

Tribune libre

Génétique et évolution : qu'y a-t-il de nouveau dans la théorie synthétique ? ⁽¹⁾

J.R. DAVID

Centre National de la Recherche Scientifique,
Laboratoire de Biologie et Génétique évolutives, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex, France

Résumé

L'évolution biologique, qui a produit l'extraordinaire diversité des êtres vivants, s'est déroulée dans des populations naturelles. Ce sujet est étudié par les évolutionnistes, qui sont préoccupés principalement par la macroévolution, c'est-à-dire la formation des espèces et des taxons d'ordre supérieur, et par les généticiens des populations qui s'intéressent davantage à la variabilité intraspécifique, souvent appelée microévolution. On relève encore beaucoup d'incompréhensions entre ces deux approches même si, en dernier ressort, on est sûr que ce sont des mécanismes génétiques qui ont permis la diversité du vivant.

Les réflexions présentées ici ont plusieurs objectifs. 1) rappeler l'importance de certains enchaînements historiques dans l'évolution des concepts scientifiques ; 2) indiquer comment la théorie synthétique de l'évolution s'est beaucoup enrichie, au cours des trois dernières décennies, par les apports de disciplines biologiques diverses ; 3) montrer que, dans l'ensemble, le changement conceptuel majeur consiste à accorder de plus en plus d'importance à des processus stochastiques qui ne sont plus limités aux seules mutations mais qui interviennent à des niveaux d'organisation variés ; 4) souligner enfin que, si l'évolution reste une préoccupation centrale de toute recherche biologique, nous sommes encore loin d'avoir une compréhension satisfaisante des processus génétiques qui ont été mis en jeu.

Mots clés : évolution, génétique des populations, théorie synthétique, théorie neutraliste, adaptation, éthologie, écologie, systématique, phénomènes stochastiques.

Summary

Genetics and evolution : what is new in the synthetic theory ?

Biological evolution, which has produced the extraordinary diversity of life, is a process which has occurred in natural populations. This subject is studied by evolutionists, who mainly consider macroevolution, i.e. the production of species and higher taxa, and by population geneticists who are more interested in microevolution, i.e. intraspecific variability. Some misunderstanding still exists between these two complementary approaches even if, finally, it is sure that genetic mechanisms have produced genomic divergences and organic diversity.

The reflexions presented here have several purposes : (1) to recall the importance of some historical events in the evolution of scientific concepts ; (2) to indicate how the synthetic theory has benefited, during the last three decades, from the progress of various biological disciplines ;

(1) La direction du Centre National de la Recherche Scientifique a retenu l'Evolution biologique comme « thème stratégique de recherche ». Les réflexions présentées ici sont une contribution visant à mieux définir la problématique et les perspectives de ce thème.

(3) to show that, on the whole, the major conceptual change has been to give more weight to stochastic processes, not limited to random mutations but occurring at various, higher levels of organization ; (4) to draw attention to the fact that, while evolution remains a central preoccupation of any biological research, we are still far away from a satisfactory understanding of the genetic processes which have resulted in the diversity of life.

Key words : evolution, population genetics, synthetic theory, neutralist theory, adaptation, ethology, ecology, systematics, stochastic processes.

I. Modalités et mécanismes

« Quelle que soit sa spécialité, qu'il s'occupe d'organismes, de cellules ou de molécules, il n'est pas un biologiste aujourd'hui qui n'ait, tôt ou tard, à se référer à l'évolution pour interpréter les résultats de son analyse ». Cette phrase de JACOB (1970), toujours d'actualité, peut être complétée par l'affirmation de DOBZHANSKY (1973) : « Nothing in biology makes sense except in the light of evolution ».

L'intérêt que l'on porte à l'évolution des organismes peut se situer à deux niveaux complémentaires : on peut, après en avoir observé les résultats, souhaiter en déterminer les modalités ; ou bien on essaie d'en comprendre les mécanismes génétiques. Pour prendre un exemple concret, on cherchera, dans la première perspective, quel est le singe anthropoïde vivant qui est actuellement le plus proche de l'Homme : la réponse est presque certaine, il s'agit du chimpanzé. Dans la seconde approche, on essaiera de comprendre pourquoi, à partir d'un ancêtre commun vivant il y a au moins cinq millions d'années, deux lignées ont divergé pour aboutir à la situation présente : la réponse ici est loin d'être acquise.

II. Génétique et théorie darwinienne

Plusieurs mécanismes ont été proposés, au cours de l'histoire de la biologie, pour expliquer l'origine et la diversité des êtres vivants. Citons en particulier : le créationnisme, c'est-à-dire l'intervention d'un déterminisme supérieur, échappant à l'entendement humain ; l'hérédité des caractères acquis, développée par LAMARCK ; la sélection naturelle par DARWIN. Aucune de ces théories ne pouvait être solidement étayée avant que l'on ne dispose de connaissances suffisantes sur les mécanismes de l'hérédité. Œuvre magistrale d'une remarquable profondeur, la théorie darwinienne a été développée il y a plus d'un siècle, alors que la génétique n'existait pas en tant que science. Cette théorie a été fondée, d'une part sur la réalité de l'évolution biologique (conception largement développée, au tout début du XIX^e siècle, par LAMARCK), d'autre part sur l'existence d'une variabilité entre les individus permettant l'intervention de la sélection naturelle et aboutissant à une meilleure adaptation des populations à leur environnement.

