Nepa cinerea* L. (Hemiptera Nepidae), montrant une patte refermée et l'autre ouverte avec la rainure apparente. e) Le bouton-pression de la région antérieure du bord sutural des élytres de *Sternocera sternicornis* L. (Coleoptera Buprestidae). f) Coupe de l'épine stipulaire jeune d'un *Acacia leucophloea* Willdenow (Mimosées), montrant l'analogie, au début, avec une galle. g) Coaptation des fémurs antérieurs et de la tête chez le Phasme *Carausius morosus* (Sinety).) (a, b, f, d'après JOLIVET, 1986; c, g, d'après CUÉNOT & TÉTRY, 1951; d, d'après TÉTRY, 1948; e, d'après CORSET, 1931).

a eu coévolution des *Acacia* et des Fourmis, ou il y a eu préadaptation des épines stipulaires envers les Fourmis, car ces épines se développent actuellement sans Fourmis et sans stimulus d'aucune sorte. On doit évidemment rejeter une modification des stipules sous l'effet des Fourmis comme le croyaient Beccari et Delpino autrefois, modification devenue, par la suite, héréditaire. Cela n'est pas aussi simple que le pensaient ces deux lamarckistes italiens. Gardons Baldwin, faute d'une autre interprétation plus plausible.

PAPINEAU [2007, en ligne] insiste sur le cas des Pinsons de Galápagos et la difficulté d'interpréter tous les éléments extraordinairement complexes de ce comportement (l'usage de tiges ou d'épines pour déloger les Insectes) par la seule sélection naturelle. Additionnez l'effet Baldwin, ajoutez-il, et cela permet de franchir la barrière de la sélection [WATKINS, 1999]. Supposons que des individus occasionnellement acquièrent ce comportement et, s'ils réussissent, l'effet Baldwin intervient et ce comportement devient alors inné. Là où l'affaire se complique, c'est qu'il faut supposer que l'apprentissage social de traits complexes de comportement, comme l'usage d'outils, est de cette façon fixé dans le génotype, même s'il subsiste une part d'apprentissage de la part des anciens. Ces Pinsons pourront être moins aptes à apprendre d'autres façons de se nourrir une fois que leur comportement d'utilisation d'outils est fixé dans le génotype. Notons parmi ces cas de « social learning », celui des Mésanges perçant les bouteilles de lait en Angleterre, des Corbeaux néo-calédoniens (*Corvus moneduloides*) fabriquant des outils crochus [CLAYTON, 2007] ou des Macaques lavant les patates douces, dans l'eau de la rivière, au Japon. Certainement, au début, les animaux copient le comportement de certains d'entre eux. Est-ce devenu réellement héréditaire ? fixé par l'effet Baldwin ? Comme il s'agit de comportements récents, il eut été certainement possible de vérifier, à l'échelle humaine, un bout de l'évolution. Il s'agit là d'un apprentissage social et qui devient l'apanage de certains groupes seulement. Des comportements plus anciens, comme celui des Loutres de mer qui écrasent les coquillages avec des pierres ou des Oiseaux laissant tomber les palourdes, sont peut-être dus aussi à l'effet Baldwin. Pour en revenir aux Corbeaux néo-calédoniens, je les ai aperçus souvent en forêt sur place, mais au zoo de Nouméa, en cage, je leur ai tendu une brindille et l'un d'entre eux a immédiatement tenté de recourber l'extrémité pour en faire un crochet.

Cela semble signifier qu'un comportement appris a pu devenir héréditaire et être inné au moins dans une partie de la population. Un autre exemple de transmission culturelle récente est celui des Dauphins à grand nez (*Tursiops*) à Shark Bay en Australie [KRÜTZEN *et al.*, 2005]. Ces Dauphins utilisent les éponges marines comme outils sur leur rostre pour sonder le substrat pour trouver des poissons. Il s'agit d'une transmission culturelle du sponging. Tous ces « spongers » seraient les descendants récents d'une « sponging Eve », un Dauphin femelle, le sponging semblant une transmission verticale presque exclusive de la mère aux descendants femelles. Une fixation baldwinienne ? Possible mais un phénomène complexe, à préciser.