Au début du XX^e siècle, la redécouverte des lois de MENDEL a permis d'établir les bases génétiques de la théorie darwinienne et, en même temps, de rejeter progressivement l'hypothèse d'une hérédité de l'acquis, souvent attribuée à LAMARCK. L'application de la génétique mendélienne aux populations a fait naître la génétique des populations.

Cette discipline, qui était au départ très théorique et mathématique, a été formalisée vers 1930 grâce aux travaux des « trois grands », FISHER, HALDANE & WRIGHT. Ces développements ont, à leur tour, servi à affiner la théorie évolutive. Ainsi est né le « néodarwinisme » que l'on peut résumer ainsi : les mutations provoquent, en permanence, l'apparition de nouveaux variants génétiques dans les populations ; ces variants sont constamment soumis au crible de la sélection naturelle ; des allèles nouveaux, plus favorables, remplacent ainsi les allèles anciens ; il en résulte une adaptation toujours meilleure des populations à leur environnement et, partant, une modification progressive des espèces.

La théorie darwinienne et néodarwinienne n'a été admise en France que d'une façon tardive. Ce refus de suivre l'évidence et de se rallier à ce qui était déjà un consensus international a eu des conséquences fâcheuses et durables pour la biologie française. C'est au nom de la théorie lamarckienne (sans doute aussi teintée de chauvinisme et d'idéologie) que la génétique mendélienne a pu être bannie de l'université pendant un demi-siècle. L'argumentation était schématiquement la suivante : les mutants, étudiés par la génétique, n'existent pas dans la nature ; les mutations n'expliquent donc pas l'évolution ; par conséquent ce serait une erreur que d'étudier les mutations.

III. *La théorie synthétique de l'évolution*

Faut-il croire que la théorie néodarwinienne a tout expliqué, tout interprété ? Certainement pas ! La théorie évolutive est constamment confrontée aux faits et elle est modifiée en conséquence. Elle se nourrit de nouvelles découvertes, elle s'affine grâce aux apports des différentes disciplines biologiques, elle se perfectionne ainsi chaque jour.

Sagement, les évolutionnistes ont choisi de présenter l'état des connaissances et des concepts par les termes de « théorie synthétique » de l'évolution, ce qui permet à cette théorie d'évoluer constamment sans changer de nom. Il faut cependant rappeler que, en ce qui concerne les mécanismes, la clé de voûte de la théorie demeure la conception néodarwinienne.

A ce stade de réflexion, il est intéressant de poser deux questions.

- 1) La théorie synthétique explique-t-elle l'ensemble de l'évolution biologique d'une façon satisfaisante ?
- 2) Cette théorie reste-t-elle totalement darwinienne ou bien admet-elle des phénomènes non darwiniens ?

Il est assez aisé de répondre non à la première question : nous sommes encore loin de tout connaître et de tout comprendre. Pour le second point, il s'avère que les observations empiriques accordent de plus en plus d'importance aux phénomènes stochastiques (et non darwiniens) par rapport aux mécanismes déterministes de la sélection naturelle. C'est ce que la suite de cet article voudrait faire ressortir.