Les coaptations, étudiées par Cuénot, mais aussi par TÉTRY [1948] pourraient avoir aussi une explication baldwinienne, même si cela semble s'apparenter à du lamarckisme adapté. L'acte sexuel, lui-même, chez de nombreux êtres vivants, est une coaptation, parfois très adaptée et étroite (la clé et la serrure de Léon Dufour), comme chez certains Insectes ou chez les serpents, ou souvent des épines maintiennent l'élément mâle dans le vagin. Au double vagin d'un Marsupial correspond plus ou moins une extrémité bifide du pénis. Je ne sais comment on fait dériver cette fonction, parlant d'évolution, car HOVASSE [1950] ne s'étend pas là-dessus. En tout cas, cela ne relève guère de l'effet Baldwin. On est généralement muet là-dessus dans les traités évolutionnistes. Les coaptations chez les Insectes sont nombreuses et invoquer l'effet Baldwin pour leur apparition, puis une fixation génétique, semble assez logique. Si RABAUD [1942] ne s'en préoccupe guère (il voyait dans les coaptations des conformations singulières et souvent fort compliquées, mais vraiment quelconques !), VANDEL [1949] suggéra des coordinations (?) hormonales. Curieusement, les grands penseurs modernes de l'évolution, GOULD [2002], MAYR [1942, 1963, 2001], HUXLEY [1942], FUTUYMA & SLATKIN [1983], FUTUYMA [1998, 2005] ne s'étendent pas trop sur les coaptations ou restent muets. Les coaptations, pour CUÉNOT [1932] sont des ajustements mécaniques réciproques de deux parties indépendantes. Citons les fémurs antérieurs des Phasmes, moulant exactement la tête (*Figure 2g*), les pattes antérieures des Nèpes présentant un dispositif analogue à un couteau pliant (*Figure 1e et 2d*), le bouton-pression qui ferme la cavité palléale chez les Céphalopodes, qui attache l'abdomen des crabes (*Figure 1d*), qui agrafe les ailes des

Punaises d'eau ou des Buprestes (*Figure 2e*), la coaptation des élytres des Coléoptères (*Figure 1a*), surtout renforcée chez certains aptères à élytres soudés (*Timarcha* et *Cassides*, *Figures 1b* et *1c*), l'appareil d'accrochage des ailes des Lépidoptères, Hémiptères, Hyménoptères [CORSET, 1931], les ovipositeurs, aiguillons venimeux, stylets buccaux de beaucoup d'Insectes, les appareils musicaux des Insectes (*Figure 1g*), l'organe du saut des Élatérides (*Figure 2f*), et tant d'autres coaptations chez les Coléoptères ou autres. Tous ces organes se développent à l'avance chez l'embryon et, dès le début, ils fonctionnent parfaitement. En réalité, il y a parfois, d'après CORSET [1931], un certain finissage des pièces à appareiller. Comme le souligne Cuénot, ce n'est pas une mutation germinale fortuite qui a fait apparaître, d'un coup, en deux points éloignés du corps un bouton-pression et son logement. Alors, l'effet Baldwin pourquoi pas, là aussi, mais c'est plus complexe que pour les callosités. CUÉNOT [1932] n'y croyait guère. CORSET [1931] distinguait les coaptations par juxtaposition, par engrenage et par assemblage. Il y a vraiment des cas d'engrenage très subtils, comme chez les Coléoptères Chrysomelidae Chlamisinae où il ne manque vraiment aux élytres que la tirette pour engrener une fermeture éclair.

Un autre « principe » qui serait en faveur de Lamarck est le principe de sélection de l'hôte d'HOPKINS [1916, 1917] selon lequel une espèce d'Insecte, qui se développe sur deux hôtes ou plus, préférera continuer de se développer sur l'hôte auquel il a été adapté. C'est-à-dire qu'un Insecte qui vit sur une plante donnée, mais qui a plusieurs possibilités, pondra de préférence sur la plante qui l'a nourri précédemment. On peut aussi exprimer ce principe de cette façon : l'adulte d'Insectes oligophages a une tendance à déposer ses œufs sur l'espèce de plante-hôte qui l'a nourri durant son stade larvaire. On pourrait là aussi invoquer la sélection naturelle, beaucoup de larves étant éliminées, ne subsistent que celles qui dévorent la plante en question. On a même autrefois tenté d'appliquer aux *Drosophiles* le principe d'Hopkins : nourries avec un médium parfumé à la menthe, elles tenteraient à la génération future de pondre sur un substrat parfumé. En réalité, ce principe reste très discuté, souvent remis en question, mais aussi fréquemment rejeté. Certains y ont même vu aussi un effet Baldwin [SIMPSON, 1953]. On en discute toujours, car parfois il y a toujours des biologistes qui prétendent le vérifier.

Laissés dans l'obscurité, les animaux gardent leurs yeux, au moins à l'échelle expérimentale humaine. Les lamarckistes objecteront qu'il manque le facteur temps, leur « *deus ex machina* ». Le darwinisme, disait Grassé, explique très bien la microévolution, mais pas encore clairement la macroévolution. On ne fait plus de nos jours d'expériences qui puissent conforter la vieille théorie de Lamarck, rejetée et honnie par les Anglo-saxons. C'est en quelque sorte dommage, car si les expériences de Kammerer sur les Crapauds ou sur le Protée relèvent d'une idéologie passée, d'autres mériteraient un nouvel essai. Qu'importe cependant pour les darwinistes, car toujours une explication commode pourra être trouvée. À vrai dire, toutes ces réflexions peuvent sembler futiles aux jeunes biologistes, plus préoccupés par la cladistique, la biologie moléculaire, le code barre et le phylocode. À mon humble avis, elles méritent cependant d'être posées.

Infortuné J. Mark Baldwin ! Il fut un jour, en 1908, pris par la police dans un lieu de plaisir et il perdit alors son poste de professeur de psychologie à John Hopkins University, tant était grand le scandale à son époque. De nombreuses bibliographies de Baldwin existent et nous renvoyons ici à une récente et très succincte parue en ligne dans Wikipedia [ANONYME, 2007a], plus une bibliographie [ANONYME, 2007b]. Baldwin enseigna à Princeton, puis à John Hopkins jusqu'en 1908. Pour la petite histoire, il alla ensuite au Mexique où il enseigna sur Darwin, puis se fixa en France où il mourut en 1934. Son intérêt dans l'évolution, l'amena à la psychologie évolutive, puis à la biologie. Un autre grand biologiste, un autre créateur d'un principe ou plutôt d'une loi, eut aussi des problèmes pour des faits un peu différents : ce fut Harrison Gray Dyar Jr., (1866 – 1929), l'auteur de la règle de Dyar sur les mues de Lépidoptères, mais ceci est une autre histoire... Règles, principes, effets, lois, directives... Aux naturalistes de s'entendre sur la phraséologie et la linguistique.

Conclusions

Revenons à l'effet Baldwin. MAYR dans son avant-dernier livre [2001] ne le nie pas mais semble y prêter une attention modérée; il le définit comme étant la sélection de gènes qui renforcent la base génétique d'un variant du phénotype. Cela reste une définition plus moderne d'un facteur, peut-être accessoire, de l'évolution. Si au

début du siècle dernier, les théories de Lamarck et de Darwin étaient en rivalité, c'est August WEISMANN [1893] qui mit fin au lamarckisme en niant l'implication des cellules somatiques dans la transmission de ces caractères. BALDWIN, en 1896, proposa un nouveau facteur de l'évolution, où des caractères acquis pourraient être indirectement hérités. C'est l'assimilation génétique et le résultat de l'interaction de l'évolution avec l'apprentissage chez les individus. Il semblerait que l'effet Baldwin présente, à présent, de nombreuses applications pratiques en intelligence artificielle, notamment dans l'apprentissage des machines [TURNER *et al.*, 1996]. Cuénot n'y croyait guère, HOVASSE [1943, 1950] y basait toute sa philosophie, considérant le phénomène comme étant une raison fréquente et nécessaire de l'adaptation. Quand on relit les textes d'Hovasse, on y perçoit une certaine dose de naïveté car à vouloir trop prouver, on ne prouve rien. Les auteurs modernes croient modérément à l'effet Baldwin, mais cela reste une hypothèse valable dans des cas limites. Certains comme Gould ou Futuyma esquivent le problème dans sa totalité. Pour SIMPSON [1953], l'effet Baldwin, loin d'être une chimère, restait souvent la seule explication envisageable. WEBER & DEPEW [2003] font revivre toute l'hypothèse dans leur livre postérieur au compendium de Gould. Récemment, Erika CRISPO [2007] a repris tout le problème en essayant de séparer la plasticité phénotypique, selon Baldwin et selon Waddington, souvent confondues selon elle. WEST-EBERHARD [2003], dans son gros livre, suppose que l'évolution morphologique puisse être rechapée par des changements de comportement qui résultent de la plasticité phénotypique; West-Eberhard insiste sur l'importance des interactions entre le génome et l'environnement et, comme LEWONTIN [1974], se fixe sur le phénotype, non le génotype, en tant que moteur central de l'évolution. C'est l'induction environnementale qui semble supplanter la mutation due au hasard. Il semble y avoir là aussi une distinction entre micro- et macro-évolution, mais on peut aussi en déduire que Lamarck n'avait pas entièrement tort après tout. Cela donne aussi de l'espoir aux inconditionnels baldwinistes. Tenter de réconcilier Lamarck et Darwin est courageux mais cette fixation de caractères acquis reste quand même fort aléatoire.