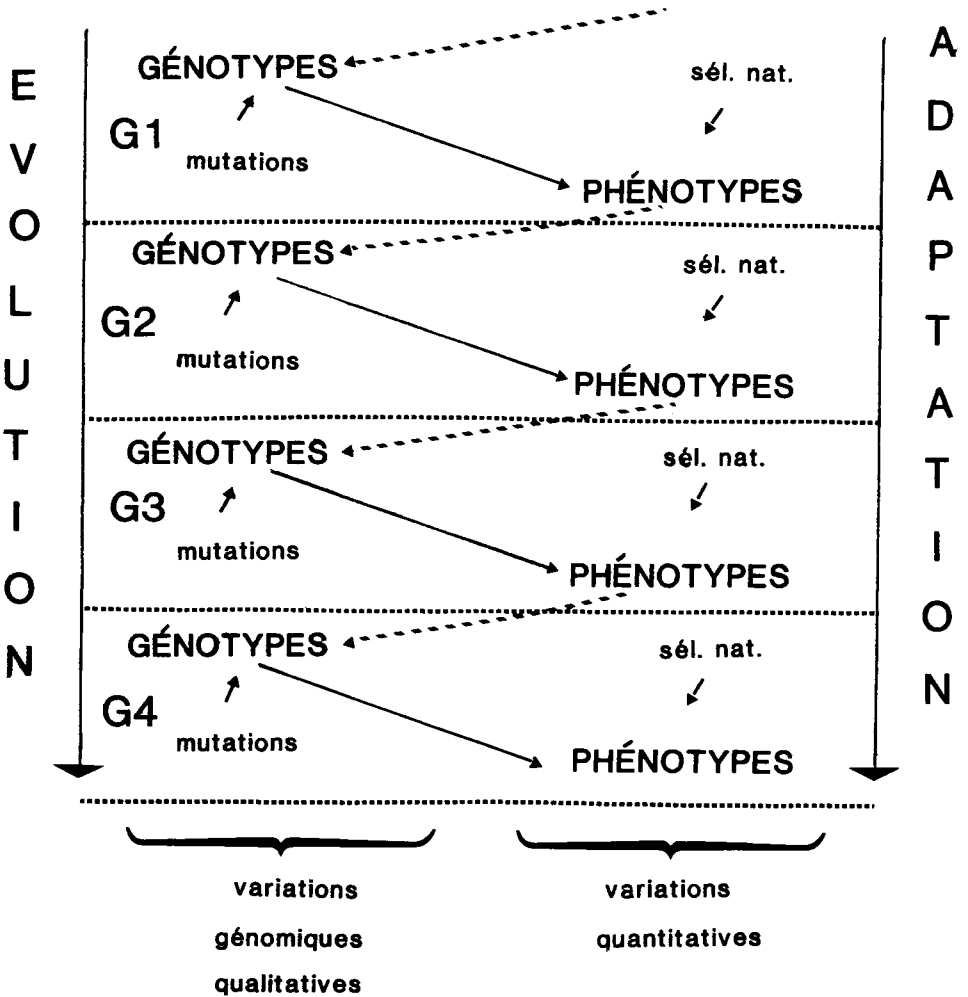


FIG. 1

*Présentation schématique du dilemme central de la biologie évolutive.
Schematic presentation of the central dilemma of evolutionary biology.*

Les évolutionnistes, intéressés principalement par la divergence des phylums, centrent leur intérêt au niveau du génome et comparent souvent des groupes de parentés éloignées. Les biologistes des populations (y compris les généticiens) sont davantage intéressés par la sélection naturelle agissant sur les phénotypes, et considèrent plutôt les variations qui se produisent sur une ou quelques générations. Les règles qui relient les génotypes aux phénotypes, et réciproquement, sont difficiles à analyser et restent mal connues. La complexité phénotypique qui résulte de l'intégration de systèmes génétiques échappe à l'analyse mendélienne et est généralement décrite en termes d'hérédité quantitative. Les variations génétiques directement observées au niveau du génome sont plus faciles à décrire et à incorporer dans les modèles théoriques mais elles sont généralement à peu près neutres. Les variations qui surviennent à un niveau phénotypique ont beaucoup de chance d'être la cible de la sélection naturelle mais leurs bases génomiques restent le plus souvent inconnues.

Evolutionists, interested mainly in phylogenetic divergences, are focusing their interest at the genomic level, and often compare distantly related groups. Population biologists (including geneti-

IV. *Le dilemme central de la génétique évolutive*

A partir de 1940 et grâce en particulier à DOBZHANSKY, la génétique des populations est passée progressivement d'un stade théorique à un stade expérimental et empirique. Plus précisément, on a commencé à étudier les variants génétiques dans les populations naturelles. Ainsi est née progressivement une nouvelle discipline que l'on appelle aujourd'hui génétique écologique ou génétique évolutive.

Pour de nombreuses raisons, l'étude des populations naturelles est très difficile. Au niveau théorique, on se heurte à une difficulté fondamentale, que l'on peut presque qualifier de dilemme central et qui est résumé figure 1.

Le phénomène évolutif, pour s'inscrire dans la succession des générations, implique une variation des *génotypes*, ou plutôt du génotype moyen d'une population. L'étude de l'évolution implique donc une analyse et une comparaison des génotypes. De son côté, la sélection naturelle, exercée par les pressions de l'environnement, agit sur la morphologie, la physiologie, le comportement des individus, c'est-à-dire sur ce que nous appelons les *phénotypes*.

Or les relations génotypes-phénotypes sont loin d'être claires et il n'est pas possible de lier strictement les uns aux autres. Un génotype donné ne va pas produire un seul phénotype ; il permet plutôt un éventail de phénotypes possibles et celui qui est finalement réalisé est la conséquence d'une interaction complexe génotype-milieu. Si par exemple des drosophiles génétiquement identiques sont élevées à différentes températures, les adultes obtenus seront très différents entre eux par leur morphologie, leur pigmentation, leur physiologie, leur comportement. Réciproquement, si nous considérons un caractère phénotypique, par exemple la taille, nous constaterons en général qu'il dépend des effets, plus ou moins additifs, de nombreux gènes différents, et ceci d'une façon à peu près inextricable. Les caractères phénotypiques présentent souvent une variabilité génétique continue et, par ailleurs, le même phénotype peut correspondre à des génotypes différents.

Cette difficulté centrale entraîne des positions divergentes de la part des évolutionnistes, en fonction de leur propre centre d'intérêt. Pour les théoriciens mathématiciens et certains biologistes, le fait évolutif élémentaire est la simple variation d'une fréquence allélique dans une population. Citons, dans cette perspective, les ouvrages de DOBZHANSKY (1970) ou de LEWONTIN (1974). A l'inverse, d'autres biologistes, tel MAYR (1963, 1983), s'intéressent davantage au phénomène de spéciation, considèrent que le fait évolutif significatif implique un remaniement important du génome, d'où l'idée d'une « révolution génétique », impliquée dans la genèse des espèces. En fait ce débat n'a, pour le moment, pas reçu de solution. En revanche, il a une conséquence pratique sur la nature des caractères étudiés. Les théoriciens de la génétique des populations chercheront à étudier des systèmes simples, où les variations pourront être décrites par

cists) are more interested in natural selection acting upon phenotypes, and generally consider variations occurring in a single or a few generations. The rules relating genotypes to phenotypes, and vice-versa, are difficult to work out and mainly unknown. Phenotypic complexity produced by the integration of complex genic systems escapes Mendelian analysis and is generally described in terms of quantitative inheritance. Genetic variations occurring at a genomic level are easier to describe and to incorporate into theoretical models, but are in most cases approximately neutral. Variations at the phenotypic level are more likely to be the target of natural selection but their genomic bases are not usually known.

des fréquences alléliques et où l'on aura directement accès à une variation génétique pure. Par opposition, les généticiens écologistes auront tendance à considérer des caractères réellement utilisés dans la vie, à savoir des phénotypes dont la signification adaptative pourra être analysée. Malheureusement, ces caractères sont généralement décrits par les méthodes de la génétique quantitative et une part importante de la variabilité correspond à un bruit de fond dû à l'environnement.

Jeter un pont entre génétique qualitative et génétique quantitative constitue un besoin crucial pour une meilleure compréhension des mécanismes de l'évolution.

V. *La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire*

Il s'agit sans doute du plus grand progrès conceptuel des deux dernières décennies. C'est principalement KIMURA qui a développé cette théorie (voir son ouvrage de 1983).

L'étude de l'évolution moléculaire, d'abord au niveau des protéines puis de l'ADN, a fourni avant tout des informations sur les modalités du changement tout en apportant des preuves irréfutables du phénomène évolutif. Pour un gène donné, la divergence génétique est proportionnelle au temps de séparation des espèces. En d'autres termes, ces variants s'accroissent en fonction du temps et fournissent ainsi une « horloge évolutive » approximative. La théorie génétique, développée par ailleurs par KIMURA, montre que ces modalités évolutives s'expliquent convenablement si l'on admet que la succession des variants génétiques au cours du temps n'est pas provoquée par un quelconque avantage sélectif des nouveaux variants. Au contraire, ces variants doivent être considérés comme équivalents, donc neutres, de sorte que les remplacements observés sont provoqués par un phénomène stochastique de dérive génétique.

De leur côté, de nombreux biologistes ont fait de grands efforts pour démontrer l'emprise de la sélection naturelle sur le polymorphisme biochimique, invoquant en particulier l'avantage qu'il y aurait, pour l'individu, à être hétérozygote. Un certain nombre de cas ponctuels ont certes été mis en évidence mais il ne s'agit pas d'un phénomène général. De plus en plus se dégage parmi les biologistes un consensus, pas toujours clairement exprimé, pour admettre que ce polymorphisme est globalement neutre. Mais ceci implique un corollaire indiscutable : l'évolution moléculaire n'est plus la cause, le moteur de l'évolution, tout au plus en constitue-t-elle un marqueur et un sous-produit. Pour reprendre une expression de LEWONTIN, les techniques biochimiques, permettant de connaître le polymorphisme des êtres vivants, auraient fourni « the right answer to the wrong question ».

VI. *L'adaptation : un concept délicat*

Agissant sur la variabilité phénotypique (et indirectement génétique), la sélection naturelle doit entraîner une augmentation de fréquence des gènes et des phénotypes les mieux adaptés aux conditions de l'environnement. De nombreux auteurs, dont KRIMBAS (1984) ont critiqué l'usage du mot « adapté », en particulier au niveau génétique. Il s'agit en particulier d'une difficulté sémantique liée à une insuffisance de vocabulaire. Les généticiens ont l'habitude de parler de la *fitness* d'un individu qui se définit comme la probabilité qu'a cet individu de transmettre ses gènes dans la génération suivante : ce

terme n'est guère traduisible en français. Comme l'ont fait par ailleurs remarquer GOULD & VRBA (1982), adaptation vient du latin *aptus* et du préfixe *ad* qui implique que l'« aptitude » a été « dirigée vers » (*ad*) une certaine fin, par la sélection naturelle. En réalité, nous observons souvent qu'un organisme est apte à faire quelque chose, par exemple voler, et nous en inférons qu'il a été sélectionné pour cela. Une attitude objective voudrait que, dans la plupart des cas, le mot adaptation soit remplacé par aptitude ou « aptation ». GOULD & VRBA font aussi remarquer que, au cours de l'évolution, un caractère quelconque, ayant à un moment une certaine fonction, peut par la suite être utilisé à autre fin. Pour un tel changement de rôle, le terme de « exaptation » est proposé. Remarquons qu'il s'agit d'une notion voisine de celle de « bricolage » (*tinkering*) évolutive développée par JACOB (1977). Finalement, la véritable adaptation pourrait s'appliquer à quelques cas non ambigus, qui se sont déroulés assez rapidement. L'adaptation des insectes aux insecticides ou des bactéries aux antibiotiques, constitue un exemple de ce type. Cependant, il est vraisemblable que l'on continuera à utiliser le mot adaptation avec des sens différents, se référant soit aux modalités, soit aux mécanismes, soit au simple résultat.