Références bibliographiques

ANONYME, 2007a. – *James Mark Baldwin*.
Wikipedia, on line : 5 p. Disponible sur internet :

- <http://fr.wikipedia.org/wiki/James_Baldwin_%28psychologue%29>
ANONYME, 2007b. – *The Baldwin Effect : A Bibliography*.
Wikipedia, on line. 5 p. Disponible sur internet :
<http://en.wikipedia.org/wiki/Baldwinian_evolution>
BALDWIN J.M., 1896. – A new factor in Evolution. *The American Naturalist*, 30 : 441-451-536-553.
BRENT L., RAYFIELD L.S., CHANDLER P., FIERZ, W., MEDEWAR P.B. & SIMPSON E., 1981. – Supposed lamarckian inheritance of immunological tolerance. *Nature*, 290 : 508-512.
CLARK M.M., KARPULK P. & GALEF JR. B.G., 1993. – Hormonally mediated inheritance of acquired characteristics in Mongolian Gerbils. *Nature*, 19-VIII-1993.
CLAYTON N., 2007. – Animal Cognition : Crows Spontaneously Solve a Metatool Task. *Current Biology* 17 (20) : on line.
CORSET J., 1931. – Les coaptations chez les insectes. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, Supplément 13 : 1-337.
CRISPO E., 2007. The Baldwin effect and genetic assimilation : revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*, 61 (11) : 2469-2479.
CUÉNOT L., 1925. – *L'adaptation*. Paris, G. Doin, 420 p.
CUÉNOT L., 1941. – *Invention et finalité en Biologie*. Paris, Flammarion, 259 p.
CUÉNOT L., 1932. – *La genèse des espèces animales*. 3^e édition. Paris, Félix Alcan, 822 p.
CUÉNOT L., 1936. – *L'Espèce*. Paris, G. Doin, 310 p.
CUÉNOT L. & TÉTRY A., 1951. – *L'évolution biologique. Les faits, Les incertitudes*. Masson et C^{ie}, 592 p.
DARWIN C., 1888 (1871). – *The descent of man*. London, John Murray, 507 + 528 p.
DELSOL M., 1991. – *L'Evolution Biologique en vingt propositions*. Paris, J. Vrin, 850 p.
FUTUYMA D.J., 1998. – *Evolutionary Biology*. 3rd ed. Sunderland (Mass., USA), Sinauer Associates, 763 p.
FUTUYMA D.J., 2005. – *Evolution*. Sunderland (Mass., USA), Sinauer Associates, 750 p.
FUTUYMA D.J. & SLATKIN M., 1983. – *Coevolution*. Sunderland (Mass., USA), Sinauer Associates, 555 p.
GODFREY-SMITH P., 2003. – Between Baldwin scepticism and Baldwin boosterism. In WEBER B.H. & DEPEW D.J., *Evolution and Learning. The Baldwin Effect Reconsidered*. MIT Press Cambridge, Mass. USA. London, England. : 53-67.
GORCZYNSKI R.M. & STEELE E.J., 1981. – Simultaneous yet independent inheritance of somatically acquired tolerance to two distinct H-2 antigenic haplotypes determined in mice. *Nature*, 289 : 678-681.