VII. Les apports de la biologie moléculaire

Au cours de la dernière décennie, les sciences biologiques ont subi une sorte de révolution en raison de l'apparition d'un ensemble de techniques nouvelles qui permettent d'isoler et de cloner les gènes, de séquencer leur ADN et donc de décrire la structure du génome avec une extrême précision. Ces techniques trouvent leur application dans presque toutes les disciplines biologiques et elles ont déjà apporté une masse considérable de faits nouveaux. Pour ce qui concerne l'évolution, elles constituent un outil irremplaçable pour analyser les modalités du phénomène et établir les phylogénies. Mais des résultats non moins remarquables, souvent inattendus, ont été obtenus sur le fonctionnement du génome et donc les mécanismes mêmes de l'évolution. Sans vouloir être exhaustif, rappelons ici que le génome s'avère constitué non seulement par des gènes structuraux classiques (ou uniques) mais aussi par des séquences moyennement répétées (de 10 à 50 copies) qui semblent souvent capables de changer de place (éléments transposables) et enfin par des séquences courtes, hautement répétées (jusqu'à plusieurs millions) et qui paraissent dépourvues de rôle précis. On a aussi découvert que beaucoup de gènes structuraux différents sont apparentés et qu'ils ont en fait évolué par duplications, fragmentations, recombinaisons avec d'autres gènes, qu'il existe sur les chromosomes des pseudogènes non fonctionnels sans doute issus d'une transcription inverse d'un ARN messenger, enfin qu'au niveau génétique, le phénomène de conversion génique (remplacement d'un allèle par un autre) a pu jouer un rôle important. L'étude de la production des immunoglobulines a montré que, dans certaines cellules somatiques, des gènes proches mais distincts peuvent se fragmenter et se réassocier de façon complexe, permettant ainsi la production d'une diversité presque illimitée de gènes nouveaux et de protéines nouvelles. L'activité des gènes structuraux est soumise à toutes sortes de mécanismes de régulation dont l'extrême complexité commence à peine à être analysée. Pour reprendre une boutade de Ph. L'HÉRITIER, « On en arrive à se demander comment il a été possible, dans la première moitié du XX^e siècle, de faire de la génétique mendélienne ! ».

Une notion nouvelle, qui se dégage des études moléculaires est le fait qu'une part

importante du génome pourrait être inutile, se comportant presque en parasite, et dépourvue de signification adaptative précise. Le fait que les gènes des Eucaryotes soient morcelés par des introns (séquences d'ADN transcrites dont il faut ensuite débarrasser l'ARN messenger), pourrait résulter de tels processus non sélectifs. Une autre notion importante qui se dégage est une certaine « fluidité » du génome. Divers processus mal connus permettent des échanges entre chromosomes, des remaniements rapides, une homogénéisation de certaines séquences : c'est ce que DOVER (1986) appelle « entraînement moléculaire » (*molecular drive*). Ces observations empiriques posent de redoutables problèmes de génétique mathématique que les théoriciens s'efforcent de résoudre, en étudiant par exemple l'évolution des « familles multigènes » au cours des générations successives. Notons enfin que ces découvertes peuvent jeter une lumière tout à fait nouvelle sur la génétique quantitative. Peu de généticiens croient encore à la réalité physique des polygènes et on cherche plutôt à expliquer la variabilité continue par des processus de régulation (McDONALD *et al.*, 1986). Par ailleurs, les éléments génétiques répétés, lorsqu'ils changent de place, semblent susceptibles de générer une variabilité nouvelle. On aboutit ainsi à l'hypothèse suivante : si les éléments transposables changent de place en réponse à certaines agressions de l'environnement, ceci pourrait constituer une réponse adaptative du génome dans la mesure où la variance génétique accrue permettra une adaptation plus rapide aux conditions nouvelles.

VIII. *Les apports de l'éthologie*

Chez les animaux vivant en groupes sociaux, on observe souvent des comportements altruistes, défavorables à ceux qui les manifestent : une marmotte poussant un cri d'alarme protège ses congénères mais attire sur elle les prédateurs. Un gène d'altruisme, réduisant la *fitness* individuelle, a donc moins de chances de se transmettre et d'envahir une population. DARWIN était déjà conscient de cette difficulté mais le paradoxe a seulement été résolu en 1964, grâce aux travaux théoriques de HAMILTON. Cet auteur a montré qu'un gène d'altruisme pouvait se répandre dans une population à condition que les individus protégés par le sacrifice de l'altruiste soient apparentés à celui-ci. Ce mécanisme, que l'on appelle la sélection de parentèle (*kin selection*) paraît avoir une existence réelle dans la nature. Chez beaucoup d'espèces sociales, un individu est capable de reconnaître son niveau de parenté avec d'autres individus et sans doute d'agir en conséquence.

C'est à partir d'observations sur les sociétés animales, en particulier les insectes, que WILSON (1975) a développé une théorie générale de l'évolution des comportements sociaux, connue sous le nom de sociobiologie. Cette théorie, basée très largement sur des corrélations, des analogies, des interprétations plausibles, reprend de vieux débats, en particulier celui sur l'inné et l'acquis. Elle a suscité des discussions passionnées en raison de son extension possible à l'espèce humaine, mais elle n'apporte guère d'information nouvelle au niveau des mécanismes évolutifs.

Récemment, WILSON (1985) a développé une idée fort intéressante. Chez les vertébrés supérieurs, une modification comportementale, transmise culturellement de générations en générations, pourrait devenir elle-même une contrainte sélective puissante et entraîner des modifications génétiques rapides. Ainsi chez l'Homme, certaines

populations ont, depuis quelques millénaires, pris l'habitude d'une alimentation lactée pendant toute la vie. Ceci a sélectionné ces populations pour que l'enzyme nécessaire à la digestion du lactose soit produite, non seulement chez les nourrissons, mais aussi chez les adultes. Le retentissement génétique des habitudes comportementales pourrait constituer, dans certains groupes, un mécanisme évolutif important.

IX. *Les apports de l'écologie*

Il y a déjà longtemps, HUTCHINSON (1965) a souligné que l'écosystème constitue le théâtre où se déroule le scénario de l'évolution. Les espèces ont évolué dans des écosystèmes complexes en interagissant entre elles et avec les facteurs abiotiques du milieu. Ces pressions et contraintes exercées sur les individus et les populations par leur environnement constituent les forces sélectives naturelles au sens de DARWIN. Leur étude est généralement difficile et doit être envisagée séparément pour chaque espèce, ou même chaque population.