- GOULD S.J., 1977. – *Ever since Darwin. Reflections in Natural History*. London, Burnett Books, 285 p.
- GOULD S.J., 2002. – *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, Harvard University Press, 1 433 p.
- HOCKING B., 1970. – Insect associations with the swollen thorn Acacias. *Transactions of the Royal entomological Society, London*, **122** (7) : 211-255.
- HOCKING B., 1975. – Ant-Plant mutualism : evolution and energy. In GILBERT L.E. & RAVEN P.H.. *Coevolution of Animals and Plants*, Austin, University of Texas, 78-89.
- HOPKINS A.D., 1916. – Economic investigations of the scolytid bark and timber beetles of North America. U. S. Department of Agriculture Program of Work : 353.
- HOPKINS A.D., 1917. – A discussion of C.G. Hewitt's paper on « Insect Behavior ». *Journal of Economic Entomology*, **10** : 92-93.
- HOVASSE R., 1943. – *De l'Adaptation à l'Evolution par la Sélection*. Paris, Hermann et Cie, 78 p.
- HOVASSE R., 1950. – *Adaptation et Evolution*. Paris, Hermann et Cie, 139 p.
- HUXLEY J. 1942. – *Evolution. The modern synthesis*. 3^e ed. London, Allen & Unwin / New York, Harper, 705 p.
- JEANNEL, R. 1950. – *La Marche de l'Evolution*. Paris, Editions du Muséum, 171 p.
- JOLIVET P., 1986. – *Les Fourmis et les Plantes*. Paris, Boubee, 253 p.
- JOLIVET P., 1996a. – *Ants and Plants. An example of Coevolution*. Leiden, Backhuys publs., 303 p.
- JOLIVET P., 1996b. – Le Fantôme de Lamarck et l'effet Baldwin. *Bulletin de l'ACOREP (Le Coléoptériste)*, **28** : 31-36.
- JOLIVET P., 2007. – Hypertélie : mimétisme, signaux sexuels ou moyens de défense. Un dilemme chez les insectes : vrai ou faux concept. *L'Entomologiste*, **63** (2) : 57-66.
- KRÜTZEN M., MANN J., HEITHAUS M.R., CONNOR R.C., BEJDER L. & SHERWIN W. B., 2005. – Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *PNAS*, **102** (25) : 8939-8943.
- LEWONTIN R.C., 1974. – *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. New York, Columbia University Press, 346 p.
- LWOF A., 1990. – L'organisation du cortex chez les ciliés : un exemple d'hérédité de caractère acquis. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **310** (3) : 109-111.
- MAYR E., 1942. – *Systematics and the Origin of Species*. New York, Columbia University Press, 334 p.
- MAYR E., 1951. – Speciation in birds. *Proceedings of the Xth International Ornithological Congress* : 91-131.
- MAYR E., 1963. – *Animal Species and Evolution*. Cambridge (Mass., USA), Harvard University Press, 797 p.
- MAYR E., 2001. – *What evolution is*. New York, Basic Books, 318 p.
- MOCZEK A.P., ANDREWS J., KIJIMOTO T., YERUSHALMI Y. & ROSE D.J., 2007. – Emerging model systems in evo-devo : horned beetles and the origin of diversity. *Evolution and Development*, **9** (4) : 323-328.
- MORGAN C.L., 1896. – *On modification and variation*. *Science*, **4** : 786-740.
- PAPINEAU D., 2007. – *Social Learning and the Baldwin Effect*. on line : 16 p.
- RABAUD E., 1942. – *Transformisme et Adaptation*. Paris, Flammarion, 265 p.
- ROSTAND J., 1958. – *Aux sources de la biologie*. Paris, Gallimard, 275 p.
- ROSTAND J. 1962. – *L'intelligence de la matière animée*. Le Figaro, 16.06.1962 : 6-7.
- SIMPSON G.G., 1953. – The Baldwin effect. *Evolution*, **7** : 110-117.
- STEELE E.J., LINDLEY R.A. & BLANDEN R.V. 1998. *Lamarck's Signature. How retrogenes are changing natural selection paradigm*. Reading (Mass., USA), Perseus Books, 286 p.
- TÉTRY A., 1948. – *Les Outils chez les Etres Vivants*. Paris, Gallimard, 345 p.
- TURNER P., WHITLEY D. & ANDERSON R., 1996. – Evolution, Learning, and Instinct : 100 Years of the Baldwin Effect. *Special Issue of Evolutionary Computation*, **4** (3) : 3 pp.
- VANDEL A., 1949. – *L'Homme et l'Evolution*. Paris, Gallimard, 201 p.
- WADDINGTON C.H., 1953. – Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, **4** : 118-126.
- WATKINS J. 1999. – A note on Baldwin effect. *British Journal for the Philosophy of Sciences*, **50** : 417-423.
- WEBER B.H. & DEPEW D.J. (eds.) 2003. – *Evolution and Learning. The Baldwin Effect Reconsidered*. MIT Press, Cambridge, Mass. USA and London England : 341 p.
- WEISMANN A., 1893. – *The Germ-Plasm : A theory of Heredity*. New York, Scribners, 629 p.
- WEST-EBERHARD M.J., 2003. – *Developmental Plasticity and Evolution*. New York, Oxford University Press, 816 p.
- WINTREBERT, P. 1962. – *Le vivant, créateur de son évolution*. Paris, Masson et Cie, 416 p.