L'écologie des populations a révélé une quantité de faits nouveaux susceptibles de nous éclairer sur certains mécanismes de l'évolution. La contribution la plus remarquable à cet égard est la « théorie des Iles » (MCARTHUR & WILSON, 1967). Etudiant des îles de différentes surfaces, plus ou moins éloignées des continents, ces auteurs ont constaté que leurs peuplements n'étaient pas stables, mais se renouvelaient sans cesse, certaines espèces disparaissant par extinction, d'autres apparaissant au hasard des migrations et colonisations nouvelles. Cette observation, après modélisation, a pu être généralisée aux espèces vivant sur de vastes étendues continentales. Lorsque l'aire de répartition d'une espèce est étendue, l'existence d'une population panmictique unique apparaît comme une vue de l'esprit : on tend à remplacer cette idée par le concept de sous-populations discontinues, plus ou moins indépendantes, chacune étant soumise à une certaine probabilité d'extinction. La recolonisation d'une place vide se ferait par un petit nombre d'individus fondateurs ou « propagule » dont la composition génétique devrait beaucoup au hasard. Par le jeu de fondations répétées, on pourrait obtenir des combinaisons génétiques originales donc des changements rapides et importants dont certains pourraient se révéler favorables. Dans cette perspective, l'unité de sélection n'est plus seulement l'individu, mais aussi le groupe correspondant à chacune de ces sous-populations. Les généticiens de populations ont combattu avec acharnement l'idée d'une sélection de groupe, mais cette théorie renaît régulièrement de ses cendres (WILSON, 1980). Il est un cas au moins où la sélection de groupe paraît indiscutable, c'est celui de l'évolution parasitaire.

Lorsqu'un hôte héberge une population de parasite, la sélection naturelle favorise, chez ces derniers, les individus à croissance rapide et qui s'avèrent plus virulents. Mais le succès de ces parasites à croissance rapide entraîne la mort prématurée de l'hôte et donc l'extinction du groupe. Il est donc avantageux pour le groupe de parasites dans son ensemble que sa croissance ne soit pas trop rapide. Si l'espèce de parasite subsiste, c'est qu'une force sélective nouvelle agissant au niveau du groupe, s'oppose à la sélection individuelle qui, elle, conduit à la prédominance des individus très virulents.

Une autre notion importante, largement basée sur des observations écologiques, est celle de coévolution, qu'il convient de ne pas confondre avec la notion floue d'interac-

tion évolutive entre espèces ou de coadaptation. La coévolution au sens strict implique que toute variation génétique de l'une des espèces entraîne une modification génétique de l'autre, et réciproquement. Beaucoup de phénomènes coévolutifs sont plausibles, ou probables, mais difficiles à démontrer. On dispose cependant d'exemples remarquables en agronomie : depuis près d'un siècle, l'homme s'attache à introduire des gènes de résistance dans les plantes cultivées comme le blé, afin de les protéger contre des champignons parasites. Régulièrement, les espèces pathogènes modifient leurs caractéristiques génétiques en développant des gènes de virulence qui leur permettent à nouveau d'attaquer les « plantes résistantes ». Ce chassé-croisé évolutif prend parfois des formes plus complexes et son importance pratique est considérable.

X. *Les apports de la systématique*

Discipline ancienne, base de « l'histoire naturelle », la systématique n'est pas, comme cela a parfois été dit, une activité périmée et limitée à des problèmes d'inventaire. La systématique est directement basée sur la notion d'espèce biologique et donc sur la pensée évolutive moderne. Elle doit intégrer toutes les informations nouvelles et mettre au jour des systèmes de classification qui permettent d'établir les phylogénies.

La systématique constitue principalement un moyen d'étude des modalités de l'évolution mais elle ne reste pas tout à fait à l'écart des mécanismes. Une méthode nouvelle qui prend de plus en plus d'importance est la cladistique (HENNIG, 1950). Basée sur la distinction entre caractères ancestraux et caractères dérivés, la cladistique est à la fois une école de raisonnement et de réflexion et une méthode de classification. Considérant que toutes les espèces actuellement vivantes sont « sœurs », qu'elles ont toutes évolué pendant la même durée et qu'il n'est généralement pas justifié de considérer que l'une est « plus évoluée » que l'autre, la cladistique est très proche de la pensée génétique. En pratique il paraît difficile, pour un généticien, de ne pas être cladiste. Il est intéressant, en contrepartie, de constater que certains ensembles de caractères complexes peuvent être analysés en termes de cladistique, comme si, dans une certaine mesure, les gènes responsables des phénotypes pouvaient être identifiés.

XI. *Les apports des sciences de la terre*

Paléontologues, géologues et géophysiciens ont apporté récemment d'importantes contributions à la compréhension des processus évolutifs. Les modalités de succession des espèces dans les peuplements fossiles constituent un débat ancien, remis au goût du jour sous les termes d'« équilibres ponctués » (GOULD & ELDREDGE, 1970). L'argument est schématiquement le suivant : au cours des temps géologiques, les espèces, identifiées par leur seule morphologie, restent généralement stables pendant des millions d'années pour être ensuite remplacées, assez brutalement, par d'autres. Une telle observation a souvent été opposée au gradualisme évolutif darwinien. En fait, tous les cas possibles se sont sans doute trouvés réalisés, depuis une évolution lente et progressive jusqu'à une variation rapide et discontinue. Par ailleurs, il est possible de

montrer que les résultats de la paléontologie ne sont pas incompatibles avec les concepts de la génétique des populations (CHARLESWORTH *et al.*, 1982). Le vrai débat consiste à apprécier la fréquence relative des deux phénomènes : si la discontinuité s'applique à la majorité des faits évolutifs, il convient d'en tenir compte dans la recherche des mécanismes.

Un autre problème fondamental est celui de l'extinction des espèces. L'analyse paléontologique a mis en évidence, au cours des époques géologiques, divers cas d'extinctions massives. L'exemple le plus connu est la disparition des dinosaures terrestres et des ammonites marines à la fin de l'ère secondaire. Des observations géologiques ont permis de suggérer que cette extinction avait eu une cause cosmique accidentelle (RAUP, 1986). La désintégration d'une météorite de grande taille aurait provoqué une perturbation durable du climat, en particulier un obscurcissement de l'atmosphère, qui aurait entraîné la disparition des groupes les moins résistants. A côté de cet événement majeur, des études paléontologiques plus fines montrent que des vagues d'extinctions auraient tendance à survenir avec une périodicité de l'ordre de 30 millions d'années. Là encore, des causes cosmiques ont été invoquées.

Par opposition aux faits précédents, on peut se demander s'il n'y aurait pas eu aussi, au cours de l'histoire géologique, des vagues de spéciation. Les pétrographes ont constaté que le magnétisme terrestre s'est inversé au cours du temps d'une manière irrégulière. Les causes de ces renversements ne sont pas connues mais il est probable que, lors d'un changement de polarité, il existe une assez longue durée au cours de laquelle le géomagnétisme disparaît. Or le champ magnétique terrestre joue un rôle protecteur indiscutable pour la biosphère. Certains rayonnements nocifs émis par le soleil sont déviés par le champ magnétique et constituent, autour de la terre, les ceintures de VAN ALLEN. La disparition de ces ceintures devrait se traduire par une augmentation considérable des rayonnements mutagènes arrivant au niveau du sol. Il est plausible qu'une augmentation générale de la mutagenèse puisse s'accompagner d'un accroissement de la vitesse moyenne de l'évolution, produisant des bouffées de spéciation (speciation bursts) discontinues (TSAKAS & DAVID, 1986). Bien entendu, la sensibilité des divers groupes aux rayonnements mutagènes est très variable. Peut-être la remarquable stase évolutive des scorpions s'explique-t-elle, en partie, par leur très grande tolérance aux rayonnements ionisants.

XII. *Le hasard et la nécessité*

La publication du livre de MONOD (1970) a suscité des débats et des critiques passionnés. Beaucoup de ces critiques traduisaient surtout le fait que l'esprit humain a besoin d'explications causales et déterministes. Faire intervenir les processus stochastiques parmi les mécanismes importants de l'évolution était indiscutablement gênant pour un esprit cartésien... et pour certaines idéologies.

Depuis 1970, des progrès considérables ont été accomplis mais il apparaît toujours que l'évolution procède d'une interaction permanente entre processus stochastiques et processus déterministes.

La nécessité, c'est-à-dire le déterminisme, correspond au mécanisme darwinien de la sélection naturelle, agissant sur des variants individuels préexistants. Toutes les

tentatives pour remettre à la mode une « hérédité de l'acquis » selon laquelle les modifications du phénotype s'inscriraient ensuite dans le génotype, se soldent régulièrement par des échecs. Cependant, l'esprit humain ne se décourage pas dans sa quête d'une causalité précise et rigoureuse. Ainsi on a développé des conceptions téléogéniques, qui considèrent que l'évolution se déroule selon un programme et tend vers le progrès. Ces conceptions ont sans doute un intérêt philosophique mais elles sont dépourvues, en l'état actuel des connaissances, de toute signification biologique.

Le hasard (les phénomènes stochastiques) correspond, en premier lieu, à l'apparition des variants génétiques, désignés par le terme général de mutations. Il faut noter que des propriétés génétiques nouvelles peuvent aussi être acquises par pénétration de gènes venus de l'extérieur (transformation bactérienne, acquisition de plasmides, intégration de virus, etc.) mais ces phénomènes sont rares et paraissent essentiellement stochastiques. Mais la conclusion importante qui se dégage des études récentes est que le hasard intervient, non seulement dans la genèse des variations, mais aussi dans leur destinée ultérieure. Ainsi la théorie neutraliste confère au hasard un rôle prépondérant dans la fixation des mutants biochimiques. L'écologie nous montre que l'extinction périodique des populations élémentaires et la colonisation répétée des places vides permettent le développement et la prolifération de configurations génotypiques nouvelles. La théorie des équilibres ponctués suggère que les espèces apparaissent selon une dynamique qui leur est propre, sans relation directe avec l'adaptation, et que l'espèce elle-même est une unité élémentaire qui peut être soumise à la sélection. Les sciences de la terre, enfin, attirent l'attention sur l'importance probable d'événements cosmiques imprévisibles, qui ont pu provoquer soit des extinctions massives, soit des bouffées de spéciation.

A la fin du XX^e siècle, toutes les observations biologiques convergent pour accorder au hasard un rôle de plus en plus important en tant que mécanisme de l'évolution, et pour montrer que les processus stochastiques s'exercent à des niveaux d'intégration différents : gènes, individus, populations, espèces, écosystèmes. Un problème fondamental de la biologie évolutive moderne est de déterminer, parmi les processus évolutifs, les parts respectives du hasard et de l'adaptation. En l'état actuel des connaissances, une suggestion plausible serait d'attribuer un quart au hasard, trois quarts à la nécessité.

XIII. *Conclusions et perspectives*

Il y a 30 ans, la théorie néodarwinienne expliquait de façon cohérente et satisfaisante l'ensemble du processus évolutif. Les mutations faisaient apparaître des allèles nouveaux. Les allèles favorables augmentaient de fréquence et se fixaient sous l'influence de la sélection naturelle. L'accumulation de divergences génétiques dans des populations allopatriques permettait l'apparition d'entités taxonomiques de plus en plus différentes : races, sous-espèces, espèces, genres, etc.

En 1988 nous avons dû abandonner cette belle certitude ! La biologie moléculaire révèle une grande diversité des mécanismes de variations au niveau du génome : mutations simples, mutations provoquées par des éléments transposables, duplications géniques, processus d'homogénéisation du génome, transferts interspécifiques et acquisitions exogènes, remaniements géniques et génomiques. Les études théoriques de généti-

que des populations, les observations écologiques et paléontologiques suggèrent que les processus stochastiques interviennent comme nous venons de le souligner, de façon importante et à des niveaux variés, en interaction permanente avec des mécanismes sélectifs et adaptatifs.

Face à l'extraordinaire diversité des observations empiriques qui englobent tous les niveaux de l'organisation biologique, depuis la molécule jusqu'à l'écosystème, il importe de parvenir progressivement à un corpus scientifique cohérent, unitaire et logique. Les sciences de l'évolution échappent assez largement à l'expérimentation, mais elles ne doivent pas échapper à la méthodologie scientifique moderne. Il n'y a en particulier aucune raison de penser que, au cours des temps géologiques, des mécanismes génomiques spéciaux ont pu exister, qualitativement différents de ceux qui sont connus aujourd'hui. L'idée des macromutations est à rejeter. Nous sommes certainement encore loin de comprendre et d'expliquer de façon satisfaisante l'extraordinaire complexité de l'être vivant telle qu'elle se manifeste par exemple dans le développement d'un embryon ou dans le fonctionnement du cerveau humain. Mais la théorie synthétique de l'évolution, en se perfectionnant et en s'affinant sans cesse, constitue le seul instrument susceptible de nous permettre, à terme, de parvenir à une telle compréhension.

Reçu le 15 mai 1987.

Accepté le 17 août 1987.

Références bibliographiques

- DOBZHANSKY T., 1970. *Genetics of the evolutionary process*. 505 p., Columbia University Press, New York.
- DOBZHANSKY T., 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Amer. Biol. Teach.*, **35**, 125-129.
- CHARLESWORTH B., LANDE R., SLATKIN M., 1982. A neodarwinian commentary on macroevolution. *Evolution*, **36**, 474-498.
- DOVER G.A., 1986. Molecular drive in multigene families : how biological novelties arise, spread and are assimilated. *Trends Genet.*, **1**, 159-165.
- GOULD S.J., ELDRIDGE J., 1970. Punctuated equilibria : the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, **3**, 115-151.
- GOULD S.J., VRBA E.S., 1982. Exaptation — a missing term in the science of form. *Paleobiology*, **8**, 4-15.
- HAMILTON W.D., 1964. The genetical evolution of social behavior. *J. Theoret. Biol.*, **7**, 1-52.
- HENNIG W., 1950. *Grundzüge einer Theorie des phylogenetischen Systematik*. Deutsch. Zentralverlag, Berlin.
- HUTCHINSON G.E., 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale University Press, New Haven.
- JACOB F., 1970. *La logique du vivant : une histoire de l'hérédité*. 354 p., Gallimard, Paris.
- JACOB F., 1977. Evolution and tinkering. *Science*, **196**, 1161-1166.
- KIMURA M., 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. 367 p., Cambridge University Press, Cambridge.
- KRIMBAS C.B., 1984. On adaptation, neo-darwinian tautology and population fitness. *Evol. Biol.*, **17**, 1-57.

- LEWONTIN R.C., 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. 346 p., Columbia University Press, New York.
- MAYR E., 1963. *Animal species and evolution*. 496 p., Harvard University Press, Cambridge.
- MAYR E., 1983. *The growth of biological thought : diversity, evolution and inheritance*. 974 p., Harvard University Press, Cambridge.
- MCCARTHER R.H., WILSON E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. 203 p., Princeton University Press, Princeton.
- MCDONALD J.F., STRAND D.J., LAMBERT M.E., WEINSTEIN B., 1986. The responsive genome. In : RAFF R.A., RAFF E.C. (ed), *Development as an evolutionary process*, 239-263, Alan Liss, New York.
- MONOD J., 1970. *Le hasard et la nécessité*. 213 p., Ed. Seuil, Paris.
- RAUP D.M., 1986. Biological extinction in earth history. *Science*, **231**, 1528-1533.
- TSAKAS L., DAVID J.R., 1986. Speciation burst hypothesis : an explanation for the variation in rates of phenotypic evolution. *Génét. Sélect. Evol.*, **18**, 351-358.
- WILSON A.C., 1985. The molecular basis of evolution. *Sci. Am.*, **253**, 148-157.
- WILSON D.S., 1980. *The natural selection of populations and communities*. 186 p., Benjamin, Cummings, Menlo Park, California.
- WILSON E.O., 1975. *Sociobiology*. 695 p., Harvard University Press, Cambridge.